UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Programa de Pós-graduação

**FISIOECOLOGIA COMPARATIVA DE GRAMÍNEAS NATIVAS E INVASORAS EM
DUAS FITOFISIONOMIAS DE UM FRAGMENTO DE CERRADO**

GABRIEL MASSAMI KAYANO

SÃO PAULO

2018

**FISIOECOLOGIA COMPARATIVA DE GRAMÍNEAS NATIVAS E INVASORAS EM
DUAS FITOFISIONOMIAS DE UM FRAGMENTO DE CERRADO**

por

GABRIEL MASSAMI KAYANO

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Mestre em Ciências, na área de
Ecologia de Ecossistemas Terrestres e
Aquáticos.

Orientador: Professor Doutor Sérgio Tadeu Meirelles
Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, Brasil

SÃO PAULO

2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Kayano, Gabriel M.

Fisioecologia comparativa de gramíneas nativas e invasoras em duas fitofisionomias de um fragmento de cerrado / Gabriel M. Kayano; orientador Sérgio Tadeu Meirelles. --. São Paulo, 2018.

134 f.

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

1. invasões biológicas. 2. gramíneas africanas. 3. savana neotropical. 4. uso de recursos. 5. arquitetura de copa. 6. atributos foliares.

1. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia. II. Título.

Nome: KAYANO, GABRIEL M.

Título (em português): Fisiologia comparativa de gramíneas nativas e invasoras em duas fitofisionomias de um fragmento de cerrado

Título (em inglês): Comparative physioecology of native and invasive grasses in two distinct cerrado formations

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências (Ecologia).

Aprovada em: _____

Banca examinadora:

Prof. Dr. Sérgio Tadeu Meirelles

(Orientador)

*Dedico este trabalho à memória do saudoso Savério Sargaço,
autêntico mineiro de Minas, entusiasmante contador de causos,
piadista nas horas vagas, intrépido aventureiro nato,
conhecedor do cerrado, tio amado e querido.*

AGRADECIMENTOS

Ao professor Sérgio Tadeu pela paciência, e por toda a atenção dedicada à minha orientação; aos meus amigos Victor Keller e Gabriel Wolfsdorf pelo companheirismo, pelas discussões e por toda a ajuda nas incursões de campo; ao gestor do PEJ, Chico Honda, que desde o começo sempre apoiou incondicionalmente a nossa pesquisa na área do parque; a todos os funcionários do PEJ, pelo convívio e pelo suporte que sempre me deram; em especial a Elídia, pelas conversas bem-humoradas, e pelo cuidado que dedicou à mim durante as estadias no alojamento do parque; e por fim a todas as pessoas que conviveram comigo neste período de trabalhos duros de coleta de dados e incursões a campo, um muito obrigado.

Aos membros do meu comitê, Adriana Martini, Mauro Marabesi e Andre Sbrissia, que me pelas discussões sempre muito produtivas e pelas críticas sempre pertinentes ao meu trabalho; a todos os professores e monitores do curso de campo, que considero como uma etapa fundamental à minha formação como biólogo; a todos os professores do instituto, com quem aprendi toda a base e aprendi a gostar de ciência e biologia; a todos os colegas do departamento, com quem aprendi muito e compartilhei experiências muito boas de convívio e amizade; à comissão PROEX, pelo aprendizado e por tudo o que passamos juntos; às funcionárias da secretaria Vera e Shirlene pela solicitude, competência e por toda a ajuda; à CAPES pela bolsa que me foi concedida; à CCP de Ecologia pela extensão de prazo que me possibilitou concluir a dissertação; e por fim, a todas as pessoas que contribuíram direta ou indiretamente com o meu aprendizado e com a confecção do meu trabalho: muito obrigado.

A todos os meus amigos de graduação, que tornaram o meu processo de formação como biólogo mais interessante e divertido; aos companheiros de república, Caio, Guilherme, Renato, Evandro, Clóvis e Lorenzo, fundamentais à minha felicidade e saúde mental durante todo o mestrado; a todos os xucros e nada razoáveis atletas do Ataliba Leonel Handebol Mamute, time no qual aprendi diversas lições valiosas de vida; a todas as pessoas que contribuíram com meu crescimento como pessoa e como biólogo, um muito obrigado.

Agradecimentos especiais a Diana Garcia, pelo amor, pelo carinho, pelo apoio, por me ajudar a lidar com minhas frustrações, por me ensinar e por me ajudar a crescer e melhorar sempre; e aos meus pais e minha família, por tudo que me proporcionaram, por me apoiarem incondicionalmente nessa empreitada acadêmica e por me proverem condições de realizar meu estudo com conforto e sem passar por necessidades.

“No mundo em contínua transição,

Cinquenta anos e uma vida

São meros sonhos e ilusão.”

RESUMO

KAYANO, G.M. **Fisioecologia comparativa de gramíneas nativas e invasoras em duas fitofisionomias de um fragmento de cerrado**. 2018. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

A invasão por gramíneas africanas é uma das principais ameaças à diversidade biológica e funcional das formações savânicas do cerrado. Uma questão central em invasões por plantas é entender como espécies oriundas de sistemas com diferentes pressões seletivas são capazes de adquirir e utilizar recursos em um novo ambiente. O objetivo deste estudo foi de comparar os padrões de uso luz e água de gramíneas nativas e invasoras em duas condições de cobertura arbórea ao longo de um gradiente de invasão em uma área de cerrado localizada no Parque Estadual do Juquery – SP. O efeito da presença da cobertura sobre os indivíduos foi investigado através de amostragens em fisionomia de campo (dossel ausente) e de campo cerrado (dossel presente). A hipótese de que o desempenho no uso de recursos de invasoras supera o de nativas em presença de cobertura arbórea foi testada através da medição de aspectos ligados à capacidade de interceptação da luz e ao desempenho de uso da luz e água associado ao potencial de ganho de carbono. As gramíneas africanas apresentaram padrões de arranjo espacial das folhas e estrutura foliar que diferem dos de nativas. As copas das invasoras apresentaram maior grau de sobreposição entre as folhas. As folhas das invasoras exibiram menores inclinações, menor espessura e menor razão de massa seca por área. A presença do dossel arbóreo favoreceu o transporte fotoquímico de elétrons de invasoras e desfavoreceu o de nativas. As principais diferenças nas dinâmicas de trocas gasosas entre nativas e invasoras foram observadas quando as razões foram expressas por massa seca foliar. Diferenças nas relações entre as variáveis indicam que a relação do padrão de investimento em tecidos foliares com o potencial fotossintético pode implicar em respostas contrastantes de nativas e invasoras aos regimes de irradiância nas fisionomias de campo sujo e campo cerrado.

Palavras-chave: Invasões biológicas; gramíneas africanas; savana; uso de recursos; arquitetura de copa; atributos foliares.

ABSTRACT

KAYANO, G.M. **Comparative physioecology of native and invasive grasses in two distinct cerrado formations**. 2018. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

Invasions by African grasses constitutes one of the greatest threats to the biological and functional diversity of the cerrado savannas. A central question to understand plant invasions is how species originating from systems with distinct selective pressures are able to acquire and utilize resources in their new environments. The objective of this study was to compare native and invasive grasses with respect to their light and water use patterns in two sites with differing canopy tree cover along an invasion gradient in a cerrado area in the Juquary State Park, SP. The effect of the canopy tree cover on the grass individuals was investigated through sampling in the cerrado physiognomies of ‘campo sujo’ (tree cover absent) and ‘campo cerrado’ (tree cover present). The hypothesis that invaders outperform natives under the presence of canopy tree cover in terms of resource-use was tested through field measurements of traits related to light interception capacity and to the performance in light and water use associated with carbon gain potentials. Invasive African grasses showed distinct patterns of crown architecture and leaf structure when compared to natives. Invaders showed a greater degree of leaf overlapping in the crown. Invaders leaves were thinner, relatively more planophile, and showed smaller leaf dry mass per area ratios. The presence of canopy tree cover favored the invaders photochemical electron transport while disfavored natives. The main differences concerning native and invaders gas-exchange dynamics were observed on a leaf dry mass basis. The relation between patterns of leaf tissue investment and photosynthetic potentials could imply in contrasting responses of native and invasive grasses to the irradiance regime in differing cerrado vegetation types.

Key-words: Biological invasions; African grasses; neotropical savannas; resource-use; crown architecture; leaf traits.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Estatística circular das distribuições azimutais foliares por espécie.....	53
Tabela 2. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os escores no PC1 da APC sobre as distribuições angulares foliares	61
Tabela 3. Estatística descritiva dos escores no PC1 da APC sobre as distribuições angulares foliares	61
Tabela 4. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os escores no PC2 da APC nas distribuições angulares foliares.....	62
Tabela 5. Estatística descritiva dos escores no PC2 da APC sobre as distribuições angulares foliares	62
Tabela 6. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os escores no PC1 da APC nas distribuições azimutais foliares.....	65
Tabela 7. Estatística descritiva dos escores no PC1 da APC sobre as distribuições azimutais foliares	65
Tabela 8. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os escores no PC2 da APC nas distribuições azimutais foliares.....	66
Tabela 9. Estatística descritiva dos escores no PC2 da APC sobre as distribuições azimutais foliares	66
Tabela 10. Estatística descritiva dos valores de IAF	68
Tabela 11. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de IAF	68
Tabela 12. Estatística descritiva dos valores de T	70
Tabela 13. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de T	70
Tabela 14. Estatística descritiva dos valores de M_A	72
Tabela 15. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de M_A	72

Tabela 16. Estatística descritiva dos valores de CRA.....	74
Tabela 17. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de CRA.....	74
Tabela 18. Estatística descritiva dos valores de CAA.....	76
Tabela 19. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de CRA.....	76
Tabela 20. Estatística descritiva dos valores de χ_A	78
Tabela 21. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de χ_A	78
Tabela 22. Estatística descritiva dos valores de χ_M	80
Tabela 23. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de χ_M	80
Tabela 24. Estatística descritiva dos valores de razão a:b.....	82
Tabela 25. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de razão a:b.....	82
Tabela 26. Estatística descritiva dos valores de I_{sat}	84
Tabela 27. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de I_{sat}	84
Tabela 28. Estatística descritiva dos valores de ETR_{max}	86
Tabela 29. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de ETR_{max}	86
Tabela 30. Estatística descritiva dos valores de $A_{max_{area}}$	88
Tabela 31. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de $A_{max_{area}}$	88
Tabela 32. Estatística descritiva dos valores de $A_{max_{massa}}$	90
Tabela 33. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de $A_{max_{massa}}$	90
Tabela 34. Estatística descritiva dos valores de I_{comp}	92
Tabela 35. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de I_{comp}	92
Tabela 36. Estatística descritiva dos valores de $E_{max_{area}}$	94
Tabela 37. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de $E_{max_{area}}$	94
Tabela 38. Estatística descritiva dos valores de $E_{max_{massa}}$	96
Tabela 39. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de $E_{max_{massa}}$	96
Tabela 40. Estatística descritiva dos valores de EUA.....	98

Tabela 41. Resultados do teste H de Scheirer Ray Hare sobre os valores de EUA.....	98
Tabela 42. Correlações (Pearson) entre as variáveis expressas por unidade de área foliar e os escores das espécies no gradiente gerado pelo nMDS.....	100
Tabela 43. Correlações (Pearson) entre as variáveis expressas por unidade de massa seca foliar e os escores das espécies no gradiente gerado pelo nMDS.....	102

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Pluviosidade, temperatura média, máxima e mínima no período de coletas.....	32
Figura 2. Perfil diagrama da vegetação do campo cerrado	34
Figura 3. Perfil diagrama da vegetação do campo sujo	36
Figura 4. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Anthaenantia lanata</i> em campo sujo.....	54
Figura 5. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Anthaenantia lanata</i> em campo cerrado	54
Figura 6. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Axonopus pressus</i> em campo sujo	55
Figura 7. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Axonopus pressus</i> em campo cerrado	55
Figura 8. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Axonopus siccus</i> em campo sujo	56
Figura 9. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Axonopus siccus</i> em campo cerrado	56
Figura 10. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Melinis minutiflora</i> em campo sujo	57
Figura 11. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Melinis minutiflora</i> em campo cerrado	57
Figura 12. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Urochloa decumbens</i> em campo sujo	58
Figura 13. Diagramas de arquitetura de copa de <i>Urochloa decumbens</i> em campo cerrado ...	58
Figura 14. Biplot da APC com as inclinações foliares	60
Figura 15. Boxplot da distribuição dos escores no PC1 de inclinações foliares	61
Figura 16. Boxplot da distribuição dos escores no PC2 de inclinações foliares	62
Figura 17. Biplot da APC com os azimutes foliares.....	64
Figura 18. Diagrama de boxplot da distribuição dos escores no PC1 de azimutes foliares....	65
Figura 19. Diagrama de boxplot da distribuição dos escores no PC2 de azimutes foliares....	66
Figura 20. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de IAF	68
Figura 21. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de T	70
Figura 22. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de M_A	72
Figura 23. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de CRA.....	74

Figura 24. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de CAA	76
Figura 25. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de χ_A	78
Figura 26. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de χ_M	80
Figura 27. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de razão a:b	82
Figura 28. Histograma da distribuição dos valores de I_{sat}	84
Figura 29. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de ETR_{max}	86
Figura 30. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de $A_{max_{area}}$	88
Figura 31. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de $A_{max_{massa}}$	90
Figura 32. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de I_{comp}	92
Figura 33. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de $E_{max_{area}}$	94
Figura 34. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de $E_{max_{massa}}$	96
Figura 35. Diagrama de boxplot da distribuição dos valores de EUA	98
Figura 36. Ordenação do gradiente e diagrama de Shepard do nMDS das variáveis expressas por unidade de área foliar	100
Figura 37. Ordenação do gradiente e diagrama de Shepard do nMDS das variáveis expressas por unidade de massa seca foliar	102

LISTA DE SÍMBOLOS E SIGLAS

<i>Sigla ou Símbolo</i>	<i>Unidades</i>	<i>Significado</i>
α	graus	Ângulo de inclinação foliar
θ	graus	Azimute foliar
$\bar{\theta}$	graus	Azimute foliar médio
χ	μg	Conteúdo de pigmentos foliares
χ_A	$\mu\text{g cm}^{-2}$	Conteúdo de pigmentos por unidade de área foliar
χ_M	$\mu\text{g g}^{-1}$	Conteúdo de pigmentos por unidade de massa seca foliar
Φ_{PSII}	adimensional	Eficiência quântica operacional da fotoquímica do PSII
A	$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Taxa de assimilação líquida de CO ₂
ACP	–	Análise de componentes principais
AFE	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$	Área foliar específica
Amax	$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Taxa máxima de assimilação líquida de CO ₂
Amax_{area}	$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Taxa máxima de assimilação líquida de CO ₂ por unidade de área foliar
Amax_{massa}	$\mu\text{mol (CO}_2\text{) g}^{-1} \text{ s}^{-1}$	Taxa máxima de assimilação líquida de CO ₂ por unidade de massa seca foliar
CA	g	Conteúdo de água foliar

CAA	g cm^{-2}	Conteúdo de água por unidade de área foliar
CRA	adimensional	Conteúdo relativo de água foliar
DMF	—	Dimetilformamida
E	$\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Taxa de transpiração foliar
E_{max}	$\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Taxa máxima de transpiração foliar
E_{max}_{area}	$\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Taxa máxima de transpiração foliar por unidade de área foliar
E_{max}_{massa}	$\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Taxa máxima de transpiração foliar por unidade de massa seca foliar
ETR	$\mu\text{mol (elétrons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Taxa de transporte de elétrons fotoquímico
ETR_{max}	$\mu\text{mol (elétrons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Taxa máxima de transporte de elétrons fotoquímico
EUA	$\mu\text{mol (CO}_2\text{) mmol (H}_2\text{O)}^{-1}$	Eficiência de uso da água
FFFA	$\mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Fluxo de fótons fotossinteticamente ativos
F_v/F_m	adimensional	Eficiência quântica máxima potencial da fotoquímica do PSII
IAF	adimensional	Índice de área foliar
I	$\mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Irradiância
I_{comp}	$\mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Irradiância ou ponto de compensação luminosa
I_{sat}	$\mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Irradiância de saturação da atividade fotoquímica

<i>k</i>	–	Fator de ajuste do modelo exponencial
LHCII	–	Complexo do sistema antena do PSII
M_A	g cm ⁻²	Razão de massa seca por unidade de área foliar
M_f	g	Massa fresca foliar
M_s	g	Massa seca foliar
NAD-ME	–	Enzima málica dependente de dinucleótido de nicotinamida e adenina
NADP-ME	–	Enzima málica dependente de fosfato de dinucleótido de nicotinamida e adenina
PAR	–	Radiação fotossinteticamente ativa
PCK	–	Fosfoenolpiruvato quinase
PSII	–	Fotossistema II
RLC	–	Curva instantânea de resposta à luz
S_f	cm ²	S _{ret} ajustada com os coeficientes da relação linear entre S _{scan} e S _{ret}
S_{ret}	cm ²	Área foliar estimada pelo produto entre o comprimento e a largura foliar
S_{scan}	cm ²	Área foliar medida de imagens digitalizadas
S_{solo}	cm ²	Área projetada pela copa no solo
T	mm	Espessura foliar

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	21
MATERIAL E MÉTODOS	30
Área de Estudo	30
Espécies estudadas	37
Espécies invasoras	37
Espécies nativas	37
Coleta de dados	39
Arquitetura de copa e atributos foliares	39
Trocas gasosas, fluorescência de clorofila a e pigmentos foliares	41
Análise de trocas gasosas	41
Análise de fluorescência de clorofila <i>a</i>	43
Determinação do conteúdo de pigmentos foliares	44
Análises estatísticas	45
RESULTADOS	49
Arquitetura de copa	49
Distribuições angulares e azimutais foliares	49
Espécies nativas em campo sujo	49
Espécies invasoras em campo sujo	50
Espécies nativas em campo cerrado	50
Espécies invasoras em campo cerrado	51
APC com as inclinações foliares	59

APC com os azimutes foliares.....	63
Índice de Área Foliar (IAF).....	67
Atributos foliares	69
Espessura foliar (T).....	69
Razão de massa seca por área foliar (M_A).....	71
Conteúdo relativo de água foliar (CRA).....	73
Conteúdo de água por área foliar (CAA).....	75
Pigmentos foliares	77
Conteúdo de clorofila a + clorofila b + carotenoides totais	
por unidade de área foliar (χ_A)	77
por unidade de massa seca foliar (χ_M)	79
Clorofila <i>a</i> / clorofila <i>b</i> (razão <i>a:b</i>).....	81
Fluorescência de clorofila <i>a</i> do PSII	83
Irradiância mínima de saturação (I_{sat})	83
Taxa máxima de transporte de elétrons do (ETR_{max}).....	85
Trocas gasosas	87
Taxa máxima de assimilação líquida de CO ₂	
por unidade de área foliar ($A_{max_{area}}$)	87
por unidade de massa seca foliar ($A_{max_{massa}}$)	89
Irradiância mínima de saturação (I_{comp})	91
Taxa máxima de transpiração	
por unidade de área foliar ($E_{max_{area}}$).....	93
por unidade de massa seca foliar ($E_{max_{massa}}$)	95
Eficiência de uso da água (EUA).....	97
Síntese das relações entre as variáveis	99

Relações de variáveis por unidade de área foliar	99
Relações de variáveis por unidade de massa seca foliar	101
DISCUSSÃO	103
O arranjo das folhas no espaço e a interceptação da radiação.....	103
A composição estrutural das folhas e a interceptação da radiação.....	107
Desempenho fotoquímico	113
Potenciais de ganho de carbono.....	116
Análise simultânea dos atributos fisioecológicos por nMDS.....	119
CONCLUSÕES.....	122
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	122
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	126

INTRODUÇÃO

Invasões por espécies exóticas são consideradas um dos cinco principais fatores de alterações em ecossistemas no mundo (Sarukhán & Whyte, 2005) e suas consequências atingem dimensões ecológicas, econômicas, políticas e sociais (Pyšek & Richardson, 2010; Simberloff *et al.*, 2013). Nas últimas décadas, um grande número de pesquisas tem sido dedicado à compreensão dos impactos e determinação das causas de invasões bem-sucedidas (Lowry *et al.*, 2013), com o objetivo de embasar políticas de manejo e controle de espécies invasivas (Simberloff *et al.*, 2013). Uma questão central ao processo de invasão é entender como uma espécie é capaz de se manter frente a novas pressões seletivas coexistindo com espécies nativas que evoluíram *in situ*. Uma forma de explorar esta questão é entender como essas espécies fazem uso dos recursos que influenciariam a composição e abundância dos componentes da biota nativa.

Para as plantas, luz, água e nutrientes são recursos primários dos quais dependem praticamente todas as atividades metabólicas dos indivíduos. As estratégias de aquisição e uso de recursos adotadas por plantas invasivas são determinadas pela disponibilidade de recursos e pelo conjunto de atributos que o ambiente físico permite expressar (Alpert *et al.*, 2000; Funk, 2013). Adicionalmente, fatores como distúrbio e plasticidade fenotípica podem atuar sobre a relação dos indivíduos com a dinâmica dos recursos e condições ambientes (Davidson *et al.*, 2011; Drenovsky *et al.*, 2012), o que torna o desempenho de invasoras relativo ao das nativas contexto-dependente e difícil de prever (Daehler, 2003).

O domínio fitogeográfico do Cerrado ocupa principalmente a região do Planalto Central Brasileiro e se estende por mais de 2 milhões de quilômetros quadrados, abrangendo diversos tipos de vegetação que incluem cerrados *sensu lato*, florestas estacionais, campos úmidos e campos rupestres (Machado *et al.*, 2004; Batalha, 2011). Entre os tipos de vegetação presentes

o cerrado *sensu lato* figura como o tipo dominante, abrigando um espectro de variantes fitofisionômicas com contribuições crescentes dos componentes lenhosos. O espectro vai de um extremo com vegetações campestres (campo limpo), passa por formações intermediárias com presença variável de arbustos e árvores esparsos – as savânicas campo sujo, campo cerrado e cerrado *sensu stricto* – e tem no outro extremo as formações florestais com dossel arbóreo desenvolvido – os cerradões (Coutinho, 1978, 2006; Batalha, 2011). Por conta da grande diversidade estrutural de sua vegetação, o Cerrado encerra grande biodiversidade (Aguilar *et al.*, 2004) e vem sofrendo com ameaças crescentes associadas ao avanço da fronteira agrícola, sendo hoje considerado um ‘*hotspot*’ mundial de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000; Cardoso Da Silva & Bates, 2002).

Entre os fatores associados à degradação do cerrado a dispersão disseminada de gramíneas exóticas – em particular as de origem africana – é uma das mais relevantes (Klink & Machado, 2005). Desde o século 19 gramíneas africanas vêm sendo amplamente utilizadas em pastagens de forrageio por conta da sua alta produtividade e resistência a altas pressões de pastejo (Parsons, 1972; Sarmiento, 1992). No entanto, muitas espécies introduzidas escapam efetivamente das condições de cultivo e invadem os fragmentos remanescentes de cerrado (Pivello *et al.*, 1999b; Pivello, 2011), onde sua presença tem sido associada à exclusão de espécies nativas, aumento da biomassa vegetativa, inibição da regeneração do estrato arbóreo e alteração dos regimes de queimadas (Foxcroft *et al.*, 2010; Gorgone-Barbosa *et al.*, 2015). Os impactos atingem diversos níveis de organização e representam uma ameaça à estrutura dos ecossistemas e biodiversidade do cerrado (D’Antonio & Vitousek, 1992; Williams & Baruch, 2000). Além disso, essas espécies são encontradas em boa parte dos fragmentos remanescentes e nas áreas adjacentes a eles, e constituem um fator de risco constante às práticas de conservação (Durigan *et al.*, 2007; Pivello, 2011; Zenni & Ziller, 2011). Em face do exposto, um entendimento acerca do processo de invasão é necessário para promover o desenvolvimento

adequado de políticas e práticas de manejo, assim como o controle de gramíneas invasoras africanas nas unidades de conservação.

Uma planta adquire a conotação de invasora quando transita com êxito através do contínuo introdução – naturalização – invasão (Blackburn *et al.*, 2011; Richardson & Pyšek, 2012). Plantas invasoras são, portanto, um subconjunto daquelas que são capazes de se naturalizar no novo ambiente, que por sua vez correspondem a uma fração das espécies efetivamente introduzidas (Caley *et al.*, 2008). Esta observação leva a questões acerca dos fatores que contribuiriam com a invasividade de uma planta, que vem sendo debatidas em torno de conjuntos de atributos das espécies invasivas e de aspectos do ambiente invadido (Alpert *et al.*, 2000; van Kleunen *et al.*, 2010; Lowry *et al.*, 2013). Embora um grande número de evidências tenha se acumulado em diversos sistemas de estudo, a relação entre conjuntos de atributos e invasividade não é clara e depende do contexto em que o processo acontece (Richardson & Pyšek, 2012).

Em fragmentos de formações savânicas de cerrado, a invasividade de gramíneas africanas tem sido atribuída à sua alta capacidade de crescimento e reprodução, que lhes permite colonizar sítios disponíveis mais rapidamente e assim deslocar as espécies nativas (Pivello, 2011). Embora a capacidade competitiva das invasoras seja aparentemente superior, o padrão espacial das invasões não é homogêneo (Pivello *et al.*, 1999b) e se mostra variável entre fragmentos (Pivello *et al.*, 1999a). Como a relação entre o desempenho de nativas e invasoras depende fortemente do contexto ecológico (Daehler, 2003), entender como as invasoras exploram os recursos disponíveis comparativamente às nativas em diferentes ambientes pode ajudar a entender quais os possíveis mecanismos de invasão envolvidos.

O padrão de uso da radiação solar é particularmente importante em ambientes tropicais como o cerrado, onde altos níveis de irradiância estão associados a altas temperaturas do ar (Sarmiento, 1984). A radiação solar constitui para as plantas a fonte de energia para a

produtividade primária dependendo da luz tanto para a fotossíntese quanto para geração de potenciais na folha que determinam os fluxos de massa envolvidos na captação e transporte de água e nutrientes. Apesar disso, a exposição excessiva à radiação pode comprometer o funcionamento dos tecidos de diversas formas (Demmig-Adams & Adams, 2006). O uso eficiente da radiação por plantas depende, portanto, de um balanço entre a interceptação e a capacidade de evitar ou dissipar o acúmulo excessivo de energia (Givnish, 1988). Gramíneas de formações abertas de cerrado vivem expostas à radiação e apresentam atributos que favorecem a atenuação da irradiância sobre suas folhas e a dissipação de energia por calor sensível, uma vez que a disponibilidade de água é periodicamente limitada (Sarmiento, 1992). Além disso, boa parte delas apresentam o metabolismo C₄ (Sarmiento, 1992), um mecanismo fisiológico que favorece a assimilação em ambientes de alta irradiância e temperatura (Sage *et al.*, 2012; Christin & Osborne, 2014). Portanto, variações na abundância de gramíneas nativas e invasoras poderiam estar associadas à expressão de atributos que afetam o balanço de energia e, por conseguinte, os padrões de temperatura foliar e a capacidade de adquirir e usar recursos.

O regime radiativo sobre a folha determina o volume de energia disponível que entra no balanço de energia e que também pode ser captado para os processos fotoquímicos (Monteith, 1981; Jones, 2013). Porém, a interceptação da radiação pela folha depende de como a superfície foliar está distribuída no espaço da sua posição relativa à do sol. A arquitetura de uma copa descreve o arranjo espacial de seus componentes (Campbell & Norman, 1989), e define a eficiência de exposição das folhas ao sol, sendo determinante ao regime radiativo sobre a planta e a aspectos ligados ao desempenho de uso da luz (Pearcy *et al.*, 2005; Valladares & Niinemets, 2007; Niinemets, 2010). A inclinação foliar (α) e o azimute ou orientação foliar (θ), são atributos de arquitetura de copa que descrevem variações nas posições das folhas. A relação entre esses atributos com o ambiente luminoso é direta, pois a modificação das posições das folhas na copa permite o ajuste na eficiência de exposição, que tenderia ser aumentada em

plantas de sombra e reduzida em plantas de sol (Valladares & Niinemets, 2007; Niinemets, 2010). Adicionalmente, o índice de área foliar (IAF) é uma medida da sobreposição das folhas na copa, e fornece uma estimativa do grau do autosombreamento entre folhas de um mesmo indivíduo. Parte do ajuste ao ambiente luminoso está associada à modificação do padrão de autosombreamento, que tenderia a ser reduzido em plantas de sombra e aumentado em plantas de sol (Jurik & Kliebenstein, 2000; Pearcy *et al.*, 2005; Rossiello & Antunes, 2012). Um alto desempenho associado à capacidade de ocupar uma maior amplitude ambiental estaria ligado à plasticidade da estrutura da copa.

Atributos associados à forma e tamanho das folhas apresentam um grande espectro de variação e a podem ser determinantes à eficiência de captação da luz. A espessura foliar (T do inglês *thickness*) é diretamente proporcional ao volume de tecidos e pode ter implicações diretas sobre a absorbância e capacidade fotossintética da folha se implicar em um maior número de camadas de células do mesofilo (Terashima *et al.*, 2001; Niinemets & Sack, 2006). A razão de massa seca por unidade de área foliar (M_A) descreve o custo de construção de uma unidade de superfície fotossintetizante em termos de tecidos vivos e estruturas de sustentação (Poorter *et al.*, 2009). O conteúdo de água foliar (CA) estima a quantidade de água utilizada para manutenção da turgidez da folha. O investimento em estruturas para a aquisição de recursos pode determinar a eficiência na sua obtenção e sugerir um perfil aquisitivo, esperado em plantas de crescimento rápido; ou conservativo, esperado em plantas de crescimento lento (Wright *et al.*, 2004). Esse tipo de abordagem permite identificar que tipo de estratégia possibilitaria um maior desempenho em diferentes condições.

A radiação que incide sobre a superfície das folhas pode ser refletida, transmitida e absorvida. Da fração que é absorvida, apenas uma pequena parte dos fótons interage com o sistema de pigmentos e sua energia pode então ser utilizada nas reações fotoquímicas (Nobel, 2009; Jones, 2013). O conteúdo de clorofila foliar (χ) determina potencialmente a quantidade

de radiação fotossinteticamente ativa absorvida pela folha e varia conforme o microambiente luminoso (Niinemets, 2010). Investimentos adicionais em pigmentos foliares permitiriam modular a eficiência de absorção de luz na folha em resposta a variações no regime de irradiância. Além disso, a razão de clorofila *a* para clorofila *b* (razão *a:b*) permite inferir acerca da aclimação das folhas a variações microclimáticas do regime de irradiância no sítio onde as folhas se desenvolvem (Anderson, 1986; Dale & Causton, 1992). Em plantas de sombra é esperada uma maior eficiência de absorção da luz, conferida por investimentos adicionais em pigmentos e uma diminuição na razão de clorofila *a* para clorofila *b* (Lichtenthaler *et al.*, 1981; Givnish, 1988; Niinemets, 2010). A associação de um alto desempenho com ajustes na eficiência de absorção da luz em resposta ao sombreamento indica uma capacidade de ocupar uma amplitude maior de ambientes e pode conferir vantagens circunstanciais.

A eficiência do uso da energia de excitação absorvida pelos pigmentos depende de um balanço entre a transferência dessa energia para os centros de reação dos fotossistemas e a capacidade de convertê-la em energia química livre armazenada em poder redutor (NADPH e ATP) (Lawlor, 2001; Lambers *et al.*, 2013). Utilizando técnicas de medição por amplitude de pulsos de fluorescência modulada PAM (Schreiber, 2004) é possível obter estimativas de aspectos relacionados à eficiência quântica do transporte de elétrons não-cíclico (Genty *et al.*, 1989). A eficiência quântica máxima da fotoquímica do PSII (F_v/F_m) é uma estimativa do potencial máximo de disponibilidade dos centros de reação quando o aparato fotossintético está em seu estado de máxima oxidação no escuro (Baker, 2008; Murchie & Lawson, 2013). A eficiência quântica operacional (Φ_{PSII}) da fotoquímica do PSII estima o potencial efetivo de disponibilidade dos centros de reação em folhas expostas à luz do sol, quando os processos no aparato fotossintético estão ativos (Baker, 2008; Murchie & Lawson, 2013). Aparelhos de fluorometria modernos possuem protocolos que realizam medidas de Φ_{PSII} em intensidades crescentes de irradiância, conhecidos como curvas instantâneas de resposta à luz ou RLCs (do

inglês *rapid light curve*). Se os valores medidos forem convertidos em estimativas da taxa de transporte de elétrons ETR (do inglês *electron transport rate*) e então plotados em função da irradiância, a curva resultante se assemelha em forma à curva de fotossíntese – irradiância, embora deva ser interpretada de maneira distinta (White & Critchley, 1999; Ralph & Gademann, 2005; Ritchie, 2008). A taxa de transporte de elétrons (ETR) é uma medida de desempenho do transporte de energia na fotoquímica do PSII. Um desempenho reduzido indicaria uma possível insuficiência na captação de energia luminosa ou ainda uma capacidade reduzida de processamento da energia pelo aparato fotossintético (Ralph & Gademann, 2005). Plantas de sombra possuem atributos que favorecem a eficiência de captação de energia luminosa, e é esperado que sob alta irradiância sua capacidade de processar ou dissipar a energia seja insuficiente, resultando em um desempenho da atividade fotoquímica diminuído (Lichtenthaler *et al.*, 1981; Pearcy, 2007; Lambers *et al.*, 2013). Alternativamente, os atributos de plantas de sol favorecem a atenuação da irradiância (Percy *et al.*, 2005; Niinemets & Sack, 2006), e o que se espera é que em condições de sombreamento a captação de energia luminosa seja insuficiente, resultando em desempenho reduzido. A associação positiva entre o desempenho e a abundância em ambientes abertos ou sombreados é um indício do tipo de ambiente que é mais favorável para a espécie.

A fixação do carbono inorgânico realizada nos cloroplastos utiliza-se da energia química contida nas moléculas de ATP e NADPH derivadas do fluxo de elétrons na cadeia de transporte. Em plantas C₄, o CO₂ que se difunde no tecido do mesófilo é fixado em ácidos orgânicos de 4 carbonos e é posteriormente enviado para tecidos especializados com altas concentrações de RuBP, onde CO₂ é liberado e é reduzido no ciclo de Calvin (von Caemmerer & Furbank, 2003). A entrada de CO₂ no espaço intercelular ocorre por processos difusivos através das aberturas estomáticas, por onde também ocorrem as trocas evaporativas. Com isso, o suprimento de CO₂ no mesófilo depende da capacidade da folha de arcar com a perda de água

por evaporação (Lambers *et al.*, 2013). Sistemas de análise de gases por infravermelho IRGAs (do inglês *infrared gas analyzer*) possibilitam o monitoramento e a medição das dinâmicas no balanço de CO₂ e vapor de água a nível foliar. Desse modo, é possível obter estimativas das dinâmicas de assimilação de carbono e de transpiração foliar. A taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) representa o resultado do balanço entre a assimilação e processos respiratórios. A taxa de transpiração (E) representa a perda de água por demanda evaporativa através dos estômatos. A dinâmica de assimilação de CO₂ pode ser visualizada através de curvas de resposta à luz, que descrevem o comportamento da taxa assimilatória em função da irradiância: as curvas de fotossíntese-irradiância ou curvas F-I. A taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) representa a capacidade de ganho de carbono e é resultante da interpolação de todos os ajustes e fatores nas etapas anteriores do processo de uso da luz. É esperado que plantas de sol apresentem desempenho diminuído em condições de sombreamento, e que plantas de sombra apresentem desempenho aumentado. A associação entre alto desempenho e abundância em uma dada condição indicaria que a combinação de atributos é favorável ao desenvolvimento naquele ambiente.

A investigação das características de uso dos recursos foi feita a partir de uma área de cerrado invadida pelas gramíneas africanas *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster e *Melinis minutiflora* P. Beauv. no Parque Estadual do Juquery, Franco da Rocha, SP. Nesta área a cobertura de gramíneas invasoras africanas se estende por diferentes fisionomias e em densidades distintas. Uma área no interior do parque apresenta uma transição entre as fisionomias de campo cerrado e campo sujo. No sub-bosque do campo cerrado a invasão por gramíneas africanas é intensa e amplamente distribuída. No estrato herbáceo do campo sujo, porém, a invasão é menos intensa e está restrita a pontos isolados e a bordas de estrada. A diferença nos padrões de abundância das invasoras entre as fisionomias poderia ser explicada por diferenças de desempenho no uso dos recursos. Essa diferença seria mediada pelo efeito

atenuante que a cobertura do dossel do campo cerrado proporciona na incidência de radiação solar. Sob essas condições é esperado que as plantas apresentem ajustes compensatórios nos atributos associados ao uso da luz que proporcionem um aumento da eficiência de interceptação e uso da radiação. Ajustes morfológicos incluem reduções na espessura foliar e na M_A , com decorrente aumento do CA (Niinemets, 2010). Ao nível de copa, são esperadas reduções da inclinação foliar (α) e do IAF, de modo a aumentar a eficiência de exposição das folhas (Pearcy *et al.*, 2005; Niinemets, 2010). Ajustes na absorbância das folhas incluem uma maior expressão de pigmentos e uma menor razão a:b (Anderson, 1986; Dale & Causton, 1992; Niinemets, 2010). Se esses ajustes favorecem diferencialmente as invasoras sob o dossel do campo cerrado, espera-se encontrar maiores ETR e A em comparação com as nativas, o que significaria que a presença da cobertura é mais restritiva às nativas do que invasoras. Paralelamente, no campo sujo, em condições livres de restrição, nativas devem apresentar maior desempenho no transporte de elétrons fotoquímico e na assimilação líquida de carbono.

A hipótese deste estudo é: sob a cobertura arbórea do campo cerrado, o desempenho de uso da luz de invasoras é maior do que o das gramíneas nativas.

O objetivo do estudo é examinar os padrões de uso de recursos das gramíneas nativas e invasoras em dois extremos de um gradiente de invasão, e avaliar as implicações no desempenho, principalmente quanto ao uso da luz e água.

Diferenças observadas entre as gramíneas nativas e invasoras podem ter implicações sobre o potencial invasivo, assim como sobre a suscetibilidade à invasão de fragmentos de cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual do Juquery, localizado nos municípios de Franco da Rocha e Caieiras, estado de São Paulo. O parque possui cerca de 2 mil hectares entre as coordenadas 23°19' e 23°25'S e 46°45' e 46°35'W (São Paulo, 1999 *apud* Baitello *et al.*, 2013), ocupando uma área inserida na bacia do Rio Juquery e sendo delimitada a oeste pela represa Paiva Castro, reservatório integrante do Sistema Cantareira. A paisagem é composta principalmente por colinas de topos arredondados e alguns trechos de topos retilíneos, entremeadas por vales de gradiente altimétrico de 730 a 950 m (Baitello *et al.*, 2013). Predominam na região os solos do tipo Argissolo Vermelho-Amarelo (Oliveira *et al.*, 1999a, 1999b). O clima local é considerado pela classificação de Köppen-Geiger como *Cwa*, ou clima temperado úmido com invernos secos e verões quentes (Peel *et al.*, 2007). Segundo Baitello *et al.* (2013), a precipitação anual da região varia de 1200 a 2000 mm/ano, com o período de menor pluviosidade ocorrendo de abril a agosto.

A vegetação do parque apresenta formações campestre, savânica e florestal. Segundo Baitello *et al.* (2013), as fitofisionomias de Cerrado representam cerca de 60% da área do parque, discerníveis como campo limpo, campo sujo e campo cerrado na classificação proposta por Coutinho (1978). Os autores também sugerem a presença de um cerrado *stricto sensu* alterado, com concentrações de árvores superior à de campos cerrados, mas com baixa diversidade de espécies. Estas fisionomias estão distribuídas em mosaico pelo parque, entremeadas por florestas de fundo de vale quase sempre presentes nos encaixes entre as colinas que compõem boa parte do relevo. O levantamento florístico realizado no parque por Baitello *et al.* (2013) encontrou ao todo 420 espécies pertencentes a 84 famílias e distribuídas em 257 gêneros. Os autores também constataram que 273 dessas espécies são exclusivas da vegetação

de cerrado, com a maior parte pertencendo às famílias Asteraceae, Poaceae, Fabaceae e Melastomataceae. Por conta do caráter excepcional da vegetação característica de cerrado ocorrendo no contexto do Domínio Tropical Atlântico e pela presença de muitas espécies de plantas ameaçadas, ressalta-se a importância do PEJ na preservação da flora de cerrado do estado de São Paulo.

As fisionomias de cerrado no interior do parque apresentam alterações na estrutura da vegetação associadas principalmente às bordas. As alterações são relacionadas com práticas de manejo visando o acesso e o controle de queimadas, e incluem a manutenção de trilhas, estradas e aceiros corta-fogo. As queimadas são recorrentes nas fisionomias de cerrado do parque, em particular nas mais abertas. A grande abundância de gramíneas africanas pode potencialmente agravar o impacto das queimadas sobre as comunidades locais (D'Antonio & Vitousek, 1992; Hoffmann *et al.*, 2004; Gorgone-Barbosa *et al.*, 2015). Estas espécies são frequentemente encontradas associadas às bordas e em locais com alterações na estrutura do solo, como o revolvimento feito na construção de aceiros, por exemplo.

As coletas em campo foram feitas entre dezembro de 2016 e abril de 2018, concentradas nas épocas supostamente mais chuvosas e nas mais secas. Durante o período a temperatura máxima registrada foi de 35.2° C e a mínima foi de 3.8° C (Fig. 1). A pluviosidade acumulada no período foi de 2285.5 mm, com índice de 1613 mm/ano.

Figura 1. Pluviosidade e temperaturas média, máxima e mínima observadas durante o período de coletas. Nas abscissas estão representados os meses inclusos no período de coletas e nas ordenadas a temperatura (esquerda) e pluviosidade (direita). As barras representam a pluviosidade acumulada por mês e as linhas representam as temperaturas média (contínua), máxima (tracejada) e mínima (pontilhada) observadas em cada mês. As setas no topo indicam meses onde atividades de coleta foram realizadas.

O estudo foi realizado em duas fitofisionomias savânicas de cerrado localizadas sobre o topo de um morro alongado cuja extensão de maior amplitude se dá aproximadamente ao longo do sentido leste-oeste. Em todo o morro predomina a fisionomia de campo sujo, embora um campo cerrado esteja presente nas áreas mais elevadas. Em ambas as fisionomias há indícios de queimadas embora a grande quantidade de biomassa seca depositada sobre o solo indique que elas não são recentes. Relatos dos funcionários confirmam que a última queimada na área foi no ano de 2013.

O campo cerrado presente no topo do morro possui um estrato arbóreo constituído majoritariamente por indivíduos de *Dalbergia miscolobium* Benth. (Fabaceae) distribuídos de forma esparsa (Fig. 2). Esses indivíduos arbóreos foram observados em diferentes estágios de vida variando de plântulas a indivíduos adultos com mais de dez metros de altura. Sondagens realizadas com o aplicativo Gap Light Analysis Mobile Application – GLAMA (Tichý, 2015) sobre fotografias hemisféricas revelaram índices de cobertura que variaram de 13 a 25%.

O estrato herbáceo do campo cerrado é composto majoritariamente por gramíneas e espécies camefíticas. Nele, observa-se grandes concentrações de gramíneas africanas, que formam manchas de cobertura contínua bastante densas com altura de aproximadamente um metro. As gramíneas nativas de maior abundância no local são *Echinolaena inflexa*, uma espécie não identificada, *Axonopus siccus*, *Anthaenantia lanata* e *Axonopus pressus*. Entre as invasoras, *Melinis minutiflora* é a mais abundante seguida de *Urochloa decumbens*, com menor representatividade.

Figura 2. Perfil da vegetação do campo cerrado onde foram desenvolvidas parte das atividades de coleta de dados. 1. *Dalbergia miscolobium* Benth.; 2. *Schefflera macrocarpa* (Cham. & Schltdl.) Frodin; 3. *Solanum variabile* Mart.; 4. *Pleroma molle* (Cham.) Triana; 5. *Rubus brasiliensis* Mart.; 6. *Jacaranda caroba* (Vell.) DC.; 7. *Smilax fluminensis* Steud.; 8. *Melinis minutiflora*; 9. *Urochloa decumbens*; 10. *Axonopus siccus*; 11. *Axonopus pressus*; 12. *Anthraenantia lanata* (Kunth) Benth.; 13. *Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase; 14. *Tristachya leiostachya* Nees

Na borda leste do campo cerrado o estrato arbóreo se torna progressivamente mais ralo caracterizando uma transição contínua para uma fisionomia de campo sujo, onde não ocorrem indivíduos arbóreos. Nesta área campestre o estrato herbáceo é dominado por gramíneas nativas de hábito cespitoso que formam uma cobertura uniforme de touceiras parcialmente sobrepostas com altura aproximada de cerca de 60 cm, no meio das quais convivem outras formas de vida (Fig. 3). As gramíneas nativas de maior abundância na área são *Axonopus siccus*, *Echinolaena inflexa*, uma espécie não identificada, *Tristachya leiostachya*, *Anthaenantia lanata*, outra espécie não identificada e *Axonopus pressus*. As invasoras *Urochloa decumbens* e *Melinis minutiflora* estão presentes em pequenas manchas associadas a aceiros na estrada e em pontos espalhados esparsamente pelo campo. Neste local a invasão por *U. decumbens* é mais proeminente do que por *M. minutiflora*, em contraste com o observado no campo cerrado.

Figura 3. Perfil da vegetação do campo sujo onde foram desenvolvidas parte das atividades de coleta de dados. Espécies representadas: 1. *Axonopus siccus*; 2. *Echinolaena inflexa*; 3. *Tristachya leiostachya*; 4. *Poaceae* sp.1; 5. *Axonopus pressus*; 6. *Anthraenantia lanata*; 7. *Pleroma molle*; 8. *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O.Berg; 9. *Baccharis trimera* (Less.) DC.; 10. *Cambessedesia espora* (A.St.-Hil. ex Bonpl.) DC.; 11. *Dalbergia miscolobium*; 12. *Eriosema heterophyllum* Benth. 13. *Jacaranda caroba*. 14. *Byrsonima intermedia* A.Juss.

Espécies estudadas

Espécies invasoras

A área encontra-se invadida por *Urochloa decumbens* e *Melinis minutiflora*, ambas de origem africana e introduzidas no Brasil por conta da sua utilidade na agropecuária.

Urochloa decumbens (Stapf) R.D. Webster é uma espécie perene de hábito decumbente conhecida popularmente como “capim-braquiária”. Seus indivíduos apresentam rizomas curtos, folhas linear-lanceoladas e pilosas, com inflorescências com ramos unilaterais espiciformes não ramificados, e espiguetas ovais e pilosas. Pode ser encontrada com flores e frutos de outubro a março (Longhi-Wagner *et al.*, 2001). É nativa de regiões centrais e no leste da África e foi introduzida no Brasil como forrageira. Apesar de apresentar sensibilidade à seca é utilizada em pastagens por conta da sua capacidade de tolerar altas pressões de pastejo (Williams & Baruch, 2000).

Melinis minutiflora P. Beauv., popularmente conhecida como “capim-gordura” é uma espécie perene de hábito cespitoso, muitas vezes radicante nos nós inferiores. Apresenta bainhas e lâminas foliares de acentuada viscosidade por conta da presença de tricomas glandulares. Pode ser encontrada com flores e frutos de fevereiro a julho (Longhi-Wagner *et al.*, 2001). É originária do oeste da África tropical e também foi introduzida como forrageira. Aparenta ser sensível à seca, ao pastejo intenso e queimadas frequentes (Williams & Baruch, 2000).

Espécies nativas

Anthraenantia lanata (Kunth) Benth. (Poaceae) é uma espécie perene, de hábito cespitoso com lâminas foliares longas e delgadas, arranjadas em forma de roseta. Floresce de dezembro a maio (Longhi-Wagner *et al.*, 2001). Está distribuída por toda a América do Sul,

sendo encontrada em todas as regiões do Brasil, e atingindo a América Central e a o sul da América do Norte (“Flora do Brasil 2020”, em construção).

Axonopus siccus (Nees) Kuhl. (Poaceae) é uma espécie perene com hábito cespitoso. Apresenta folhas filiformes involutas e cilíndricas, variando de glabras a densamente pilosas, distribuídas em arranjo de roseta. Floresce de dezembro a junho (Longhi-Wagner *et al.*, 2001). Pode ser encontrada na Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai. No Brasil, ocorre do estado do Mato Grosso até o Rio Grande do Sul (Flora do Brasil 2020, em construção).

Axonopus pressus (Nees ex Steud.) Parodi (Poaceae) é uma espécie perene, de hábito cespitoso e com rizomas conspicuos escamosos. Apresenta folhas linear-lanceoladas planas ou conduplicadas dispostas em arranjo de roseta, podendo ser densamente pilosas na face abaxial. Produz flores e frutos de janeiro a março (Longhi-Wagner *et al.*, 2001). Pode ser encontrada em todas as regiões do Brasil e no Paraguai (Flora do Brasil 2020, em construção).

As espécies incluídas neste estudo são todas gramíneas C4. Entretanto, nativas e invasoras utilizam diferentes vias preferenciais de descarboxilação. *Urochloa* e *Melinis* são gêneros pertencentes a um clado que predispõe principalmente da via PCK para a descarboxilação (Vicentini *et al.*, 2008; Christin *et al.*, 2009). Por outro lado, as espécies nativas estudadas utilizam preferencialmente a via NADP-ME (Zuloaga *et al.*, 2007).

Coleta de dados

O efeito das distintas fisionomias no padrão de uso de recurso nas gramíneas nativas e invasoras foi abordado pela comparação de atributos associados com o uso de recursos de indivíduos crescendo no campo sujo e sob o dossel do campo cerrado.

Arquitetura de copa e atributos foliares

Para as análises de copa foram selecionados indivíduos com copas intactas e sem sinais de alterações ou herbivoria. Os indivíduos foram localizados e identificados por busca ativa. A área projetada pela copa no solo (S_{solo}) foi estimada como uma elipse com diâmetro maior e menor. A maior extensão encontrada entre os extremos da projeção foi medida como o diâmetro maior e o transecto perpendicular a ela foi medida como o diâmetro menor. Medidas de inclinação, azimuth, largura e comprimento foram tomadas em todas as folhas saudáveis totalmente desenvolvidas e sem evidências de degradação ou herbivoria. A inclinação foliar (α) foi definida como o ângulo formado entre o limbo foliar e o plano horizontal perpendicular ao zênite, variando de 0° (folha totalmente plana) a 90° (folha totalmente ereta). O azimuth ou orientação foliar (θ) é o ângulo formado entre a projeção que uma linha reta perpendicular à face adaxial da folha forma em um plano horizontal perpendicular ao zênite e o norte geográfico, variando entre 0° e 359° . Inclinações foram medidas com o auxílio de um clinômetro, azimuths com uma bússola magnética analógica, e largura e comprimento foram determinados com uma fita métrica com precisão de milímetros. As áreas foliares foram calculadas inicialmente como retângulos pela multiplicação de comprimento e área (S_{ret}). Esses valores foram posteriormente ajustados com coeficientes obtidos no procedimento explicado a seguir.

Doze folhas de cada indivíduo foram escolhidas ao acaso, cortadas na base da lâmina foliar e armazenadas em recipientes com um pouco de água para evitar a dessecação. No

laboratório foram tomadas medidas de comprimento, largura, espessura (T) e massa fresca (M_f). Em espécies de folhas cilíndricas a largura foi medida como o maior diâmetro encontrado na seção transversal da folha e a espessura foi medida como o menor diâmetro. A seguir, imagens das folhas foram digitalizadas em um escâner de mesa para obtenção de uma medida mais acurada área foliar (S_{scan}) utilizando o software Fiji 1.52c (Schindelin *et al.*, 2012). As folhas foram então desidratadas em estufa a 60 °C por 24 horas e então sua massa seca foi determinada (M_s). As medidas de área S_{scan} foram regredidas contra as áreas das mesmas folhas calculadas como retângulos a partir das medidas de comprimento e largura (S_{ret}), e os coeficientes resultantes foram registrados. A relação de massa seca por área foliar (M_A) foi calculada como M_s/S_{scan} . O conteúdo relativo de água foliar (CRA) foi calculado como $M_f - M_s/M_s$. O conteúdo de água por área foliar foi calculado como $M_f - M_s/S_{scan}$ (CAA). Em espécies de folhas cilíndricas a largura foi medida como o maior diâmetro encontrado na seção transversal da folha e a espessura foi medida como o menor diâmetro. Nesses casos e nos que as folhas se apresentassem torcidas ou enroladas o azimute foliar foi determinado adotando como referência o ramo ou o centro da roseta de a folha se origina. No caso de haver folhas dobradas, cada parte da folha separada pela dobra foi considerada como uma folha distinta.

A análise de cada indivíduo resultou em um par de coeficientes que descrevem a relação linear entre S_{scan} e S_{ret} de suas folhas. Esses coeficientes foram utilizados para ajustar os valores de S_{ret} obtidos em campo que não possuíam medidas de S_{scan} associadas. Os valores de área foliar ajustados (S_f) foram então utilizados no cálculo do Índice de área foliar (IAF) e na distribuição angular e azimutal. IAF foi calculado como a razão da área foliar total para a área projetada pela copa no solo ($IAF = \Sigma S_f / S_{solo}$). Os valores de S_f das folhas foram distribuídos e somados de acordo com a respectiva inclinação foliar (α) em nove categorias formadas por intervalos angulares de 10°. Essas somas foram então convertidas em medidas relativas ao total observado na copa, resultando na distribuição angular foliar do indivíduo. Similarmente, os

valores de S_f foram distribuídos e somados de acordo com o respectivo azimute foliar (θ) em oito categorias formadas por intervalos de 45° . Cada categoria foi definida com o ângulo mediano correspondente às direções N, NE, E, SE, S, SW, W e NW. Os somatórios das áreas por categoria foram convertidos em medidas relativas à área foliar total da copa resultando na distribuição azimutal foliar do indivíduo.

Trocas gasosas, fluorescência de clorofila a e pigmentos foliares

Para as análises de trocas gasosas e fluorescência e coleta de material para a determinação do conteúdo de pigmentos, indivíduos com a copa intacta e sem sinais de alterações foram localizados e identificados em campo por busca ativa. Medidas de trocas gasosas e fluorescência foram conduzidas em campo em folhas diferentes da mesma copa. Para isso, foram escolhidas folhas totalmente desenvolvidas, sem sinais de degradação ou herbivoria, e que se apresentassem completamente expostas ao microclima de luz vigente sem a interferência de suas próprias estruturas. Como existe grande variação na M_A entre as espécies (Poorter *et al.*, 2009), a expressão por unidade de área foliar pode subestimar a variação nos atributos. Por conta disso, alguns atributos foram também calculados por unidade de massa seca foliar.

Análise de trocas gasosas

As medidas de trocas gasosas foram realizadas por meio de um sistema portátil de análise de trocas gasosas foliares (LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE, EUA). As condições no interior da câmara foliar foram definidas na seguinte configuração: a concentração de CO_2 foi mantida em $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$; a taxa de fluxo de ar na câmara foi mantida a $400 \mu\text{mol s}^{-1}$; a temperatura do ar, folha e a umidade relativa não foram especificadas. As equações empregadas no cálculo das variáveis a partir das medidas tomadas pelo aparelho derivam daquelas descritas

por (von Caemmerer & Farquhar, 1981). Em cada indivíduo foram escolhidas folhas em número suficiente para preencher a câmara foliar. Medidas de taxa de assimilação de CO₂ (A) foram tomadas nos valores de irradiância (I) em PAR na seguinte ordem: 1000, 800, 700, 600, 500, 400, 300, 200, 100, e 50 $\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Estes valores foram adotados de modo a reduzir a chance das estimativas de assimilação de CO₂ estarem sob a influência de processos fotoinibitórios. Um modelo exponencial do comportamento da taxa assimilatória líquida de CO₂ em função da irradiância foi ajustado aos dados:

$$A = A_{\max} \{1 - e^{-k(I-I_{\text{comp}})}\} \quad (1)$$

onde $A_{\max_{\text{area}}}$ [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] é o parâmetro que representa a taxa de assimilação líquida de CO₂ máxima estimado como o ponto nas ordenadas em que a curva atinge sua assíntota; I [$\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] é a irradiância em PAR; I_{comp} descreve o ponto de compensação luminosa, ou o valor de I quando A é zero; k é um fator de ajuste [$\text{m}^2 \text{ s } \mu\text{mol}(\text{fótons})^{-1}$]. Em cada curva foram estimados os parâmetros $A_{\max_{\text{area}}}$ e I_{comp} pela função *nls* do pacote *nlstools* (Baty *et al.*, 2015) na plataforma R (R Core Team, 2017). O valor máximo de taxa de transpiração $E_{\max}$ [$\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] que foi observado durante a tomada de medidas também foi registrado. Os valores de $A_{\max_{\text{area}}}$ e $E_{\max_{\text{area}}}$ de cada indivíduo foram divididos pela mediana dos valores de M_A de sua espécie na respectiva fisionomia (campo sujo ou campo cerrado), obtendo assim seus valores expressos por unidade de massa foliar: $A_{\max_{\text{massa}}}$ [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$] e $E_{\max_{\text{massa}}}$ [$\mu\text{mol}(\text{H}_2\text{O}) \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$]. A eficiência de uso da água EUA foi calculada como a razão de $A_{\max_{\text{area}}}$ para $E_{\max_{\text{area}}}$ [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ mmol}(\text{H}_2\text{O})^{-1}$].

As condições climáticas ao longo do período de estudo não mostraram uma variação que permitisse a definição de períodos claramente distintos quanto a variáveis de luz, temperatura e umidade relativa que pudessem servir para agrupar as respostas de trocas gasosas observadas. Provavelmente isso se deve ao período curto de amostragem, sendo necessário um

período mais longo de coletas para caracterizar apropriadamente o efeito das variações climáticas sobre a dinâmica de trocas gasosas.

Análise de fluorescência de clorofila *a*

Todas medidas de fluorescência de clorofila *a* foram feitas por um aparelho de fluorometria de pulso modulado (PAM) portátil (FluorPen FP100, Photon Systems Instruments, Drasov, República Tcheca). As RLCs foram construídas pelo protocolo LC1 do aparelho, que toma medidas de Φ_{PSII} após pulsos de luz actínica a 10, 20, 50, 100, 300 e 500 $\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os valores de taxa de transporte de elétrons foram calculados a partir das medidas tomadas nas RLCs:

$$ETR = \Phi_{PSII} \cdot I_{PAR} \cdot 0.5 \cdot 0.84 \quad (2)$$

onde Φ_{PSII} é a eficiência quântica operacional da fotoquímica do PSII; I_{PAR} é a intensidade de irradiância actínica [$\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] ao qual está associada a medida de Φ_{PSII} ; 0.5 é um fator de multiplicação representando a necessidade de 2 quanta para o transporte de um elétron (White & Critchley, 1999); 0.84 é o valor adotado como absorbância foliar padrão para todas as folhas. Curvas de resposta à luz foram ajustadas aos valores de ETR utilizando o modelo exponencial utilizado para trocas gasosas (Equação 1) mas adaptado para os dados de ETR em função da irradiância:

$$ETR = ETR_{max} \{1 - e^{-k(I - I_{comp})}\} \quad (3)$$

onde ETR_{max} [$\mu\text{mol}(\text{elétrons}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] é o parâmetro que representa a taxa de transporte de elétrons máxima, estimado como o ponto nas ordenadas onde a curva é assintótica; I é a intensidade da irradiância [$\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]; I_{comp} descreve o ponto de compensação luminosa, ou o valor de I quando ETR é zero; k é um fator de ajuste [$\text{m}^2 \text{s} \mu\text{mol}(\text{fótons})^{-1}$]. Em cada curva a ETR_{max} foi estimada pela função *nls* do pacote *nlstools* (Baty *et al.*, 2015) na plataforma R (R Core Team, 2017). Como o parâmetro I_{comp} da curva de ETR não detém o

mesmo significado de uma curva de fotossíntese – irradiância, foram registrados os valores de irradiância de saturação fotoquímica I_{sat} [$\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$], obtidos através de uma análise gráfica da curva. I_{sat} representa a intensidade de irradiância onde a curva atinge sua fase assintótica, e ETR atinge seu valor máximo.

Após as medições para elaboração de curvas de resposta à luz e RLCs, as folhas utilizadas foram cortadas na base da lâmina foliar e armazenadas em frascos contendo um pouco de água. Os containers foram mantidos no escuro e fresco por um período mínimo de 4 horas após o qual foi determinado o valor de eficiência quântica máxima potencial (F_v/F_m). Essas folhas foram então utilizadas na análise de pigmentos foliares.

Determinação do conteúdo de pigmentos foliares

A medição da concentração foliar de pigmentos foi realizada em discos ou secções. As secções foram cortadas das folhas e suas áreas foram determinadas. Em indivíduos com lâminas foliares suficientemente largas, as secções foram feitas como discos foliares de 0.61cm de diâmetro e sua área foi determinada como uma área circular. Em folhas estreitas, o corte das secções foi feito em quadrados com o lado equivalente à largura da lâmina. Por fim, secções de folhas cilíndricas (como é o caso de *Axonopus siccus*) foram cortadas como simples secções cilíndricas de 0.5 cm de comprimento, e a área foi estimada como a área lateral de um cilindro com diâmetro basal igual à largura da folha. Como a área utilizada em secções cilíndricas corresponde à sua área foliar total, a área de cada disco e quadrado foliar foi multiplicada por 2 de modo a contemplar ambas as faces adaxial e abaxial da folha.

Duas secções de cada folha foram adicionadas em um frasco contendo 2 ml de dimetilformamida (DMF) para a extração dos pigmentos foliares. Após um período de pelo menos 24 horas a absorbância do extrato foi determinada em um espectrofotômetro SP 2000 UV (BEL Photonics do Brasil LTDA, Piracicaba, Brasil) nos comprimentos de onda 664nm,

647nm e 480nm. As concentrações ($\mu\text{g ml}^{-1}$) de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides totais foram determinadas a partir das medidas de absorvância utilizando as equações propostas por (Wellburn, 1994). Carotenóides foram incluídos junto com as clorofilas por sua importância como pigmentos acessórios. O conteúdo de cada pigmento por unidade de foliar foi calculado como a razão do produto entre a concentração do pigmento e o volume do frasco para a área das secções foliares. O conteúdo de pigmentos por unidade de área foliar (χ_A , $\mu\text{g cm}^{-2}$) foi calculado como a soma dos conteúdos de clorofila *a* e *b*, e carotenoides totais por unidade de área foliar. Os valores de χ_A de cada indivíduo foram divididos pela mediana dos valores de M_A de sua espécie na respectiva fisionomia (campo sujo ou campo cerrado), obtendo assim o conteúdo de pigmentos foliares por unidade de massa (χ_M , $\mu\text{g g}^{-1}$). Por fim, a razão de clorofila *a* para clorofila *b* (razão *a:b*) foi obtida pela divisão do conteúdo de clorofila *a* pelo de clorofila *b* por unidades de área (razão *a:b*).

Análises estatísticas

As espécies foram classificadas como nativas ou como invasoras, a depender de sua origem ou procedência. Para avaliar o efeito da cobertura sobre o desempenho de nativas e invasoras, os indivíduos também foram classificados de acordo com o tipo de cobertura onde ocorriam: campo sujo, representando ausência de cobertura e campo cerrado representando a presença de cobertura arbórea esparsa. Os conjuntos de dados segregados pelos grupos de fatores apresentaram em sua grande maioria distribuições assimétricas e variância bastante heterogênea. Nesses casos, por não se considerarem contemplados os pressupostos necessários para o uso de uma técnica paramétrica, optou-se pelo uso de estatística não-paramétrica. Para investigar se a variação nos atributos entre indivíduos está relacionada com as origens distintas entre as espécies ou com o tipo de cobertura do ambiente os valores dos indivíduos foram analisados por um teste H de Scheirer Ray Hare (Sokal & Rohlf, 1995), um procedimento não-

paramétrico análogo a uma análise de variância de dois fatores. Para cada atributo analisado foram testadas separadamente as hipóteses nulas de ausência de efeito da origem, e de efeito da cobertura sobre os indivíduos. Adicionalmente, também foi testada a hipótese nula de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura.

Para investigar quais aspectos de arquitetura de copa distinguem os grupos de nativas e invasoras e o efeito da cobertura sobre essa possível distinção, foram utilizadas técnicas de análise multivariada. Os conjuntos de dados de inclinações e azimutes foliares foram analisados separadamente. Com cada conjunto foi construída uma matriz de dados contendo as observações por indivíduo nas linhas e as variáveis (áreas foliares relativas discriminadas por categorias de ângulo ou azimute) nas colunas. A matriz de dados foi padronizada por um procedimento de escalarização completa (Legendre & Legendre, 2012) aplicada nas colunas. Com a matriz padronizada foi construída uma matriz de covariância e sobre ela foi aplicada uma análise de componentes principais (ACP) utilizando a função *PCA* do pacote *FactoMineR* (Lê *et al.*, 2007) na plataforma R (R Core Team, 2017) de análises estatísticas. Partindo do primeiro (PC1), os componentes principais foram sendo selecionados para análises posteriores até que a soma cumulativa da porcentagem de variância explicada ultrapassasse 50%. As contribuições relativas das variáveis em cada componente foram analisadas para verificar as informações contidas nos componentes selecionados.

Para verificar se os gradientes formados ao longo dos componentes principais estão relacionados com as origens distintas entre as espécies (diferenças entre nativas e invasoras) ou com o tipo de cobertura (presença de dossel arbóreo no campo cerrado e ausência de dossel no campo sujo), os escores dos indivíduos ao longo dos componentes foram analisados com um teste de Scheirer Ray Hare (Sokal & Rohlf, 1995). Em cada eixo analisado foram testadas separadamente as hipóteses nulas de ausência de efeito da origem, e de efeito da cobertura sobre

os indivíduos. Adicionalmente, também foi testada a hipótese nula de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura.

Para investigar se as copas das espécies possuem alguma orientação preferencial foi utilizado o teste Z de Rayleigh (Zar, 1999) para testar a hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares.

Para investigar quais atributos são mais importantes na distinção entre nativas e invasoras e se a cobertura possui algum efeito sobre essa distinção, os atributos dos indivíduos foram reunidos em dois conjuntos de dados: o primeiro contendo variáveis expressas por unidade de área foliar e o segundo com variáveis expressas por unidade de massa seca foliar. No conjunto de atributos expressos por área foliar foram incluídos: atributos foliares T, M_A e CAA; e atributos individuais de desempenho A_{max} , I_{comp} , E_{max} , F_v/F_m , ETR_{max} , χ_A e razão A:B. No conjunto de atributos expressos por massa, M_A foi substituído por $1/M_A$ que representa a área foliar específica (AFE); T, F_v/F_m , ETR_{max} , e I_{comp} foram mantidas; e o restante foi substituído por suas respectivas representações expressas por unidade de massa seca foliar. Como os conjuntos de atributos estruturais e de desempenho são representações de diferentes instâncias, as entidades foram caracterizadas ao nível de espécie. As variáveis das espécies em cada tipo de cobertura foram representadas por valores correspondentes às medianas dos valores encontrados nos conjuntos originais por indivíduo. A escolha da mediana foi baseada na observação das distribuições dos valores, muitas delas apresentando assimetrias e heterocedasticidade além de diferenças nos números de amostras. A matriz de dados foi então construída com as espécies em cada tipo de cobertura nas linhas e as variáveis nas colunas. A padronização foi feita por escalarização completa nas colunas.

Por não se poder presumir a existência de relações lineares, as combinações em cada conjunto de variáveis foram analisadas com uma técnica de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS, do inglês *non-metric multidimensional scaling*) (Kenkel & Orlóci, 1986).

O procedimento foi feito através da função *metaMDS* do pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2013) na plataforma R (R Core Team, 2017), utilizando a distância euclidiana sobre a matriz padronizada de dados para o cálculo da matriz de dissimilaridades. Para investigar as informações contidas na ordenação foi feita uma correlação de Pearson entre os escores ao longo dos dois eixos da ordenação e os valores originais das variáveis. Para investigar se o arranjo obtido está relacionado com diferenças entre nativas e invasoras e com o tipo de cobertura os escores dos indivíduos ao longo dos dois eixos foram avaliados por um teste de permutação. Para cada conjunto de dados foram testadas separadamente as hipóteses nulas de ausência de segregação entre os centroides de nativas e invasoras e entre os centroides de campo cerrado e campo sujo.

RESULTADOS

Arquitetura de copa

Distribuições angulares e azimutais foliares

Copas de 30 indivíduos de espécies nativas (18) e invasoras (12) foram caracterizadas em campo sujo (15) e campo cerrado (15). Para cada espécie foram descritas as copas de três indivíduos por fisionomia, totalizando seis copas por espécie. As espécies apresentaram um número bastante variável de folhas por copa e diferentes padrões de distribuição azimutal (Tabela 1).

Espécies nativas em campo sujo

Anthraenantia lanata. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída nas categorias de inclinações de 90°, 60°, 80°, 50° e 70°, em ordem decrescente (Fig. 4A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam cerca de 30% da área foliar relativa (Fig. 4B) e cerca de 60% da área foliar está contida nas categorias de azimutes N, W e SW (Fig. 4C). Por fim, a hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo sujo não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 1, Fig. 4D).

Axonopus pressus. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída nas categorias de inclinações de 60°, 50°, 80° e 40°, em ordem decrescente (Fig. 6A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam cerca de 42% da área foliar relativa (Fig. 6B). Embora as categorias de azimutes N e S acumulem 35% da área foliar, o restante da área foliar está mais equitativamente distribuído entre as outras categorias que apresentam cerca de 10% cada (Fig. 6C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo sujo não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 1, Fig. 6D).

Axonopus siccus. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída nas categorias de inclinações de 80°, 70°, 50° e 60°, em ordem decrescente (Fig. 8A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam 35% da área foliar relativa (Fig. 8B) e cerca de 60% da área foliar está contida nas categorias de azimutes NE, E e NW (Fig. 8C). A hipótese nula de distribuição uniforme em campo sujo dos azimutes foliares foi rejeitada ($p < 0.001$), e o azimute médio ($\bar{\theta}$) calculado é de 47° (Tabela 1; Fig. 8D).

Espécies invasoras em campo sujo

Melinis minutiflora. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias de inclinações de 40°, 30°, 20°, 10° e 50°, em ordem decrescente (Fig. 10A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam 84% da área foliar relativa (Fig. 10B) e cerca de 50% da área foliar está contida nas categorias de azimutes S e SW (Fig. 10C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares no campo sujo foi rejeitada ($p < 0.001$), e o azimute médio ($\bar{\theta}$) calculado é de 185° (Tabela 1; Fig. 10D).

Urochloa decumbens. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias de inclinações de 60°, 50°, 40° e 20°, em ordem decrescente (Fig. 12A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam 54% da área foliar relativa (Fig. 12B) e cerca de 74% da área foliar está contida nas categorias de azimutes S, SW, NE, E e N (Fig. 12C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares no campo sujo não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 1; Fig. 12D).

Espécies nativas em campo cerrado

Anthraenantia lanata. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias 30°, 50°, 60°, 40° e 70° de inclinação foliar (α) (Fig. 5A). As primeiras cinco

categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam pelo menos 60% da área foliar relativa (Fig. 5B) e cerca de 57% da área foliar está contida nas categorias N, S e E de azimuth foliar (θ) (Fig. 5C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo cerrado foi rejeitada ($p < 0.001$), e o azimuth médio ($\bar{\theta}$) calculado foi de 97° (Tabela 1; Fig. 5D).

Axonopus pressus. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias 70°, 80°, 60° e 50° de inclinação foliar (Fig. 7A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam cerca de 35% da área foliar relativa (Fig. 7B) e cerca de 63% da área foliar está contida nas categorias N, W, SW e NW de azimuth foliar (Fig. 7C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo cerrado foi rejeitada ($p < 0.05$), e o azimuth médio ($\bar{\theta}$) calculado foi de 314° (Tabela 1; Fig. 7D).

Axonopus siccus. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias 30°, 50°, 40°, 20° e 10° de inclinação foliar (Fig. 9A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam cerca de 71 % da área foliar relativa (Fig. 9B) e cerca de 63% da área foliar está contida nas categorias N, NE e NW de azimuth foliar (Fig. 9C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo cerrado foi rejeitada ($p < 0.001$) e o azimuth médio ($\bar{\theta}$) calculado foi de 6° (Tabela 1; Fig. 9D).

Espécies invasoras em campo cerrado

Melinis minutiflora. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias 20°, 10°, 30° e 40° de inclinação foliar (Fig. 11A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam cerca de 91 % da área foliar relativa (Fig. 11B) e cerca de 67% da área foliar está contida nas categorias N, NW, S e W de azimuth foliar (Fig. 11C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo

cerrado foi rejeitada ($p < 0.01$) e o azimute médio ($\bar{\theta}$) calculado foi de 287° (Tabela 1; Fig. 11D).

Urochloa decumbens. A maior parte da área foliar encontra-se distribuída entre as categorias 60° , 50° , 30° e 40° de inclinação foliar (Fig. 13A). As primeiras cinco categorias de inclinações em ordem crescente (de 10° a 50°) acumulam cerca de 52 % da área foliar relativa (Fig. 13B) e cerca de 48% da área foliar está contida nas categorias E, W e S de azimute foliar (Fig. 13C). A hipótese nula de distribuição uniforme dos azimutes foliares em campo cerrado não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 1; Fig. 13D).

Tabela 1. Estatística circular das distribuições azimutais foliares de cada espécie. Número total de folhas (N), azimute foliar médio $\bar{\theta}$ (graus), coeficiente de concentração angular R e probabilidade p da distribuição diferir de uma distribuição uniforme. Valores de $\bar{\theta}$ significativos estão destacados em **negrito** nos níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Cobertura	Espécie	N	$\bar{\theta}$	R	p	
Campo sujo	<i>Anthaenantia lanata</i>	135	283.51	0.14	0.070	
	<i>Axonopus pressus</i>	140	78.86	0.03	0.845	
	<i>Axonopus siccus</i>	138	47.19	0.35	0.000	***
	<i>Melinis minutiflora</i>	222	185.01	0.37	0.000	***
	<i>Urochloa decumbens</i>	175	128.57	0.07	0.453	
Campo cerrado	<i>Anthaenantia lanata</i>	136	96.69	0.30	0.000	***
	<i>Axonopus pressus</i>	137	314.25	0.17	0.016	*
	<i>Axonopus siccus</i>	227	6.08	0.32	0.000	***
	<i>Melinis minutiflora</i>	184	286.66	0.19	0.002	**
	<i>Urochloa decumbens</i>	165	9.45	0.05	0.652

Figura 4. Atributos arquiteturais de copa de *A. lanata* em campo sujo: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 5. Atributos arquiteturais de copa de *A. lanata* em campo cerrado: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 6. Atributos arquiteturais de copa de *A. pressus* em campo sujo: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 7. Atributos arquiteturais de copa de *A. pressus* em campo cerrado: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 8. Atributos arquiteturais de copa de *A. siccus* em campo sujo: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 9. Atributos arquiteturais de copa de *A. siccus* em campo cerrado: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 10. Atributos arquiteturais de copa de *M. minutiflora* em campo sujo: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 11. Atributos arquiteturais de copa de *M. minutiflora* em campo cerrado: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 12. Atributos arquiteturais de copa de *U. decumbens* em campo sujo: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

Figura 13. Atributos arquiteturais de copa de *U. decumbens* em campo cerrado: distribuição angular da área foliar relativa (A) e sua respectiva soma cumulativa (B); distribuição azimutal da área foliar relativa (C) e distribuição de frequências de azimute foliar com o azimute médio indicado pelo ponto (D).

APC com as inclinações foliares

Os dois primeiros componentes principais obtidos na ordenação explicam 49.29% e 19.45% da variância total, respectivamente. As classes de ângulos foliares de 20°, 30°, 40°, e 10° estão associados com o lado positivo do primeiro componente principal (PC1), enquanto que as classes 80°, 70° e 90° estão associados ao lado negativo. As classes 50° e 60° estão associadas com o lado positivo do segundo componente principal (PC2), enquanto que a classe 80° está fortemente associada ao lado negativo, assim como as classes 70°, 10° e 20°, embora em menor magnitude (Fig. 14). Ao longo do PC1 há uma polarização entre indivíduos que apresentam estrutura de copa com predomínio de inclinações baixas e os que apresentam predomínio de inclinações intermediárias a elevadas. A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre os escores dos indivíduos ao longo do PC1 foi rejeitada ($p < 0.01$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura e de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura sobre os escores no PC1 não foram rejeitadas com $p > 0.05$ em ambos os casos (Tabela 2, 3). Ao longo do PC2 há uma polarização entre as copas em que predominam inclinações elevadas e baixas, e as copas em que predominam inclinações intermediárias. As hipóteses nulas de ausência do efeito da origem e de ausência de efeito da cobertura não foram rejeitadas no segundo eixo ($p > 0.05$). A hipótese nula de ausência de interação entre os efeitos de origem e de cobertura também não foi rejeitada no segundo eixo ($p > 0.05$) (Tabela 4, 5).

Figura 14. Interpolação dos dois primeiros componentes que resulta da aplicação da análise de componentes principais (APC) executada na matriz de covariância dos valores de área foliar relativa por classe de inclinação foliar (α) padronizada por escalarização completa. Os valores entre parênteses representam a porcentagem da variância total contida no respectivo eixo. Invasoras (n=12) estão representadas em preto e nativas (n=18) em cinza. A correlação das variáveis com os eixos está representada pelos vetores identificados pela classe de inclinação foliar.

Tabela 2. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os escores do PC1 obtidos pela aplicação de uma ACP sobre a distribuição da área foliar por classes de inclinação foliar dos indivíduos. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	586.81	7.57	0.006 **
Cobertura	1	187.50	2.42	0.120
Origem : Cobertura	1	31.25	0.40	0.525
Residuals	26	1441.94		

Tabela 3. Análise descritiva dos escores individuais ao longo do primeiro componente principal (PC1) obtidos de uma ACP sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de inclinação foliar dos indivíduos. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	6	1.12	1.81	1.97	0.81	-2.14	3.07	5.20
Nativas		9	-1.73	-1.56	1.33	0.44	-3.36	0.17	3.53
Invasoras	Campo cerrado	6	1.48	1.73	2.05	0.84	-0.94	3.68	4.62
Nativas		9	-0.01	-0.59	1.97	0.66	-2.68	2.83	5.51

Figura 15. Distribuição dos valores dos escores de nativas e invasoras ao longo do PC1 obtido pela aplicação de uma APC sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de inclinação foliar dos indivíduos em cada fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 4. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os escores do PC2 obtidos pela aplicação de uma ACP sobre a distribuição da área foliar por classes de inclinação foliar dos indivíduos. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	67.22	0.87	0.352
Cobertura	1	2.70	0.03	0.852
Origem : Cobertura	1	37.36	0.48	0.488
Resíduos	26	2140.22		

Tabela 5. Análise descritiva dos escores individuais ao longo do primeiro componente principal (PC2) obtidos de uma ACP sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de inclinação foliar dos indivíduos. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	6	0.77	0.33	1.33	0.54	-0.34	3.09	3.43
Nativas		9	-0.29	0.05	1.53	0.51	-3.39	1.80	5.20
Invasoras	Campo cerrado	6	-0.08	0.17	1.06	0.43	-1.81	0.93	2.74
Nativas		9	-0.17	0.11	1.36	0.45	-3.05	1.45	4.51

Figura 16. Distribuição dos valores dos escores de nativas e invasoras ao longo do PC1 obtido pela aplicação de uma APC sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de inclinação foliar dos indivíduos em cada fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

APC com os azimutes foliares

Os dois primeiros componentes principais obtidos na ordenação explicam 29.13% e 22.10% da variância total, respectivamente. As classes de azimute foliar com maior contribuição no PC1 são SW, S e W no lado negativo e NE, E e N no lado positivo. No PC2, as maiores contribuições são das classes SE e S no lado negativo e NW, N e W no lado positivo (Fig. 17). O PC1 forma um gradiente com uma polarização entre copas com a maior parte da superfície foliar voltada principalmente para sudoeste e copas cuja superfície foliar está majoritariamente orientada para nordeste. A hipótese nula de ausência do efeito da origem sobre os escores dos indivíduos ao longo do PC1 não foi rejeitada ($p > 0.05$). A hipótese nula de ausência do efeito do tipo de cobertura também não foi rejeitada ($p > 0.05$), assim como a interação entre os dois efeitos ($p > 0.05$) (Tabela 6, 7; Fig. 18). Ao longo do PC2 ocorre a formação de um gradiente que polariza indivíduos com copas cuja superfície foliar se orienta principalmente para noroeste e copas com superfície foliar voltada principalmente para sudeste. (Tabela 8, 9; Fig. 19). A hipótese nula de ausência do efeito da origem sobre os escores ao longo do PC2 não foi rejeitada ($p > 0.05$), assim como a hipótese nula de ausência do efeito da cobertura ($p > 0.05$). A hipótese nula de ausência de interação entre ambos os efeitos também não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 8).

Figura 17. Interpolação dos dois primeiros componentes que resulta da aplicação da análise de componentes principais (APC) executada na matriz de covariância dos valores de área foliar relativa por classe de azimuth foliar (θ) padronizada por esalarização completa. Os valores entre parênteses representam a porcentagem da variância total contida no respectivo eixo. Invasoras ($n=12$) estão representadas em preto e nativas ($n=18$) em cinza. A correlação das variáveis com os eixos está representada pelos vetores identificados pela classe de inclinação foliar.

Tabela 6. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os escores do PC1 obtidos pela aplicação de uma ACP sobre a distribuição da área foliar por classes de azimuth foliar (θ) dos indivíduos. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	93.89	1.21	0.271
Cobertura	1	12.03	0.16	0.694
Origem : Cobertura	1	8.02	0.10	0.748
Resíduos	26	2133.56		

Tabela 7. Análise descritiva dos escores individuais ao longo do primeiro componente principal (PC1) obtidos de uma ACP sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de azimuth foliar dos indivíduos. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	6	-0.88	-0.06	2.38	0.97	-4.19	2.04	6.23
Nativas		9	0.25	-0.31	1.32	0.44	-1.16	2.69	3.86
Invasoras	Campo cerrado	6	-0.33	-0.04	0.88	0.36	-1.90	0.51	2.41
Nativas		9	0.55	0.10	1.38	0.46	-1.52	2.38	3.90

Figura 18. Distribuição dos valores dos escores de nativas e invasoras ao longo do PC1 obtido pela aplicação de uma APC sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de azimuth foliar (θ) dos indivíduos em cada fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 8. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os escores do PC2 obtidos pela aplicação de uma ACP sobre a distribuição da área foliar por classes de azimuth foliar (θ) dos indivíduos. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	3.47	0.04	0.832
Cobertura	1	208.03	2.68	0.101
Origem : Cobertura	1	174.05	2.25	0.134
Residuals	26	1861.94		

Tabela 9. Análise descritiva dos escores individuais ao longo do primeiro componente principal (PC2) obtidos de uma ACP sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de azimuth foliar dos indivíduos. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	6	-1.00	-0.91	0.94	0.38	-2.68	-0.10	2.58
Nativas		9	-0.06	0.40	1.28	0.43	-1.79	1.90	3.69
Invasoras	Campo cerrado	6	0.70	0.26	1.13	0.46	-0.45	2.45	2.90
Nativas		9	0.26	-0.57	1.57	0.52	-1.51	2.21	3.72

Figura 19. Distribuição dos valores dos escores de nativas e invasoras ao longo do PC2 obtido pela aplicação de uma APC sobre a distribuição da área foliar relativa por classes de azimuth foliar (θ) dos indivíduos em cada fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Índice de Área Foliar (IAF)

Desconsiderando os efeitos da cobertura, invasoras apresentam IAF com média 66% e mediana 73% maiores do que nativas. Essa diferença também é observada em ambas as fisionomias: em campo sujo invasoras têm IAF com média 102% e mediana 69% maiores do que nativas; em campo cerrado a diferença ocorre em menor intensidade, com invasoras com média 41% e mediana 51% maiores (Tabela 10). Em presença da cobertura no campo cerrado há um aumento do IAF nas copas de todos os indivíduos, mas é maior em nativas do que invasoras. Em nativas, o IAF em campo cerrado tem média 64% e mediana 22% maior do que em campo sujo. Similarmente, invasoras têm média 14% e mediana 9% maiores em campo cerrado. A hipótese nula de ausência do efeito da origem sobre IAF foi rejeitada com $p < 0.001$. As hipóteses nulas de ausência de efeito do tipo de cobertura e de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura sobre IAF não foram rejeitadas ($p > 0.05$ em ambos os casos) (Tabela 11).

Tabela 10. Estatística descritiva do índice de área foliar (IAF) de indivíduos segregados pelos fatores origem e cobertura. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	6	0.73	0.76	0.21	0.09	0.49	1.04	0.55
Nativas		9	0.36	0.45	0.14	0.05	0.15	0.49	0.34
Invasoras	Campo cerrado	6	0.83	0.83	0.22	0.09	0.57	1.12	0.55
Nativas		9	0.59	0.55	0.39	0.13	0.18	1.52	1.33

Tabela 11. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre o índice de área foliar (IAF) dos indivíduos. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	980.00	12.65	0.000 ***
Cobertura	1	168.03	2.17	0.141
Origem : Cobertura	1	28.80	0.37	0.542
Resíduos	26	1070.67

Figura 20. Distribuição dos valores de índice de área foliar (IAF) de indivíduos de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Atributos foliares

Espessura foliar (T)

Considerando apenas a variação atribuída ao efeito da origem, nativas apresentam folhas na ordem de duas a três vezes mais espessas que folhas de invasoras, com média 274% e mediana 158% maiores. Entre as fisionomias a relação entre os grupos se mantém: a espessura de folhas de nativas no campo sujo tem média 240% e mediana 146% maiores do que as de nativas na mesma fisionomia. No campo cerrado a magnitude da diferença se intensifica, com as folhas de nativas com média 309% e mediana 183% maiores do que as de invasoras (Tabela 12; Fig. 21). Para nativas em presença de cobertura arbórea no campo cerrado, há um aumento de 16% e 6% sobre as médias e medianas de T, respectivamente. Por outro lado, em presença do dossel observa-se uma redução de cerca de 3% e 8% em médias e medianas de T de invasoras, respectivamente (Tabela 12; Fig. 21). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre a espessura foliar (T) foi rejeitada ($p < 0.001$). Ambas as hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura ($p > 0.05$) e ausência de interação entre o efeito de origem com cobertura ($p > 0.05$) não foram rejeitadas (Tabela 13).

Tabela 12. Estatística descritiva dos valores de espessura foliar (T, mm) de espécies nativas e invasoras separadas pelo tipo de cobertura característica de cada fisionomia. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	72	0.0189	0.0195	0.0017	0.0002	0.0150	0.0210	0.0060
Nativas		108	0.0643	0.0480	0.0368	0.0035	0.0200	0.1390	0.1190
Invasoras	Campo cerrado	72	0.0183	0.0180	0.0021	0.0002	0.0150	0.0230	0.0080
Nativas		108	0.0748	0.0510	0.0506	0.0049	0.0210	0.1900	0.1690

Figura 21. Distribuição dos valores de espessura foliar (T, mm) de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 13. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de T. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p
Origem	1	2786300.08	256.37	0.000 ***
Cobertura	1	17.54	0.00	0.968
Origem : Cobertura	1	15404.81	1.42	0.234
Resíduos	357	1110907.07		

Razão de massa seca por área foliar (M_A)

Considerando apenas a variação atribuída ao efeito da origem, observa-se que nativas apresentam M_A com média 271% e mediana 206% maiores do que invasoras. A relação se mantém em ambas as fisionomias e é similar entre elas: em campo sujo, a média e mediana de nativas são 261% e 189% maiores do que de invasoras, respectivamente; em campo cerrado, a média e mediana de nativas são 277% e 217% maiores do que a de invasoras, respectivamente. Para nativas, há uma redução de 6% e 8% sobre a média e mediana de M_A , respectivamente, quando cobertura arbórea no campo cerrado está presente. A mesma relação entre fisionomias é observada para invasoras embora a diferença apresente maior magnitude, com reduções de 10% e 17% sobre média e mediana de M_A , respectivamente (Tabela 14; Fig. 22). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre a razão de massa seca para área foliar (M_A) foi rejeitada ($p < 0.001$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura ($p > 0.05$), assim como de ausência de interação entre o efeito de origem com cobertura ($p > 0.05$) não foram rejeitadas (Tabela 15).

Tabela 14. Estatística descritiva dos valores de razão de massa seca por área foliar (M_A , g/cm²) de espécies nativas e invasoras separadas pelo tipo de cobertura característica de cada fisionomia. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	72	0.0052	0.0054	0.0010	0.0001	0.0028	0.0067	0.0039
Nativas		108	0.0188	0.0156	0.0086	0.0008	0.0078	0.0450	0.0372
Invasoras	Campo cerrado	72	0.0047	0.0045	0.0011	0.0001	0.0021	0.0067	0.0045
Nativas		108	0.0177	0.0143	0.0078	0.0008	0.0072	0.0389	0.0317

Figura 22. Distribuição dos valores da razão de massa seca por área foliar (M_A , g/cm²) de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 15. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de M_A . Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p	
Origem	1	2820132.00	258.96	0.000	***
Cobertura	1	18367.62	1.69	0.194	
Origem : Cobertura	1	841.20	0.08	0.781	
Resíduos	357	1081118.68			

Conteúdo relativo de água foliar (CRA)

Considerando apenas a variação atribuída ao efeito da origem, as invasoras apresentam CRA com média 12% e mediana 17% maiores do que nativas. Entre as fisionomias a relação entre nativas e invasoras é mantida: em campo sujo o CRA de invasoras supera o de nativas com média 25% e mediana 24% maiores; em campo cerrado a diferença é substancialmente reduzida, com média e mediana de invasoras 2% e 7% maiores que as de nativas, respectivamente. Para nativas, em presença de cobertura arbórea no campo cerrado há um aumento de 25% e 22% sobre média e mediana do CRA. Para invasoras, o aumento em presença de cobertura sobre média e mediana de CRA é de apenas 2% e 6%, respectivamente (Tabela 16; Fig. 23). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre CRA foi rejeitada ($p < 0.01$). A hipótese nula de ausência de efeito da cobertura sobre CRA também foi rejeitada ($p < 0.001$). Por fim, a hipótese nula de ausência de interação entre os efeitos também foi rejeitada ($p < 0.01$) (Tabela 17).

Tabela 16. Estatística descritiva dos valores de conteúdo relativo de água foliar (CRA, adimensional) de espécies nativas e invasoras separadas pelo tipo de cobertura característica de cada fisionomia. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	72	2.63	2.50	0.84	0.10	1.43	6.00	4.57
Nativas		108	2.10	2.02	0.33	0.03	1.47	3.10	1.63
Invasoras	Campo cerrado	72	2.67	2.65	0.81	0.10	1.33	5.50	4.17
Nativas		108	2.62	2.47	0.63	0.06	1.61	4.00	2.39

Figura 23. Distribuição dos valores de conteúdo relativo de água foliar (CRA, adimensional) de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 17. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de CRA. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p	
Origem	1	104286.81	9.58	0.002	**
Cobertura	1	271233.60	24.92	0.000	***
Origem : Cobertura	1	127312.99	11.69	0.001	**
Resíduos	357	3416188.60			

Conteúdo de água por área foliar (CAA)

Considerando apenas a variação atribuída ao efeito da origem, as nativas apresentam CAA com média 265% e mediana 150% maiores que invasoras. A relação é mantida em ambas as fisionomias, mas tem maior magnitude em campo cerrado: em campo sujo nativas apresentam média 212% e mediana 115% maiores que invasoras, enquanto que em campo cerrado a diferença chega a 320% na média e 192% sobre a mediana (Tabela 18). Para nativas, em presença da cobertura arbórea do campo cerrado é observado um aumento de 23% e 17% sobre média e mediana de CAA, respectivamente. Por outro lado, em invasoras há um decréscimo de 9% sobre a média e 13% sobre a mediana quando em presença da cobertura (Tabela 18; Fig. 24). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre CAA foi rejeitada ($p < 0.001$). A hipótese nula de ausência de efeito da cobertura não foi rejeitada ($p > 0.05$). A hipótese de ausência de interação dos efeitos de origem e cobertura foi rejeitada marginalmente ($p = 0.05$) (Tabela 19).

Tabela 18. Estatística descritiva dos valores de conteúdo de água por área foliar (CAA, g/cm²) de espécies nativas e invasoras separadas pelo tipo de cobertura característica de cada fisionomia. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	72	0.0129	0.0136	0.0020	0.0002	0.0092	0.0165	0.0073
Nativas		108	0.0402	0.0293	0.0216	0.0021	0.0156	0.0899	0.0743
Invasoras	Campo cerrado	72	0.0118	0.0118	0.0013	0.0002	0.0073	0.0139	0.0066
Nativas		108	0.0496	0.0344	0.0314	0.0030	0.0188	0.1166	0.0978

Figura 24. Distribuição dos valores de conteúdo de água por área foliar (CAA, g/cm²) de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 19. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de CAA. Níveis de significância: * p < 0.05; ** p < 0.01; *** p < 0.001. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p
Origem	1	2819771.01	258.93	0.000 ***
Cobertura	1	630.27	0.06	0.810
Origem : Cobertura	1	41805.55	3.84	0.050
Resíduos	357	1058252.67		

Pigmentos foliares

Pigmentos fotossintéticos foram extraídos de folhas de 86 indivíduos de espécies nativas (45) e invasoras (41). Em campo sujo foram incluídos dados de indivíduos das espécies nativas *A. lanata* (7), *A. pressus* (8) e *A. siccus* (6); e das espécies invasoras *M. minutiflora* (6) e *U. decumbens* (16). Em campo cerrado foram incluídos dados das nativas *A. lanata* (7), *A. pressus* (10) e *A. siccus* (7); e das invasoras *M. minutiflora* (7) e *U. decumbens* (12).

Conteúdo de clorofila a + clorofila b + carotenoides por unidade de área foliar (χ_A)

Considerando apenas a variação atribuída ao efeito da origem, nativas apresentam χ_A com média 56% e mediana 34% maiores que as invasoras. Essa diferença também é observada em ambas as fisionomias: nativas superam invasoras com média 46% e mediana 40% maiores em campo sujo e média 60% e mediana 29% maiores em campo cerrado. Sob a cobertura arbórea do campo cerrado observa-se um aumento de 24% na média e 12% na mediana de nativas. Em invasoras a tendência é similar, com um aumento de 13% sobre a média e 21% sobre a mediana quando em campo cerrado (Tabela 20). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre χ_A foi rejeitada ($p < 0.001$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura ($p > 0.05$) e de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura ($p > 0.05$) não foram rejeitadas (Tabela 21; Fig. 25).

Tabela 20. Estatística descritiva dos valores de conteúdo clorofila *a* + clorofila *b* + carotenoides por unidade de área foliar (χ_A , $\mu\text{g}/\text{cm}^2$) de indivíduos segregados pelos fatores origem e cobertura. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	22	16.84	16.96	5.52	1.18	9.23	31.78	22.55
Nativas		21	24.66	23.30	7.19	1.57	14.13	40.90	26.77
Invasoras	Campo cerrado	19	19.03	20.27	3.74	0.86	10.75	24.56	13.81
Nativas		24	30.56	26.12	12.29	2.51	13.38	56.24	42.86

Tabela 21. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de χ_A individuais. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	14383.69	23.07	0.000 ***
Cobertura	1	1508.65	2.42	0.121
Origem : Cobertura	1	69.91	0.11	0.743
Resíduos	82	37035.2536

Figura 25. Distribuição dos valores de clorofila *a* + clorofila *b* + carotenoides por unidade de área foliar (χ_A , $\mu\text{g}/\text{cm}^2$) de indivíduos de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Conteúdo de clorofila a + clorofila b + carotenoides por unidade de massa seca foliar (χ_M)

Considerando apenas o efeito da origem, o χ_M de invasoras supera em mais de duas vezes o de nativas, com média 107% e mediana 124% maiores. Se forem inclusas as diferenças entre fisionomias, a relação é mantida: em campo sujo invasoras têm média 111% e mediana 106% maiores do que nativas, e em campo cerrado invasoras têm média 109% e mediana 134% maiores (Tabela 22). Para nativas, em cobertura arbórea do campo cerrado observa-se um aumento de 27% e 12% sobre média e mediana de χ_M , respectivamente. Similarmente em invasoras, sob a cobertura arbórea há um aumento de 26% e 27% sobre média e mediana de χ_M , respectivamente (Tabela 22; Fig. 26). As hipóteses nulas de ausência de efeito da origem ($p < 0.001$) e de ausência de efeito da cobertura ($p < 0.05$) sobre χ_M foram rejeitadas. A hipótese nula de interação entre os efeitos de origem e cobertura não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 23).

Tabela 22. Estatística descritiva dos valores de conteúdo de clorofila *a* + clorofila *b* + carotenoides por unidade de massa seca foliar (χ_M , $\mu\text{g/g}$) de indivíduos segregados pelos fatores origem e cobertura. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	22	3312.55	3153.01	1105.61	235.72	1911.96	6582.15	4670.19
Nativas		21	1565.15	1530.39	659.31	143.87	480.77	3657.62	3176.86
Invasoras	Campo cerrado	19	4178.84	4013.38	890.63	204.33	2675.84	6114.13	3438.29
Nativas		24	1995.59	1714.14	897.63	183.23	676.54	4169.63	3493.09

Tabela 23. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de χ_M individuais. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>	
Origem	1	29201.42	46.83	0.000	***
Cobertura	1	3035.45	4.87	0.027	*
Origem : Cobertura	1	119.67	0.19	0.661	
Resíduos	82	20640.97

Figura 26. Distribuição dos valores de clorofila *a* + clorofila *b* + carotenoides por unidade de massa seca foliar (χ_M , $\mu\text{g/g}$) de indivíduos de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Clorofila a / clorofila b (razão a:b)

Considerando apenas o efeito da origem, a razão *a:b* de nativas tem média 7% e mediana 4% maiores do que as de invasoras. Entre as fisionomias, nativas superam invasoras em campo sujo com média 11% e 7% maiores, enquanto que no campo cerrado nativas apresentam média 4% e mediana 2% maiores. Em nativas sob cobertura arbórea no campo cerrado observa-se uma redução de cerca de 4% e 2% sobre as médias e medianas de razão *a:b*. Em invasoras sob a cobertura arbórea, por outro lado, há um aumento de 2% e 3% sobre a média e mediana de razão *a:b*, respectivamente (Tabela 24; Fig. 27). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre a razão *a:b* foi rejeitada ($p < 0.001$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura ($p > 0.05$) e de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura ($p > 0.05$) não foram rejeitadas (Tabela 25).

Tabela 24. Estatística descritiva dos valores de razão foliar de clorofila *a* para clorofila *b* (razão *a*:*b*) de indivíduos segregados pelos fatores origem e cobertura. Siglas: número de indivíduos (N); desvio-padrão (dp); erro padrão da média (ep).

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	22	2.74	2.72	0.16	0.03	2.49	3.06	0.57
Nativas		21	3.04	2.93	0.32	0.07	2.75	4.09	1.34
Invasoras	Campo cerrado	19	2.80	2.80	0.15	0.03	2.55	3.13	0.59
Nativas		24	2.91	2.87	0.28	0.06	2.56	3.74	1.19

Tabela 25. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de razão *a*:*b* individuais. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	8320.617	13.345	0.000 ***
Cobertura	1	284.660	0.457	0.499
Origem : Cobertura	1	2164.523	3.472	0.062
Resíduos	82	42227.700

Figura 27. Distribuição dos valores de razão foliar de clorofila *a* para clorofila *b* (razão *a*:*b*) de indivíduos de espécies nativas e invasoras em ambas as fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Fluorescência de clorofila *a* do PSII

Os parâmetros I_{sat} e ETR_{max} foram estimados de RLCs construídas com dados de 89 indivíduos de espécies nativas (43) e invasoras (46). Em campo sujo foram construídas 48 RLCs de indivíduos das espécies nativas *A. lanata* (7), *A. pressus* (10) e *A. siccus* (6); e das espécies invasoras *M. minutiflora* (6) e *U. decumbens* (19). Em campo cerrado foram construídas 41 RLCs de indivíduos das espécies nativas *A. lanata* (7), *A. pressus* (9) e *A. siccus* (7); e das espécies invasoras *M. minutiflora* (7) e *U. decumbens* (11).

Irradiância mínima de saturação (I_{sat})

Cerca de 91% do total de indivíduos analisados apresentaram saturação a 100 ou 300 $\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Indivíduos com saturação a 50 ou 500 $\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ foram a minoria, representando os 9% restantes (Tabela 26). Invasoras apresentaram irradiância de saturação (I_{sat}) com maior frequência a 100 $\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, incluindo 70% do total de invasoras analisadas. Destas, cerca 63% são invasoras de campo sujo e 37% são de campo cerrado. Nesta mesma intensidade a saturação foi observada em cerca de 30% das nativas, entre as quais 29% são de campo sujo e 71% de campo cerrado. A saturação em nativas ocorreu com maior frequência a 300 $\mu\text{mol}(\text{fótons}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ultrapassando 60% das nativas analisadas. Destas, 57% são nativas de campo sujo e 43% de campo cerrado. Nesta mesma intensidade apenas 21% das invasoras atingiram a saturação da curva, entre as quais 22% são de campo sujo e 78% são de campo cerrado (Tabela 26; Fig. 28). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre I_{sat} foi rejeitada ($p < 0.001$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura, assim como de interação entre os efeitos de cobertura e origem sobre I_{sat} não foram rejeitadas ($p > 0.05$ para ambas) (Tabela 27).

Tabela 26. Frequência de indivíduos nos níveis discretos de irradiância de saturação (I_{sat} , μmol [fótons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das RLCs agrupadas por origem em cada tipo de cobertura.

Cobertura	Origem	N	I_{sat}			
			50	100	300	500
Campo sujo	Invasoras	25	3	19	2	1
	Nativas	23	2	4	16	1
	Total:	48	5	23	18	2
Campo cerrado	Invasoras	18	0	11	7	0
	Nativas	23	0	10	12	1
	Total:	48	0	21	19	1

Figura 28. Frequência de indivíduos nos níveis discretos de irradiância de saturação (I_{sat} , μmol [fótons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das RLCs agrupadas por origem em cada tipo de cobertura. Colunas em preto representam frequências de invasoras e colunas em cinza as frequências de nativas. Indivíduos de campo sujo estão representados à esquerda e os de campo cerrado à direita.

Tabela 27. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de I_{sat} . Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p
Origem	1	7235.23	13.43	0.000 ***
Cobertura	1	290.36	0.54	0.463
Origem : Cobertura	1	1764.01	3.27	0.070
Resíduos	85	38125.40		

Taxa máxima de transporte de elétrons (ETR_{max})

Considerando apenas o efeito da origem, nativas apresentaram média e mediana de ETR_{max} 16% e 25% maiores do que invasoras, respectivamente. Em campo sujo, o ETR_{max} de nativas supera o de invasoras com média 52% e mediana 57% maiores. Em campo cerrado a relação entre os grupos é inversa, e o ETR_{max} de invasoras supera o de nativas com média 15% e mediana 3.5% maiores. Para nativas em presença da cobertura arbórea do campo cerrado, observa-se uma redução de 5% e 11% sobre média e mediana de seu ETR_{max} , respectivamente, em relação aos valores de campo sujo. Por outro lado, em presença do dossel há um aumento de 65% e 44% sobre média e mediana do ETR_{max} de invasoras, respectivamente (Tabela 28; Fig. 29). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre o ETR_{max} dos indivíduos foi rejeitada ($p < 0.05$), assim como a hipótese nula de ausência de efeito da cobertura ($p < 0.05$). A hipótese nula de ausência de interação entre os efeitos da origem e da cobertura também foi rejeitada ($p < 0.01$) (Tabela 29).

Tabela 28. Taxa de transporte de elétrons máxima no PSII (ETR_{max} , μmol [elétrons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) das RLCs agrupadas por origem em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	25	13.50	13.94	5.04	1.01	4.18	21.78	17.59
Nativas		23	20.52	21.92	5.85	1.22	9.17	29.45	20.28
Invasoras	Campo cerrado	18	22.31	20.09	8.66	2.04	12.20	42.45	30.26
Nativas		23	19.41	19.41	6.23	1.30	7.96	37.44	29.47

Figura 29. Taxa de transporte de elétrons máxima no PSII (ETR_{max} , μmol [elétrons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de indivíduos de espécies nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. À esquerda estão representados os valores de ETR_{max} de invasoras e à direita os de nativas.

Tabela 29. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de ETR_{max} . Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p	
Origem	1	4240.73	6.35	0.012	*
Cobertura	1	2644.49	3.96	0.047	*
Origem : Cobertura	1	6776.11	10.15	0.001	**
Resíduos	85	45078.67			

Trocas gasosas

Os parâmetros $A_{max_{area}}$, $A_{max_{massa}}$, I_{comp} , $E_{max_{area}}$ e $E_{max_{massa}}$ foram estimados a partir de curvas fotossíntese–irradiância (F–I) de resposta à luz construídas com dados de 74 indivíduos pertencentes a espécies nativas (40) e invasoras (34). Dados coletados em campo sujo resultaram em 48 curvas F–I das nativas *A. lanata* (6), *A. pressus* (11) e *A. siccus* (7) e das invasoras *M. minutiflora* (6) e *U. decumbens* (18). Dados de campo cerrado resultaram em 26 curvas F–I das nativas *A. lanata* (5), *A. pressus* (6) e *A. siccus* (5), e das espécies invasoras *M. minutiflora* (3) e *U. decumbens* (7).

Taxa de assimilação líquida máxima de CO₂ por unidade de área foliar ($A_{max_{area}}$)

Considerando apenas o efeito da origem, invasoras apresentam $A_{max_{area}}$ com média 6% e mediana 19% maiores do que nativas. Em campo sujo nativas superam invasoras por 6% e 3% em relação a média e mediana de $A_{max_{area}}$, respectivamente. Por outro lado, no campo cerrado as invasoras apresentam média e mediana de $A_{max_{area}}$ 31% e 25% maiores que as de nativas, respectivamente. Para nativas em presença da cobertura arbórea do campo cerrado há uma redução de cerca de 24% e 26% sobre média e mediana de $A_{max_{area}}$. Para invasoras, no entanto, em presença do dossel há um aumento de 6% sobre a média e uma redução de 4% sobre a mediana de $A_{max_{area}}$ (Tabela 30; Fig. 30). As hipóteses nulas de ausência de efeito da origem ($p > 0.05$) e de ausência de efeito da cobertura ($p > 0.05$) sobre $A_{max_{area}}$ não foram rejeitadas. A hipótese nula de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura sobre o $A_{max_{area}}$ dos indivíduos também não foi rejeitada ($p > 0.05$) (Tabela 31).

Tabela 30. Análise descritiva dos valores de taxa máxima de assimilação líquida de CO₂ por unidade de área foliar ($A_{max\text{área}}$, $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	24	18.99	18.29	9.49	1.94	5.88	45.07	39.20
Nativas		24	20.17	18.87	10.00	2.04	4.73	39.64	34.90
Invasoras	Campo cerrado	10	20.21	17.55	6.37	2.01	12.79	29.95	17.16
Nativas		16	15.37	13.99	5.17	1.29	9.43	28.55	19.12

Figura 30. Distribuição dos valores de taxa máxima de assimilação líquida de CO₂ por unidade de área foliar ($A_{max\text{área}}$, $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de nativas e invasoras agrupadas em cada tipo de fisionomia. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 31. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de $A_{max\text{área}}$. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	244.25	0.53	0.467
Cobertura	1	208.29	0.45	0.502
Origem : Cobertura	1	1248.14	2.70	0.100
Resíduos	70	32061.82		

Taxa de assimilação líquida máxima de CO₂ por unidade de massa foliar ($A_{max_{massa}}$)

Considerando apenas o efeito da origem, invasoras apresentam taxa líquida de assimilação máxima de CO₂ por unidade de massa seca foliar ($A_{max_{massa}}$) com média 240% e mediana 236% maiores do que nativas. Em campo sujo essa diferença é menor, com invasoras apresentando média e mediana 192% e 198% maiores, respectivamente, em relação às nativas. Em campo cerrado a diferença é mais ampla, com invasoras apresentando média e mediana cerca de 351% e 320% maiores, respectivamente, em relação às nativas. Para nativas em presença de cobertura arbórea no campo cerrado, há uma redução de 21% e 18% sobre média e mediana de $A_{max_{massa}}$. Por outro lado, em presença do dossel observa-se um aumento de 22% sobre a média e 16% sobre a mediana de $A_{max_{massa}}$ em invasoras (Tabela 32; Fig. 31). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre $A_{max_{massa}}$ foi rejeitada ($p < 0.001$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura sobre $A_{max_{massa}}$, assim como a de ausência de interação entre o efeito de cobertura e origem não foram rejeitadas ($p > 0.05$ em ambas) (Tabela 33).

Tabela 32. Análise descritiva dos valores de taxa máxima de assimilação líquida de CO₂ por unidade de massa seca foliar ($A_{max_{massa}}$, $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	24	36.91	35.52	16.78	3.43	12.17	78.05	65.88
Nativas		24	12.64	11.92	7.09	1.45	3.67	35.44	31.77
Invasoras	Campo cerrado	10	44.86	41.23	12.36	3.91	31.84	64.52	32.67
Nativas		16	9.94	9.81	3.60	0.90	4.32	19.47	15.15

Figura 31. Distribuição dos valores de taxa máxima de assimilação líquida de CO₂ por unidade de massa seca foliar ($A_{max_{massa}}$, $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de fisionomia. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 33. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de $A_{max_{massa}}$. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	22147.98	47.89	0.000 ***
Cobertura	1	1.19	0.00	0.960
Origem : Cobertura	1	670.81	1.45	0.229
Resíduos	70	10942.52		

Irradiância mínima de saturação (I_{comp})

Considerando apenas o efeito da origem, nativas apresentam irradiância de compensação luminosa (I_{comp}) com média 12% maior e mediana 12% menor do que invasoras. Em campo sujo, a média de I_{comp} de nativas é 15% maior que a de invasoras, mas a mediana é 2% menor. Similarmente, em campo cerrado a média de I_{comp} de nativas é 20% maior e a mediana é 6% menor que a de invasoras. Para nativas em presença da cobertura arbórea do campo cerrado, há uma redução de 29% sobre a média e de 24% sobre a mediana de I_{comp} . Para invasoras, em presença do dossel há uma redução de 34% e 20% sobre média e mediana de I_{comp} , respectivamente (Tabela 34; Fig. 32). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre a irradiância de compensação luminosa (I_{comp}) dos indivíduos não foi rejeitada ($p > 0.05$). Similarmente, as hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura e de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura também foram rejeitadas ($p > 0.05$ para ambas) (Tabela 35).

Tabela 34. Análise descritiva dos valores de irradiância (fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, FFFA) de compensação luminosa (I_{comp} , μmol [fótons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	24	47.00	39.76	25.74	5.25	7.45	94.14	86.69
Nativas		24	53.89	39.05	40.85	8.34	3.78	166.97	163.18
Invasoras	Campo cerrado	10	31.77	31.87	17.75	5.61	5.39	59.58	54.19
Nativas		16	38.15	29.87	28.01	7.00	4.90	89.05	84.15

Figura 32. Distribuição dos valores de irradiância (fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, FFFA) de compensação luminosa (I_{comp} , μmol [fótons] $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de fisionomia. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 35. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de I_{comp} . Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p
Origem	1	1.36	0.00	0.957
Cobertura	1	1396.57	3.02	0.082
Origem : Cobertura	1	24.09	0.05	0.820
Resíduos	70	32340.48		

Taxa máxima de transpiração por unidade de área foliar ($E_{max_{area}}$)

Considerando apenas o efeito da origem, nativas apresentam taxa de transpiração por unidade de área foliar máxima ($E_{max_{area}}$) com média 29% e mediana 9% maiores do que as de invasoras. Em campo sujo a diferença é mais ampla, com a média e mediana de $E_{max_{area}}$ de nativas sendo 49% e 27%, respectivamente, maiores que as de invasoras. Entretanto, em campo cerrado nativas e invasoras apresentam médias idênticas e a mediana de invasoras supera a de nativas em cerca de 1%. Para nativas em presença da cobertura arbórea do campo cerrado, observa-se uma redução de 31% sobre a média e 18% sobre a mediana de $E_{max_{area}}$. Por outro lado, em presença do dossel há um aumento de 2% sobre a média e 5% sobre a mediana de invasoras (Tabela 36; Fig. 33). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre a taxa máxima de transpiração por unidade de área foliar ($E_{max_{area}}$) dos indivíduos não foi rejeitada ($p > 0.05$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura, assim como de ausência de interação entre os efeitos da origem e da cobertura, também não foram rejeitadas ($p > 0.05$ em ambos os casos) (Tabela 37).

Tabela 36. Análise descritiva dos valores de taxa máxima de transpiração por unidade de área foliar ($E_{max_{area}}$, $\text{mmol [H}_2\text{O]} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) medida durante a tomada de dados da curva F-I de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	24	47.00	39.76	25.74	5.25	7.45	94.14	86.69
Nativas		24	53.89	39.05	40.85	8.34	3.78	166.97	163.18
Invasoras	Campo cerrado	10	31.77	31.87	17.75	5.61	5.39	59.58	54.19
Nativas		16	38.15	29.87	28.01	7.00	4.90	89.05	84.15

Figura 33. Distribuição dos valores de taxa máxima de transpiração por unidade de área foliar ($E_{max_{area}}$, $\text{mmol [H}_2\text{O]} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) medidos durante a tomada de dados da curva F-I de nativas e invasoras em ambas fisionomias. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 37. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de $E_{max_{area}}$. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>
Origem	1	707.14	1.53	0.216
Cobertura	1	54.28	0.12	0.732
Origem : Cobertura	1	549.33	1.19	0.276
Resíduos	70	32451.75		

Taxa máxima de transpiração por unidade de massa seca foliar ($E_{max_{massa}}$)

Considerando apenas o efeito da origem, invasoras apresentam taxa máxima de transpiração por unidade de massa seca foliar ($E_{max_{massa}}$) com média 163% e mediana 197% maiores do que as de nativas. Em campo sujo, invasoras apresentam média 128% e mediana 159% maiores do que as de nativas. Em campo cerrado essa diferença é mais ampla, com a média e mediana de invasoras 242% e 253% maiores do que as de nativas. Para nativas em presença de cobertura arbórea do campo cerrado, há uma redução de 23% sobre a média e 3% sobre a mediana de $E_{max_{massa}}$. Para invasoras, em presença do dossel há um aumento de 16% sobre a média e 32% sobre a mediana de $E_{max_{massa}}$ (Tabela 38; Fig. 34). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre $E_{max_{massa}}$ dos indivíduos foi rejeitada ($p < 0.001$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura, assim como de ausência de interação entre os efeitos da origem e cobertura não foram rejeitadas ($p > 0.05$ em ambos os casos) (Tabela 39).

Tabela 38. Análise descritiva dos valores de taxa máxima de transpiração por unidade de massa seca foliar ($E_{\max_{\text{massa}}}$, $\text{mmol [H}_2\text{O]} \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) medida durante a tomada de dados da curva F-I de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	24	6.64	6.21	4.37	0.89	1.96	17.18	15.22
Nativas		24	2.91	2.40	1.78	0.36	0.82	7.23	6.41
Invasoras	Campo cerrado	10	7.69	8.19	1.63	0.52	5.21	9.55	4.34
Nativas		16	2.25	2.32	0.75	0.19	0.73	3.34	2.61

Figura 34. Distribuição dos valores de taxa máxima de transpiração por unidade de massa seca foliar ($E_{\max_{\text{massa}}}$, $\text{mmol [H}_2\text{O]} \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) medidas durante a tomada de dados da curva F-I de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 39. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de $E_{\max_{\text{massa}}}$. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	p
Origem	1	13931.37	30.12	0.000 ***
Cobertura	1	75.98	0.16	0.685
Origem : Cobertura	1	948.09	2.05	0.152
Resíduos	70	18807.07		

Eficiência de uso da água (EUA)

Considerando apenas o efeito da origem, invasoras apresentam EUA média 38% e mediana 62% maiores do que as de nativas. Em campo sujo, invasoras apresentam EUA com média 39% e mediana 57% maiores que nativas. Similarmente, em campo cerrado a EUA de invasoras supera a de nativas com média 34% e mediana 25% maiores. Para nativas em presença de cobertura arbórea no campo cerrado, observa-se uma redução de 5% na EUA. Similarmente em invasoras, em presença de dossel é observada uma redução de 8% sobre a média e 25% sobre a mediana de EUA (Tabela 40, Fig.35). A hipótese nula de ausência de efeito da origem sobre a EUA dos indivíduos foi rejeitada ($p < 0.01$). As hipóteses nulas de ausência de efeito da cobertura e de ausência de interação entre os efeitos de origem e cobertura sobre a EUA dos indivíduos não foram rejeitadas ($p > 0.05$ para ambas) (Tabela 41).

Tabela 40. Análise descritiva dos valores de eficiência de uso da água (EUA, $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ mmol}[\text{H}_2\text{O}]^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Siglas: (N) número de indivíduos; (dp) desvio padrão; (ep) erro padrão da média.

Origem	cobertura	N	média	mediana	dp	ep	min.	máx.	amplitude
Invasoras	Campo sujo	24	6.68	6.92	2.32	0.47	1.57	10.22	8.65
Nativas		24	4.82	4.40	1.88	0.38	2.04	9.07	7.03
Invasoras	Campo cerrado	10	6.17	5.20	2.62	0.83	3.95	12.33	8.39
Nativas		16	4.59	4.17	1.34	0.33	3.17	8.04	4.87

Figura 35. Distribuição dos valores de eficiência de uso da água (EUA, $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ mmol}[\text{H}_2\text{O}]^{-1}$) de nativas e invasoras em cada tipo de cobertura. Os diagramas de boxplot representam as distribuições; a linha central representa a mediana; a altura da caixa corresponde à distância interquartil; as linhas verticais correspondem a uma vez e meia a distância interquartil.

Tabela 41. Resultados do teste H de Schreier Ray Hare (Sokal e Rohlf, 1995) do efeito dos fatores origem e cobertura sobre os valores de EUA. Níveis de significância: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Siglas: graus de liberdade (GL); soma de quadrados (SQ).

	GL	SQ	H	<i>p</i>	
Origem	1	5537.00	11.97	0.001	***
Cobertura	1	232.42	0.50	0.478	
Origem : Cobertura	1	58.74	0.13	0.722	
Resíduos	70	27934.35			

Síntese das relações entre variáveis

Relações de variáveis por unidade de área foliar

Na ordenação produzida pelo escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) a partir das variáveis expressas por unidade de área foliar das espécies em ambas fisionomias (Fig. 36), I_{comp} , χ_A , T, M_A e CAA apresentam correlação significativa e negativa (Tabela 42) com os escores ao longo do primeiro eixo da ordenação (nMDS1). No segundo eixo (nMDS 2), $A_{max_{area}}$ e $E_{max_{area}}$ apresentam correlação significativa e positiva com os escores. As variáveis F_v/F_m , ETR_{max} e a razão a:b não apresentaram correlação significativa com nenhum dos eixos. O ajuste do centroide ao fator origem gerou um coeficiente de determinação R^2 de 0.3865. A hipótese nula de ausência de segregação pelo fator origem foi rejeitada com $p < 0.05$ em 999 permutações. O ajuste do centroide ao fator cobertura gerou um R^2 de 0.0165. A hipótese nula de ausência de segregação pelo fator cobertura não foi rejeitada com $p > 0.05$ em 999 permutações.

Figura 36. (A) ordenação das espécies em ambas as fisionomias resultante da aplicação de um nMDS sobre seus atributos expressos por unidade de área foliar: $A_{max_{area}}$, $E_{max_{area}}$, I_{comp} , F_v/F_m , ETR_{max} , χ_A , razão $a:b$, T , M_A e CAA . Pontos pretos representam as espécies na fisionomia de campo cerrado e pontos brancos na fisionomia de campo sujo. (B) diagrama de Shepard com (nM_R^2) o ajuste não-métrico da regressão monotônica das distâncias entre os escores pela dissimilaridade entre os dados e o stress de Kruskal associado à configuração da ordenação.

Tabela 42. Coeficientes de correlação de Pearson (ρ) entre as variáveis expressas por unidade de área foliar e os escores das espécies em ambas as fisionomias nos dois eixos da ordenação. Os valores de correlações apresentados em **negrito** são significativos nos níveis: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	nMDS 1			nMDS 2	
	ρ	p		ρ	p
Amax_{area}	0.14	0.695		0.91	0.000 ***
I_{comp}	-0.78	0.007 **		0.35	0.319
E_{max_{area}}	-0.43	0.218		0.86	0.002 **
F_v/F_m	-0.06	0.868		-0.02	0.960
ETR_{max}	-0.24	0.513		0.62	0.056
χ_A	-0.84	0.002 **		-0.05	0.887
Razão a:b	-0.20	0.587		0.00	1.000
T	-0.98	0.000 ***		0.00	0.997
M_A	-0.98	0.000 ***		0.09	0.795
CAA	-0.98	0.000 ***		-0.07	0.850

Relações de variáveis por unidade de massa seca foliar

A ordenação por nMDS a partir das variáveis expressas por unidade de massa seca foliar das espécies em ambas fisionomias (Fig. 37). $A_{max_{massa}}$, $E_{max_{massa}}$, χ_M e AFE apresentaram correlação significativa e positiva com os escores ao longo do primeiro eixo (nMDS 1). I_{comp} , e T apresentaram correlação significativa e negativa com os escores no nMDS 1. No segundo eixo (nMDS 2), ETR_{max} apresentou correlação significativa negativa e CRA apresentou correlação significativa e positiva com os escores (Tabela 43). O ajuste do centroide ao fator origem resultou em um R^2 de 0.6233. A hipótese nula de ausência de segregação pelo fator origem foi rejeitada com $p < 0.01$ em 999 permutações. O ajuste do centroide ao fator cobertura resultou em um R^2 de 0.0344. A hipótese nula de ausência de segregação pelo fator cobertura não foi rejeitada com $p > 0.05$ em 999 permutações.

Figura 37. (A) ordenação das espécies em ambas as fisionomias resultante da aplicação de um nMDS sobre seus atributos expressos por unidade de massa seca foliar: $A_{max_{massa}}$, $E_{max_{massa}}$, I_{comp} , F_v/F_m , ETR_{max} , χ_M , razão A:B, T, AFE e CRA. Pontos pretos representam as espécies na fisionomia de campo cerrado e pontos brancos na fisionomia de campo sujo. (B) diagrama de Shepard com (nM_R^2) o ajuste não-métrico da regressão monotônica das distâncias entre os escores pela dissimilaridade entre os dados e o stress de Kruskal associado à configuração da ordenação.

Tabela 43. Coeficientes de correlação de Pearson (ρ) entre as variáveis expressas por unidade de massa seca foliar e os escores das espécies em ambas as fisionomias nos dois eixos da ordenação. Os valores de correlações apresentados em **negrito** são significativos nos níveis: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	nMDS 1			nMDS 2	
	ρ	p		ρ	p
Amax_{massa}	0.93	0.000	***	-0.01	0.970
I_{comp}	-0.65	0.042	*	0.00	0.993
E_{max_{massa}}	0.92	0.000	***	-0.02	0.952
F_v/F_m	0.23	0.527		0.31	0.390
ETR_{max}	-0.10	0.794		-0.69	0.029
χ_M	0.92	0.000	***	0.22	0.548
Razão A:B	-0.40	0.257		-0.53	0.118
T	-0.84	0.003	**	0.19	0.597
AFE	0.91	0.000	***	0.33	0.351
CRA	-0.11	0.769		0.92	0.000

DISCUSSÃO

O arranjo das folhas no espaço e a interceptação da radiação

A análise dos atributos ligados à arquitetura de copa indica que a presença da cobertura arbórea não foi associada a alterações em nenhum dos atributos de copa de nativas nem de invasoras. Copas de espécies nativas tenderam a apresentar inclinações foliares mais elevadas, enquanto que as copas das invasoras tenderam a ter inclinações menores. Além disso, as copas de invasoras apresentaram maior grau de sobreposição entre as folhas, o que confere maior autosombreamento quando comparadas com as copas gramíneas nativas. Essas diferenças poderiam corresponder a estruturas distintas de arranjo das folhas entre as copas de nativas e invasoras, possivelmente relacionadas com o padrão de crescimento dos perfilhos. Apesar disso, estes arranjos compartilham entre si a falta de orientações foliares preferenciais.

Em ambientes de alta irradiância onde também se observam altas temperaturas e períodos de seca, a arquitetura de copa pode desempenhar um papel fundamental na proteção dos tecidos contra os efeitos potencialmente prejudiciais do excesso de radiação (Valladares & Niinemets, 2007). Embora mecanismos bioquímicos auxiliem a dissipação do excesso de energia absorvida pelos tecidos foliares, mecanismos de atenuação estrutural permitem ao indivíduo minimizar a incidência excessiva de radiação e evitar o desencadeamento de processos fotoinibitórios (Valladares, 2003; Pearcy *et al.*, 2005; Demmig-Adams & Adams, 2006). Em baixas latitudes, maiores angulações entre a superfície foliar com o feixe radiante favorecem maior atenuação da irradiância sobre a folha (Ryel *et al.*, 1993; Falster & Westoby, 2003). Desse modo, copas com inclinações foliares mais elevadas permitem ao indivíduo reduzir a exposição excessiva à radiação em ambientes desprovidos de dossel arbóreo (Falster

& Westoby, 2003; Niinemets, 2010) sem necessariamente ter que arcar com custos associados à manutenção de mais folhas para favorecer o autosombreamento.

Características como inclinações foliares maiores e baixo autosombreamento são condizentes com o crescimento em forma de roseta dos perfilhos que é observado nas copas das espécies nativas. Neste tipo de arranjo, a distribuição radial das folhas associada a altas inclinações poderia reduzir a sobreposição entre os elementos da copa e favorecer a interceptação da luz em diversas direções de forma alternada ao longo do dia. Embora inclinações foliares mais elevadas possam significar uma redução no ganho potencial de carbono (Pearcy *et al.*, 2005), a sobreposição reduzida entre as folhas permitiria uma exposição mais eficiente dos elementos da copa à radiação (Niinemets, 2010). Nesse sentido, a interceptação da luz ao nível da folha em ambientes de alta irradiância poderia ser favorecida por maiores espessura, volume de mesófilo, taxa máxima de assimilação, irradiância de compensação e saturação e taxa de transporte de elétrons (Boardman, 1977; Pearcy, 2007). Folhas com esses atributos tendem a ser mais longevas, embora tenham um maior custo de construção e manutenção (Lichtenthaler *et al.*, 1981; Garnier & Laurent, 1994; Terashima *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, 2009). Tais características combinadas com a estrutura de copa observada em nativas propiciaria uma alta eficiência de exposição e uma estratégia para captação eficiente de energia em fisionomias abertas (Niinemets, 2010; Rossiello & Antunes, 2012).

Contrariamente ao que é observado em copas de nativas, em copas de invasoras predominam inclinações foliares menores. Folhas planófilas tendem a interceptar os feixes radiantes do sol próximo ao zênite com maior efetividade (Falster & Westoby, 2003). Isso sugere que em ambientes tropicais abertos as invasoras estariam expostas a níveis muito altos de irradiância. No entanto, um maior grau de autosombreamento permitiria uma redução da irradiância sobre boa parte das folhas, protegendo-as de níveis excessivos (Pearcy *et al.*, 2005).

Esses atributos conferem às invasoras uma estrutura de copa bastante distinta da observada em nativas. Isso é condizente com a forma de crescimento característico dessas espécies, que consiste em touceiras formadas por um grande número de folhas organizadas em perfilhos densamente distribuídos.

Em fisionomias abertas, a arquitetura de copa das gramíneas invasoras poderia ser favorável à utilização da radiação difusa no interior da copa. A interceptação da radiação difusa seria favorecida pela disposição das folhas em inclinações baixas e sem direção preferencial (Niinemets, 2010), e seria dependente da transmitância dos tecidos foliares (Cescatti & Niinemets, 2004). Embora a planofilia contribua com a interceptação da luz pela folha ao longo do dia, o autosombreamento pode ser limitante ao potencial de ganho de carbono ao nível do indivíduo (Ryel *et al.*, 1993; Falster & Westoby, 2003). Portanto, o uso eficiente da energia com este tipo de arquitetura envolve uma relação de custo-benefício entre a manutenção das camadas superiores de folhas expostas a alta irradiância e alta demanda evaporativa e o potencial de ganho de carbono (Givnish, 1988). Sob essa perspectiva, seria esperado que o potencial de ganho de carbono de indivíduos com este tipo de arquitetura fosse favorecido por atributos como: folhas menos espessas que favoreçam a transmitância no interior da copa (Cescatti & Niinemets, 2004; Niinemets, 2010); folhas com menor M_A (Poorter *et al.*, 2009); folhas menores que favoreçam a dissipação de energia por perda de calor sensível (Falster & Westoby, 2003); taxas máximas de assimilação reduzidas, irradiância de compensação mais baixa e uma maior eficiência quântica (Boardman, 1977; Björkman, 1981; Lichtenthaler *et al.*, 1981; Pearcy, 2007). Por outro lado, folhas com alto custo de produção e maior sensibilidade à perda de água associados a este tipo de arquitetura poderiam ser desfavoráveis em casos de competição com indivíduos com alta eficiência de exposição e maior eficiência de uso da água.

Sob um dossel arbóreo, a atenuação da irradiância proporcionada pela angulação das folhas em nativas e pelo autosombreamento nas invasoras pode ser intensificada. Considerando

que o índice de cobertura arbórea no campo cerrado estudado não ultrapassa valores de 25%, é presumível que a interferência gerada pelo dossel seja suficiente para alterar o regime de irradiância sem, contudo, promover a exclusão de espécies heliófilas. Se essa alteração no regime radiante resulta em uma redução na captação de energia pelas folhas, seria esperado que se observassem ajustes compensatórios que ampliassem a capacidade de interceptação de radiação difusa pela copa ou então um aumento na absorvidade dos tecidos. Como não foram detectados ajustes quanto à estrutura de copa em nativas nem em invasoras em presença de cobertura, é possível que a maior abundância das invasoras no campo cerrado esteja associada a outros aspectos envolvidos no processo de captura e uso da luz.

Por conta do maior autosombreamento que invasoras apresentam na copa, é possível que suas folhas possuam atributos mais condizentes com os de plantas aclimatadas à sombra, como: irradiância de compensação e saturação mais baixas, menores taxas de assimilação máxima e transporte de elétrons sob alta irradiância; maior conteúdo foliar de pigmentos fotossintéticos; folhas com menor espessura e menor massa por área (Björkman, 1981; Lichtenthaler *et al.*, 1981; Valladares & Niinemets, 2008; Poorter *et al.*, 2009). Desse modo, a cobertura esparsa gerada pelo dossel no campo cerrado poderia condicionar um microclima em que a relação entre os custos relacionados à sustentação das folhas e o ganho potencial de carbono seria diferente daquela observada nos ambientes abertos. Se as nativas não forem capazes de realizar ajustes em outros aspectos de captação e uso da luz em resposta à presença do dossel, então supõe-se que, nestas condições, espécies invasoras apresentariam maior desempenho de uso da luz.

A composição estrutural das folhas e a interceptação da radiação

Comparadas com espécies invasoras, as gramíneas nativas apresentaram folhas mais espessas, maior razão de massa seca por área foliar (M_A), características geralmente associadas com um investimento proporcionalmente maior em biomassa de tecidos por unidade de área foliar construída (Niinemets & Sack, 2006; Poorter *et al.*, 2009). Adicionalmente, folhas de nativas também apresentaram maior conteúdo de água (CAA) e pigmentos por unidade de área foliar (χ_A), a partir dos quais infere-se que o investimento adicional em biomassa corresponde de certa maneira a uma fração volumétrica maior de protoplasma na folha (Garnier & Laurent, 1994; John *et al.*, 2017).

O conteúdo relativo de água foliar (CRA) comparativamente menor das nativas em relação ao das invasoras seria condizente com o investimento adicional em biomassa observado em suas folhas, e pode estar associado a maiores frações volumétricas foliares ocupadas por estruturas não envolvidas diretamente com a fotossíntese (Garnier & Laurent, 1994). Aspectos que poderiam contribuir com maiores frações de volume não-fotossintético da folha incluem células menores, paredes celulares mais espessas e maiores volumes relativos ocupados por esclerênquima, tecidos vasculares ou estruturas de revestimento (Bolhàr-Nordenkamp & Draxler, 1993; Niinemets & Sack, 2006; John *et al.*, 2017).

O maior conteúdo de pigmentos expressos por unidade de massa foliar (χ_M) observado em folhas de invasoras corresponderia a uma maior contribuição relativa de frações volumétricas ocupadas por mesofilo. A razão de clorofila *a* para clorofila *b* (razão *a:b*) de invasoras foi menor do que a observada em nativas. Como a clorofila *b* se localiza principalmente nos complexos antena do fotossistema II (LHC II), a razão *a:b* encontrada em invasoras poderia corresponder a um maior conteúdo de LHC II e possivelmente maiores proporções de membranas do tilacóide organizadas em grana (Lichtenthaler *et al.*, 1981;

Anderson, 1986). Esses atributos seriam mais coerentes com características típicas de plantas de sombra, por conferirem uma maior capacidade de interceptação da radiação difusa (Boardman, 1977; Björkman, 1981; Lichtenthaler *et al.*, 1981). Isso poderia proporcionar às gramíneas invasoras maior capacidade de captação de energia em ambientes sombreados, e seria condizente com o maior autosombreamento em suas copas.

As diferenças observadas na composição relativa das folhas podem resultar de demandas conflitantes entre as funções atribuídas aos diferentes tipos de tecidos que compartilham o espaço do volume foliar (Bolhàr-Nordenkamp & Draxler, 1993; Garnier & Laurent, 1994; John *et al.*, 2017). Nesse sentido, arranjos anatômicos que permitam um potencial de assimilação de CO₂ compatível com a eficiência de captação de energia podem favorecer uma maior eficiência de uso dos recursos (Bloom *et al.*, 1985). Portanto, a composição estrutural foliar pode ser analisada através das relações de custo-benefício que surgem do compromisso entre a eficiência de captação da luz e a capacidade fotossintética (Givnish, 1988; Niinemets & Sack, 2006).

Sob alta irradiância, um alto desempenho de uso da luz ao nível da folha requer investimentos adicionais na capacidade de carboxilação e transporte dos elétrons, coordenados de forma a manter o acoplamento entre as etapas de uso da luz e minimizar os efeitos prejudiciais do acúmulo excessivo de energia (Percy, 2007). Nesse sentido, folhas mais espessas e com maior M_A tendem a apresentar volumes relativamente maiores de tecidos, permitindo um maior conteúdo de pigmentos e componentes do aparato fotossintético por unidade de área foliar (Niinemets & Sack, 2006; Poorter *et al.*, 2009). Essas características seriam favoráveis à capacidade fotossintética e à eficiência de interceptação da luz pelas folhas em altas intensidades de fluxo radiante, ao mesmo tempo em que inclinações elevadas as protegeriam da radiação excessiva (Valladares & Niinemets, 2007; Niinemets, 2010). Diante disso, os padrões de estrutura e disposição foliares das espécies nativas seriam coerentes com

maior eficiência de captação de energia em fisionomias abertas. No entanto, o investimento adicional em estruturas e proteínas que este tipo de composição foliar requer envolveria acréscimos no custo de produção por unidade de área foliar (Poorter *et al.*, 2009). Adicionalmente, maiores frações volumétricas foliares seriam ocupadas por estruturas de sustentação, provavelmente em detrimento das frações de mesofilo (Garnier & Laurent, 1994). Portanto, a partir das relações de custo-benefício estabelecidas por esse conjunto de características, infere-se que a capacidade de captação de energia das folhas de nativas só corresponderia ao seu alto potencial fotossintético em condições de alta irradiância.

O padrão de estrutura foliar das gramíneas invasoras é coerente com menores volumes de tecidos por unidade de área foliar e maiores frações volumétricas foliares ocupadas pelo mesofilo (Garnier & Laurent, 1994; John *et al.*, 2017). Este conjunto de atributos tende a estar associado a maiores concentrações de proteínas e maiores taxas metabólicas, incluindo maiores taxas fotossintéticas e respiratórias (Niinemets & Sack, 2006; Poorter *et al.*, 2009). Sob alta irradiância, este tipo de composição foliar permitiria uma interceptação da luz menos eficiente ao nível dos tecidos do que a das gramíneas nativas (Niinemets & Sack, 2006). Embora as menores inclinações foliares observadas nas invasoras possam favorecer a eficiência de interceptação da luz ao nível foliar, folhas planófilas tendem a interceptar mais radiação do que são capazes de utilizar (Gutschick, 1999). Dessa forma, seus tecidos estariam mais sujeitos a atingirem altas temperaturas (Demmig-Adams & Adams, 2006), o que poderia elevar ainda mais suas taxas de respiração, potencialmente às custas do potencial de ganho de carbono (Givnish, 1988; Atkin *et al.*, 2005). Com base nessas considerações, sugere-se que o menor volume absoluto de tecidos fotossintetizantes das folhas das invasoras constituiria uma limitação estrutural à eficiência de captação de energia em fisionomias abertas de cerrado. Apesar da alta capacidade fotossintética dos tecidos, essa limitação associada com as altas taxas respiratórias poderia restringir o potencial de ganho de carbono nas folhas das invasoras.

A sobreposição de um número maior de camadas de folhas nas copas de invasoras implica no aproveitamento da radiação que é transmitida através das camadas superiores (Valladares, 2003; Cescatti & Niinemets, 2004; Niinemets, 2010). Conforme discutido anteriormente, a interceptação da radiação difusa nas camadas inferiores da copa poderia ser favorecida por folhas com inclinações menores, maior conteúdo de pigmentos por unidade de massa, e menores razões $a:b$ (Niinemets, 2010). Considerando que essa combinação de atributos é condizente com o padrão estrutural encontrado nas folhas das gramíneas invasoras, é possível que a capacidade de interceptação da radiação difusa ao nível foliar no interior da copa corresponda a um mecanismo eficiente de captação de energia ao nível do indivíduo. Além disso, o padrão estrutural das folhas das invasoras é mais condizente com características consideradas típicas de folhas tolerantes à sombra (Givnish, 1988; Valladares & Niinemets, 2008). A partir dessas considerações, sugere-se que o desempenho de uso da luz das gramíneas invasoras em fisionomias abertas poderia ser favorecido pelo microclima luminoso formado no interior de suas próprias suas copas.

Considerando que as diferenças encontradas entre a estrutura foliar das nativas e das invasoras podem conferir capacidades de interceptação luminosa distintas, é possível que a menor abundância relativa de nativas esteja de alguma forma ligada a limitações no acesso à luz. Se a presença do dossel esparsa do campo cerrado estudado é mais restritiva à interceptação da luz para as nativas do que para as invasoras, ajustes compensatórios diferenciais que reduzissem as diferenças em atributos de captação luminosa poderiam favorecer a coexistência no campo cerrado. A resposta mais pronunciada do conteúdo relativo de água foliar (CRA) de nativas à presença da cobertura poderia significar um investimento diferencial em maiores frações volumétricas de mesófilo (Garnier & Laurent, 1994). No entanto, conteúdos adicionais de pigmentos e componentes do aparato fotossintético por unidade de área foliar podem não conferir maior eficiência de interceptação da luz se não forem acompanhadas de alterações na

área foliar e na espessura (Niinemets & Sack, 2006). Além disso, o aumento observado também poderia ser atribuído a parênquimas aquíferos característicos de *A. siccus* (Anton, 1986), que ocupariam um volume proporcionalmente maior em folhas maiores, mas não contribuiriam com a captação luminosa.

Com a ausência de respostas diferenciais sobre a maioria dos atributos examinados, infere-se que a plasticidade não está associada a uma minimização das supostas diferenças de interceptação luminosa entre nativas e invasoras sob o dossel arbóreo. Baseando-se apenas nos aspectos de interceptação da luz, isso significaria que, ao longo de um gradiente de irradiância, os desempenhos de uso da luz de nativas e invasoras estariam negativamente relacionados. Sob esta premissa, seria esperado que em campo sujo nativas apresentassem maiores taxas de transporte de elétrons e maiores taxas máximas de assimilação líquida de carbono, e que em campo cerrado essa relação fosse invertida.

Ao comparar nativas e invasoras quanto às combinações dos atributos foliares e de arquitetura de copa, foi possível discernir mecanismos diferentes de interceptação da luz, que podem estar ligados a estratégias distintas de captação de energia. Considerando os padrões de arquitetura de copa e estrutura foliar das gramíneas nativas, sugere-se que o balanço positivo de assimilação de carbono dependeria de níveis suficientemente altos de irradiância, de modo a compensar os custos associados a altos investimentos em interceptação da luz e capacidade fotossintética. Por outro lado, sugere-se que a captação de energia ao nível foliar nas gramíneas invasoras seja mais eficiente através do uso da radiação difusa. Isso implicaria que o balanço positivo de assimilação de carbono ao nível do indivíduo nas invasoras seria dependente de algum grau de atenuação da irradiância ao nível das folhas. Portanto, com base na combinação dos atributos examinados especula-se que o potencial de ganho de carbono das gramíneas nativas seja mais sensível ao sombreamento do que o de invasoras.

Os padrões de alocação de recursos em diferentes tecidos foliares com suas respectivas funções também podem representar afinidades com estratégias de uso de recursos que poderiam afetar o desempenho do indivíduo conforme as condições de crescimento (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004). O padrão estrutural de folhas de nativas pode ser associado a um uso mais conservativo dos recursos que são investidos em tecidos com maior longevidade, enquanto que o de invasoras pode ser associado a uma aquisição intensiva de recursos que são investidos em tecidos menos custosos, resultando em altas taxas de crescimento (Wright *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009). A estratégia associada às nativas implica em uma taxa de crescimento mais lenta, mas a maior longevidade dos tecidos possibilitaria o retorno do investimento a longo prazo e uma eficiência maior no uso dos recursos (Garnier & Laurent, 1994; Poorter *et al.*, 2009). Esse aspecto poderia ser favorável no contexto evolutivo do cerrado, onde a disponibilidade de nutrientes no solo é tipicamente baixa (Haridasan, 2000). Em contraste, a estratégia aquisitiva atribuído às invasoras seria vantajosa em ambientes com maior disponibilidade de recursos (Garnier & Laurent, 1994; Poorter *et al.*, 2009) (Garnier & Laurent, 1994; Poorter *et al.*, 2009). No âmbito do cerrado, este aspecto possibilitaria a invasoras explorar janelas espaciais ou temporais de disponibilidade aumentada de recursos oportunisticamente (Funk & Vitousek, 2007; Funk, 2013).

Desempenho fotoquímico

A taxa de transporte de elétrons das espécies nativas tende a saturar em intensidades irradiância maiores do que as de invasoras, independente do tipo de cobertura. Sem considerar o efeito da cobertura, as curvas instantâneas de resposta à luz (RLC) de nativas tenderam a atingir maiores valores de taxa máxima de transporte de elétrons (ETRmax). No entanto, o efeito associado à presença da cobertura sobre os ETRmax de nativas e invasoras foi contrastante entre as fisionomias. Em campo sujo, com cobertura ausente, o ETRmax atingido por nativas superou em pelo menos 50% aquele alcançado pelas invasoras. Em campo cerrado, a resposta associada à presença da cobertura de invasoras foi de um aumento no ETRmax mediano, enquanto que na resposta de nativas foi observada uma redução. Com isso, o ETRmax de invasoras superou o de nativas em campo cerrado. A partir destes resultados, considera-se a possibilidade de que a presença da cobertura favoreceria o desempenho fotoquímico das espécies invasoras e seria limitante ao de nativas. Por outro lado, a ausência da cobertura favoreceria o desempenho de nativas e limitaria o de invasoras. Isso seria condizente com as considerações discutidas com base nos atributos foliares e de arquitetura de copa.

O aproveitamento eficiente da luz requer que a capacidade de captação da luz seja compatível com o potencial de fluxo na cadeia de transporte de elétrons e de uso na carboxilação (Percy, 2007). Sob alta irradiância é esperado que as principais limitações ao desempenho fotoquímico sejam o potencial de uso e dissipação da energia absorvida (Baker, 2008). Dessa forma, é possível que em campo sujo as folhas das espécies invasoras estivessem expostas a níveis de irradiância que excederiam sua capacidade fotoquímica. Este déficit poderia resultar de quantidades insuficientes de centros de reação disponíveis, e também de uma capacidade insuficiente de dreno da energia redutora nas reações de carboxilação (Baker & Oxborough, 2004). Com folhas planófilas, as espécies invasoras dispõem de mecanismos que as

permitiriam interceptar a radiação com grande eficiência. No entanto, folhas mais finas possuem um volume relativamente menor de mesofilo, resultando em um conteúdo menor de centros de reação e outros componentes do aparato fotossintético por unidade de área foliar (Niinemets & Sack, 2006), o que poderia constituir uma limitação estrutural ao potencial de transporte de elétrons. O excesso de energia captada poderia ser dissipado por vias bioquímicas (Adams & Demmig-Adams, 2004), mas o maior grau de exposição das folhas resultaria inevitavelmente no aquecimento dos tecidos e no aumento da demanda evaporativa. Com isso, a possível redução na condutância estomática associada ao balanço hídrico poderia restringir a atividade de carboxilação e consequentemente o desempenho da atividade fotoquímica pela ausência de um dreno para a energia redutora (Cavender-Bares & Bazzaz, 2004). Para espécies invasoras, portanto, a interceptação eficiente de radiação que a estrutura e arranjo de suas folhas proporcionam pode implicar em uma limitação ao desempenho de transporte de elétrons em fisionomias abertas. Isso seria condizente com o maior desempenho fotoquímico de invasoras observado na presença de cobertura arbórea. Sob menores intensidades de irradiância, é possível que a quantidade de radiação disponível atinja níveis compatíveis com seus potenciais máximos de transporte e carboxilação, o que resultaria em um aproveitamento mais eficiente da energia. A ausência de ajustes em atributos foliares e de copa de invasoras que poderiam contribuir com a capacidade de interceptação luminosa adequada sob o dossel seria uma evidência em favor da ideia de que as espécies invasoras são intrinsecamente mais tolerantes ao sombreamento. Isso explicaria o aumento de desempenho associado à presença da cobertura em invasoras e também o contraste com o desempenho de nativas nas duas fisionomias.

Por conta do padrão inverso ao observado em invasoras, considera-se a possibilidade de que sob a cobertura arbórea o desempenho fotoquímico das nativas seria limitado por seu padrão de interceptação e uso da luz. Como discutido anteriormente, o padrão estrutural foliar e de arquitetura de copa associados com as espécies nativas são condizentes com um alto

desempenho sob alta irradiância, mas podem ser menos eficientes em condições de acesso mais restritivo à luz. A produção e manutenção das folhas de nativas tem um custo associado mais elevado por conta do grande volume de tecidos (Poorter *et al.*, 2009). Em condições de sombreamento, seria esperada uma redução nas taxas de respiração, de modo a minimizar os custos associados à manutenção dos tecidos (Björkman, 1981; Lichtenthaler *et al.*, 1981; Givnish, 1988). Embora ajustes que poderiam contribuir com a eficiência de interceptação luminosa sob o dossel tenham sido observados em atributos de nativas – como investimentos adicionais em pigmentos e sistemas de captação luminosa –, essas respostas não parecem implicar em um aproveitamento diferencial da luz no campo cerrado. O contraste das composições foliares e padrões de resposta do transporte de elétrons de nativas e invasoras são condizentes com a possibilidade levantada de que seus respectivos desempenhos máximos de uso da luz ao nível do indivíduo dependeriam de intensidades diferentes de irradiância.

Potenciais de ganho de carbono

A taxa máxima de assimilação líquida de CO₂ e transpiração por unidade de área foliar ($A_{max_{\text{área}}}$ e $E_{max_{\text{área}}}$, respectivamente) e a irradiância mínima de saturação fotossintética (I_{comp}) não são distintas entre invasoras e nativas. Quando os parâmetros de trocas gasosas são calculados a partir da massa seca foliar, os valores de $A_{max_{\text{massa}}}$ e $E_{max_{\text{massa}}}$ atribuídos às espécies invasoras superaram os de nativas com ampla diferença. A partir dos resultados, é possível inferir que os sistemas de assimilação de carbono de nativas e invasoras não foram afetados pela presença do dossel. Entretanto, o sistema de assimilação de carbono das invasoras apresentou um rendimento maior por unidade de massa seca foliar, o que afetaria diretamente o ganho de carbono dos indivíduos.

Limitações ao potencial fotossintético baseado na área foliar são determinadas por aspectos da superfície foliar que afetam a capacidade de captação luminosa e as propriedades de difusão da fase gasosa de CO₂ (Niinemets & Sack, 2006). Como nativas e invasoras apresentaram diferentes combinações de atributos foliares, é possível que elas também sejam distintas em relação a outros aspectos fisioecológicos ligados às funções exercidas pelos tecidos foliares e que podem afetar a dinâmica de trocas gasosas (Bolhàr-Nordenkamp & Draxler, 1993; Niinemets & Sack, 2006).

Em relação à razão entre transpiração e assimilação, invasoras apresentaram eficiência de uso da água (EUA) maior do que nativas. Diversos estudos sugerem que gramíneas africanas C₄ introduzidas e nativas apresentam um padrão de resposta fotossintética similar, mas diferem em aspectos ligados ao uso de nutrientes e ao balanço hídrico em savanas venezuelanas (Baruch, 1996). Nestes locais, a capacidade fotossintética de gramíneas invasoras é maior do que a de gramíneas nativas, e aparenta estar associada a diferenças na concentração de nutrientes nas folhas e na temperatura de funcionamento ótimo da fotossíntese (Baruch *et al.*,

1985). Além disso, gramíneas invasoras de savanas venezuelanas apresentam estratégias de uso da água bastante distintas de nativas (Simoes & Baruch, 1991; Baruch & Fernández, 1993), o que está de acordo com as diferenças na eficiência de uso da água encontradas no presente estudo. Esse atributo afetaria a aptidão de gramíneas nas condições típicas das diversas fisionomias savânicas de cerrado (Sarmiento, 1992), onde a presença ou ausência de uma cobertura arbórea pode afetar o regime de irradiância, temperatura e demanda evaporativa. Diante disso, é possível que restrições em aspectos funcionais do balanço hídrico, condicionadas pelos diferentes microclimas das fisionomias de cerrado contribuam para atenuar as diferenças no rendimento final de assimilação de carbono por área foliar entre nativas e invasoras.

Dado que a presença da cobertura parece favorecer o desempenho de invasoras e desfavorecer o de nativas, seria de se esperar que o rendimento de assimilação de carbono de invasoras em campo cerrado também fosse maior. No entanto, os resultados não mostram uma concordância entre o padrão de transporte de elétrons e da assimilação de carbono. Diante disso, é possível que o maior volume de mesófilo de folhas de nativas esteja associado a custos respiratórios mais elevados na folha, o que poderia diminuir seu rendimento de assimilação por superfície (Björkman, 1981; Lichtenthaler *et al.*, 1981). Diferenças como esta seriam condizentes com o maior rendimento assimilatório observado em invasoras quando expresso por unidade de massa seca foliar, em comparação com as nativas. A assimilação por unidade de massa seca foliar (A_{massa}) tende a se correlacionar negativamente com M_A , porque folhas com maior M_A tipicamente apresentam menores frações volumétricas ocupadas por tecidos fotossintéticos (Niinemets & Sack, 2006).

Como discutido anteriormente, as combinações de atributos foliares não refletiram as diferenças esperadas pelo efeito da cobertura arbórea entre as fisionomias de campo sujo e campo cerrado. Tal resultado, em consonância com o observado nos potenciais de assimilação

por unidade de área, poderia ser uma evidência acerca da influência da pequena plasticidade estrutural na dinâmica do uso de recursos. É possível que, sob o dossel arbóreo, outros processos compitam com a carboxilação pelo poder redutor produzido na etapa fotoquímica com maior efetividade em nativas do que invasoras. Por se tratarem de espécies C_4 , é presumível que perdas por processos fotorrespiratórios sejam minimizadas (Sage *et al.*, 2012). No entanto, as espécies em questão diferem no processo de descarboxilação, sendo as espécies nativas associadas a grupos que empregam preferencialmente a via NADP-ME, enquanto que as invasoras pertencem a grupos que são tipicamente associados com o subtipo PCK (Zuloaga *et al.*, 2007; Vicentini *et al.*, 2008; Christin *et al.*, 2009). Os subtipos C_4 estão associados a diferentes padrões de aspectos anatômicos e bioquímicos nas folhas (Hattersley & Watson, 1976; Bolhr-Nordenkampf & Draxler, 1993; Lawlor, 2001). A variação em aspectos anatômicos pode estar associadas a diferentes resistências das membranas e paredes à condutância do CO_2 (von Caemmerer & Furbank, 2003). Além disso, discussões recentes têm examinado os aspectos bioquímicos associados a cada subtipo C_4 através de modelos e sugerem diferentes rendimentos energéticos mediante a capacidade de alternância e combinação entre as diferentes vias de descarboxilação (Wang *et al.*, 2014; Yin & Struik, 2018). Se essas diferenças resultam em taxas distintas de perda de CO_2 assimilado por vazamento, ou em diferentes rendimentos energéticos da fotossíntese, elas poderiam explicar falta de concordância entre os padrões de transporte de elétrons e assimilação de nativas e invasoras.

Análise simultânea dos atributos fisioecológicos por nMDS

A abordagem de escalarização multidimensional não-métrica possibilita a ordenação de dados ecológicos resumindo as relações entre as variáveis em um gradiente (Kenkel & Orlóci, 1986). As análises dos conjuntos de variáveis associadas à unidade foliar e expressas por unidade de área e de massa seca resultaram na detecção de gradientes bem definidos nos quais se observou uma segregação bastante evidente entre gramíneas invasoras e nativas.

A alta correlação entre a espessura foliar (T), a razão entre massa seca e área foliar, o conteúdo de pigmentos (χ) e a irradiância de compensação (I_{comp}) distinguiu gramíneas invasoras de nativas consistentemente na polarização gerada pelas principais fontes de variação tanto por área como por massa seca foliar. Comparativamente, as folhas de nativas tenderam a ser mais espessas e a ter maior conteúdo de massa seca do que as folhas de invasoras. Além disso, a assimilação de carbono em folhas de nativas tendeu a compensar a perda por processos respiratórios em intensidades maiores de irradiância. Diante desses resultados, sugere-se que as diferenças mais consistentes em aspectos de uso da luz encontradas entre nativas e invasoras estariam associadas com a estrutura e composição das folhas e com a eficiência de uso da luz pelos tecidos.

Como discutido previamente, a maior demanda respiratória de nativas poderia ser atribuída ao maior volume de tecidos que suas folhas comportam por unidade de superfície. Essa característica poderia resultar em limitações ao potencial de ganho de carbono de nativas em condições de acesso restritivo à radiação. Por outro lado, as folhas de invasoras estariam associadas a um menor custo respiratório, o que permitiria uma maior eficiência de uso da radiação. Dessa forma, é possível que o desempenho de uso da luz máximo de invasoras possa ocorrer em microclimas de luz distintos do de nativas.

Quando as relações entre variáveis foram exploradas apenas com base na razão por massa seca foliar, aspectos ligados à dinâmica de trocas gasosas também contribuíram com a polarização formada no arranjo que segrega nativas de invasoras. Nesse sentido, invasoras apresentaram maiores taxas máximas de assimilação e transpiração quando comparadas às nativas. Outro aspecto que contrastou com o arranjo gerado pelo conjunto de variáveis expressas por área foliar foi o conteúdo de pigmentos. Invasoras apresentaram maior conteúdo de pigmentos por unidade de massa seca foliar quando comparadas com as nativas, enquanto que a relação entre os grupos no arranjo baseado em área foliar mostrou uma tendência oposta.

A contribuição diferencial de aspectos relacionados com a dinâmica de trocas gasosas e distribuição dos pigmentos nas folhas na formação do arranjo baseado em massa seca foliar poderia estar diretamente relacionada com as diferentes estruturas foliares de nativas e invasoras. Com maior volume por unidade de superfície, as folhas de nativas poderiam comportar maiores quantidades de tecidos fotossintetizantes e um conteúdo maior de pigmentos e protoplasma por área. O contraste na distribuição de pigmentos na folha poderia então ser atribuído ao maior investimento relativo em estruturas de sustentação nas folhas das espécies nativas. Por outro lado, menores frações volumétricas ocupadas por tecidos de sustentação nas folhas de invasoras poderiam explicar as maiores taxas de assimilação e transpiração encontradas no arranjo por massa seca foliar. Esses resultados são condizentes com a ideia de que as invasoras apresentariam uma proporção maior de tecidos fotossintéticos em sua composição foliar, enquanto que nativas apresentariam maiores investimentos em tecidos de sustentação e transporte.

A variação observada em atributos não relacionados com os gradientes principais formados nos conjuntos de dados poderia estar associada com efeitos decorrentes da presença da cobertura arbórea. No conjunto de variáveis baseado em área foliar, observou-se que em presença de dossel há uma tendência de aumento das taxas máximas de transpiração e

assimilação de espécies invasoras, enquanto que em nativas a tendência é oposta. Por outro lado, no arranjo obtido pelas relações entre variáveis expressas por unidade de massa seca foliar, foi observada uma tendência de aumento no desempenho fotoquímico de invasoras em presença de dossel, enquanto que em nativas a tendência é novamente inversa.

A partir dos resultados, sugere-se que nativas e invasoras diferiram quanto ao microclima luminoso ideal para o desempenho máximo de uso da luz, e que a estrutura foliar estaria associada com essa diferença. Estudos em fisionomias de cerrado mostram que a abundância de invasoras pode estar positivamente correlacionada com a disponibilidade de luz (Pivello *et al.*, 1999b), e que o grau de fechamento do dossel pode afetar diferentemente o desempenho reprodutiva de gramíneas nativas e invasoras (Xavier *et al.*, 2016). Ainda que este estudo não tenha incluído altos graus de fechamento de dossel como fonte de variação, as implicações dos padrões de desempenho de uso da luz na aptidão de nativas e invasoras devem ser consideradas. Ademais, é preciso também levar em conta que comparações de desempenho entre nativas e invasoras dependem fortemente do contexto ecológico (Daehler, 2003), o que suscita um maior cuidado na construção de generalizações.

CONCLUSÕES

As gramíneas nativas mais abundantes apresentam um padrão de uso da luz distinto das gramíneas invasoras do PEJ.

As condições de irradiância atenuada no estrato herbáceo da fisionomia de campo cerrado podem favorecer um maior desempenho de uso da luz para as gramíneas invasoras *Urochloa decumbens* e *Melinis minutiflora* do que para as gramíneas nativas *Axonopus pressus*, *Axonopus siccus* e *Anthraenantia lanata*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Padrões de uso da luz. A diferença mais conspícua observada entre nativas e invasoras estaria relacionada com aspectos da estrutura foliar e da dinâmica de trocas gasosas. Efeitos associados à presença do dossel não parecem afetar os atributos de nativas e invasoras de forma consistente, e aparentam ser distintos ao nível de espécie. Comparativamente, as copas de gramíneas nativas permitiriam maior eficiência de exposição das folhas, e sua estrutura foliar maior eficiência de exposição dos pigmentos, o que possibilitaria um maior aproveitamento da radiação sob alta irradiância. Isso pode conferir um maior potencial de ganho de carbono em fisionomias abertas, o que poderia estar associado à maior abundância relativa de nativas em campo sujo. Por outro lado, a arquitetura de copa de gramíneas invasoras está associada com um mecanismo de proteção dos tecidos contra o excesso de radiação condicionado por autosombreamento, e sua estrutura foliar permitiria a captação eficiente da radiação que penetra pelas camadas superficiais de folhas da copa. Portanto, sugere-se que o desempenho de uso da luz de invasoras estaria condicionado à captação e uso da luz em microambientes sombreados, o que poderia implicar em um maior potencial de ganho de carbono sob o dossel do campo cerrado.

Variação entre espécies. Nativas e invasoras diferiram em aspectos de uso da luz que determinam desde a interceptação da radiação até a absorção e utilização da energia contida nos fótons. Apesar de serem esperadas ajustes em aspectos relacionados com a performance fotossintética conforme se varia o regime luminoso, a presença da cobertura arbórea não parece afetar consistentemente as diferenças entre nativas e invasoras. Isso pode significar que as respostas de ambos os grupos se dão no mesmo sentido e em magnitude proporcionais às respectivas aptidões, o que implicaria que todas as espécies contidas em cada grupo respondem de forma homogênea. No entanto, as sínteses de atributos expressos por área e massa seca foliar sugerem que a resposta à presença do dossel não é consistente entre as espécies individualmente. Portanto, é possível que a ausência de detecção de uma resposta diferencial de nativas e invasoras à presença do dossel esteja associada à falta de consistência na variação interespecífica sobre os atributos examinados.

Outras características relevantes. As diferenças na estrutura foliar entre nativas e invasoras podem ser particularmente importantes ao processo de invasão, principalmente por conta das implicações sobre a taxa de crescimento. Espécies invasoras têm sido associadas a menores M_A e taxas de crescimento mais altas em diversos lugares do mundo (Leishman *et al.*, 2007; Poorter *et al.*, 2009). Por conta disso, medidas do ganho de carbono ao nível do indivíduo e estimativas das taxas de crescimento associadas a padrões de uso da luz poderiam fornecer maior entendimento acerca do comportamento das espécies ao longo de gradientes de luz (Givnish, 1988) e, portanto, das invasões de ambientes sombreados no cerrado pelas espécies africanas. Aspectos relacionados com a forma e o tamanho das folhas poderiam influenciar o balanço de energia e dinâmicas de trocas gasosas (Niinemets & Sack, 2006). Um outro aspecto que pode ser relevante são as diferenças na via preferencial de decarboxilação do metabolismo C_4 . As espécies nativas analisadas neste estudo estão associadas com o subtipo NADP-ME de metabolismo C_4 , enquanto que as invasoras estão associadas com o subtipo PCK. Espécies com

diferentes subtipos C₄ estão tipicamente associadas com diferenças na anatomia Kranz (Hattersley & Watson, 1976; Brown, 1977), distribuição em gradientes climáticos em diversas partes do mundo (Ellis *et al.*, 1980; Batanouny *et al.*, 1988; Taub, 2000; Cabido *et al.*, 2008), diferenças em atributos de relações hídricas (Liu & Osborne, 2015), e variações na flexibilidade entre vias alternativas de descarboxilação e no rendimento quântico (Wang *et al.*, 2014; Yin & Struik, 2018). É possível que atributos associados à essa variação anatômica possam interagir de forma diferente ao longo de gradientes ambientais, o que pode estar ligado a variações no desempenho de uso de recursos.

Fatores microclimáticos. Uma vez que as fisionomias savânicas do cerrado tipicamente apresentam baixa disponibilidade de nutrientes, períodos de baixa disponibilidade de água, alta irradiância e alta temperatura (Sarmiento, 1984; Haridasan, 2000), é possível que os fatores abióticos exerçam um papel determinante sobre o desempenho dos indivíduos (Sarmiento, 1992). O presente estudo abordou as respostas dos indivíduos à variação sobre o regime radiativo, fator primário determinante a toda a sequência hierárquica de fatores que constituem o microclima dos organismos. A caracterização do comportamento de indivíduos em relação aos outros componentes do microclima pode ampliar o discernimento acerca dos processos ecológicos envolvidos na invasão por gramíneas invasoras.

Generalizações. Comparações de desempenho entre nativas e invasoras tendem a apresentar resultados circunstanciais (Daehler, 2003), o que limita bastante a extensão das generalizações possíveis. Os padrões obtidos estão restritos a apenas três das 27 espécies de gramíneas nativas encontradas no PEJ (Baitello *et al.*, 2013). Além disso, a amostragem foi limitada a apenas uma localidade e feita durante uma breve janela temporal. Embora os dados indiquem que haja efeito do clima, é possível que neste curto período não tenha sido contemplada a variação em aspectos climáticos que é presumível em locais de cerrado. Diversos outros fatores poderiam afetar os padrões de uso da luz observados, como variações em aspectos

edáficos, na composição de espécies e do dossel arbóreo, entre outros. Diferenças na eficiência de uso do nitrogênio, por exemplo, poderiam exercer grande influência sobre o desempenho por conta do fato de o dossel do campo cerrado ser formado principalmente por uma espécie leguminosa. Nesse sentido, comparações adicionais de performance de *U. decumbens* e *M. minutiflora* com as espécies nativas em outros sistemas poderiam fornecer maior robustez à discussão do papel do sombreamento no padrão de uso da luz sobre a invasividade de gramíneas africanas. Adicionalmente, abordagens experimentais poderiam caracterizar o efeito do sombreamento sobre o desempenho de nativas e invasoras, e fornecer melhor entendimento acerca da variação sobre a competitividade. No entanto, o cultivo das espécies nativas em casas de vegetação constitui um empecilho por conta da dificuldade de estabelecimento dos propágulos e do tempo de desenvolvimento.

Mecanismos de invasão. As restrições espaciais da invasão de gramíneas africanas no campo sujo do PEJ sugerem que a mera presença de gramíneas nativas poderia constituir um fator impeditivo à invasão por gramíneas africanas, provavelmente por exclusão competitiva. No entanto, a co-ocorrência de gramíneas nativas e invasoras sob o dossel do fragmento de campo cerrado pode ser uma evidência de que, em determinadas condições, as espécies nativas poderiam ser excluídas competitivamente por invasoras. Em campo sujo, onde o potencial de ganho de carbono de nativas seria máximo, a introdução de invasoras dependeria de oportunidades de estabelecimento. Com a remoção da cobertura de gramíneas nativas devida a eventos de distúrbios no solo ou queimadas, as espécies invasoras poderiam se estabelecer em condições de competição reduzida. Suas altas taxas de crescimento e maior eficiência de uso da água poderiam conferir vantagens circunstanciais para a ocupação do espaço em um menor tempo (Funk & Vitousek, 2007; Funk, 2013). Portanto, técnicas de manejo ou práticas de uso da terra que envolvam a retirada da vegetação nativa em fisionomias abertas podem constituir uma janela de oportunidade para o estabelecimento de gramíneas africanas invasivas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, W. W. & DEMMIG-ADAMS, B. 2004. Chlorophyll Fluorescence as a Tool to Monitor Plant Response to the Environment. In: PAPAGERGIOU, G. C.; GOVINDJEE (ED.). **Chlorophyll a Fluorescence**. Advances in Photosynthesis and Respiration. Springer, Dordrecht, p. 583–604.
- AGUIAR, L. DE S.; MACHADO, R. B. & MARINHO-FILHO, J. 2004. A diversidade biológica do Cerrado. **Ecologia e caracterização do Cerrado**, p. 19–42.
- ALPERT, P.; BONE, E. & HOLZAPFEL, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 3, n. 1, p. 52–66.
- ANDERSON, J. M. 1986. Photoregulation of the Composition, Function, and Structure of Thylakoid Membranes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 37, n. 1, p. 93–136.
- ANTON, A. M. 1986. Contribucion Al Conocimiento De La Anatomia Foliar Del Genero Axonopus (Poaceae). **Darwiniana**, v. 27, n. 1/4, p. 157–168.
- ATKIN, O. K.; BRUHN, D.; HURRY, V. M. & TJOELKER, M. G. 2005. Evans Review No. 2: The Hot and the Cold: Unravelling the Variable Response of Plant Respiration to Temperature. **Functional Plant Biology**, v. 32, n. 2, p. 87–105.
- BAITELLO, J.; PASTORE, J.; TADEU AGUIAR, O. & ARZOLLA, F. 2013. Parque Estadual do Juquery: Refúgio de Cerrado no Domínio Atlântico. **IF Série Registros**, v. 50, p. 1–46.
- BAKER, N. R. 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 89–113.
- BAKER, N. R. & OXBOROUGH, K. 2004. Chlorophyll Fluorescence as a Probe of Photosynthetic Productivity. In: **Chlorophyll a Fluorescence**. Advances in Photosynthesis and Respiration. Springer, Dordrecht, p. 65–82.
- BARUCH, Z. 1996. Ecophysiological Aspects of the Invasion by African Grasses and Their Impact on Biodiversity and Function of Neotropical Savannas. In: **Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes**. Ecological Studies. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 79–93.
- BARUCH, Z. & FERNÁNDEZ, D. S. 1993. Water Relations of Native and Introduced C₄ Grasses in a Neotropical Savanna. **Oecologia**, v. 96, n. 2, p. 179–185.
- BARUCH, Z.; LUDLOW, M. M. & DAVIS, R. 1985. Photosynthetic Responses of Native and Introduced C₄ Grasses from Venezuelan Savannas. **Oecologia**, v. 67, n. 3, p. 388–393.

- BATALHA, M. A. 2011. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 21–24.
- BATANOUNY, K. H.; STICHLER, W. & ZIEGLER, H. 1988. Photosynthetic Pathways, Distribution, and Ecological Characteristics of Grass Species in Egypt. **Oecologia**, v. 75, n. 4, p. 539–548.
- BATY, F.; RITZ, C.; CHARLES (BAJARD, S.; BRUTSCHE, M.; FLANDROIS, J.-P. & DELIGNETTE-MULLER, M. 2015. A Toolbox for Nonlinear Regression in R : The Package nlstools. **Journal of Statistical Software**, v. 66, p. 1–21.
- BJÖRKMAN, O. 1981. Responses to Different Quantum Flux Densities. In: **Physiological Plant Ecology I**. Encyclopedia of Plant Physiology. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 57–107.
- BLACKBURN, T. M.; PYŠEK, P.; BACHER, S.; CARLTON, J. T.; DUNCAN, R. P.; JAROŠÍK, V.; WILSON, J. R. U. & RICHARDSON, D. M. 2011. A Proposed Unified Framework for Biological Invasions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 7, p. 333–339.
- BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S. & MOONEY, H. A. 1985. Resource Limitation in Plants-An Economic Analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 363–392.
- BOARDMAN, N. K. 1977. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, n. 1, p. 355–377.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R. & DRAXLER, G. 1993. Functional leaf anatomy. In: **Photosynthesis and Production in a Changing Environment**. Springer, Dordrecht, p. 91–112.
- BROWN, W. V. 1977. The Kranz Syndrome And Its Subtypes In Grass Systematics. **Memoirs of the Torrey Botanical Club**, v. 23, n. 3, p. 1–97.
- CABIDO, M.; PONS, E.; CANTERO, J. J.; LEWIS, J. P. & ANTON, A. 2008. Photosynthetic Pathway Variation among C4 Grasses along a Precipitation Gradient in Argentina. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 1, p. 131–140.
- CALEY, P.; GROVES, R. H. & BARKER, R. 2008. Estimating the Invasion Success of Introduced Plants: Estimating Invasion Success. **Diversity and Distributions**, v. 14, n. 2, p. 196–203.
- CAMPBELL, G. S. & NORMAN, J. M. 1989. The description and measurement of plant canopy structure. In: **Plant Canopies: Their Growth, Form and Function**. 1. ed. Cambridge University Press.
- CARDOSO DA SILVA, J. M. & BATES, J. M. 2002. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot: The Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. **AIBS Bulletin**, v. 52, n. 3, p. 225–234.

- CAVENDER-BARES, J. & BAZZAZ, F. A. 2004. From Leaves to Ecosystems: Using Chlorophyll Fluorescence to Assess Photosynthesis and Plant function in Ecological Studies. In: **Chlorophyll a Fluorescence**. Advances in Photosynthesis and Respiration. Springer, Dordrecht, p. 737–755.
- CESCATTI, A. & NIINEMETS, Ü. 2004. Leaf to Landscape. In: **Photosynthetic Adaptation**. Ecological Studies. Springer, New York, NY, p. 42–85.
- CHRISTIN, P.-A. & OSBORNE, C. P. 2014. The Evolutionary Ecology of C4 Plants. **New Phytologist**, v. 204, n. 4, p. 765–781.
- CHRISTIN, P.-A.; SALAMIN, N.; KELLOGG, E. A.; VICENTINI, A. & BESNARD, G. 2009. Integrating Phylogeny into Studies of C4 Variation in the Grasses. **Plant Physiology**, v. 149, n. 1, p. 82–87.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de Cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, n. 1, p. 17–23.
- COUTINHO, L. M. 2006. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 13–23.
- DAEHLER, C. C. 2003. Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 183–211.
- DALE, M. P. & CAUSTON, D. R. 1992. Use of the Chlorophyll a/b Ratio as a Bioassay for the Light Environment of a Plant. **Functional Ecology**, v. 6, n. 2, p. 190–196.
- D’ANTONIO, C. M. & VITOUSEK, P. M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. **Annual review of ecology and systematics**, v. 23, n. 1, p. 63–87.
- DAVIDSON, A. M.; JENNIONS, M. & NICOTRA, A. B. 2011. Do Invasive Species Show Higher Phenotypic Plasticity than Native Species and, If so, Is It Adaptive? A Meta-Analysis. **Ecology Letters**, v. 14, n. 4, p. 419–431.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS, W. W. 2006. Photoprotection in an Ecological Context: The Remarkable Complexity of Thermal Energy Dissipation. **New Phytologist**, v. 172, n. 1, p. 11–21.
- DRENOVSKY, R. E.; GREWELL, B. J.; D’ANTONIO, C. M.; FUNK, J. L.; JAMES, J. J.; MOLINARI, N.; PARKER, I. M. & RICHARDS, C. L. 2012. A Functional Trait Perspective on Plant Invasion. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 141–153.
- DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M. F. DE & FRANCO, G. A. D. C. 2007. Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 4, p. 355–363.

- ELLIS, R.; VOGEL, J. & FULS, A. 1980. Photosynthetic pathways and the geographical distribution of grasses in South West Africa/Namibia. **South African Journal of Science**, v. 76, n. 7, p. 307–314.
- FALSTER, D. S. & WESTOBY, M. 2003. Leaf Size and Angle Vary Widely across Species: What Consequences for Light Interception? **New Phytologist**, v. 158, n. 3, p. 509–525.
- FLORA DO BRASIL 2020. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>. Acesso em: 21 abr. 2018.
- FOXCROFT, L. C.; RICHARDSON, D. M.; REJMÁNEK, M. & PYŠEK, P. 2010. Alien Plant Invasions in Tropical and Sub-Tropical Savannas: Patterns, Processes and Prospects. **Biological Invasions**, v. 12, n. 12, p. 3913–3933.
- FUNK, J. L. 2013. The Physiology of Invasive Plants in Low-Resource Environments. **Conservation Physiology**, v. 1, n. 1.
- FUNK, J. L. & VITOUSEK, P. M. 2007. Resource-Use Efficiency and Plant Invasion in Low-Resource Systems. **Nature**, v. 446, n. 7139, p. 1079–1081.
- GARNIER, E. & LAURENT, G. 1994. Leaf Anatomy, Specific Mass and Water Content in Congeneric Annual and Perennial Grass Species. **New Phytologist**, v. 128, n. 4, p. 725–736.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.-M. & BAKER, N. R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87–92.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-Plant Perspective. **Functional Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 63–92.
- GORGONE-BARBOSA, E.; PIVELLO, V. R.; BAUTISTA, S.; ZUPO, T.; RISSI, M. N. & FIDELIS, A. 2015. How Can an Invasive Grass Affect Fire Behavior in a Tropical Savanna? A Community and Individual Plant Level Approach. **Biological Invasions**, v. 17, n. 1, p. 423–431.
- GUTSCHICK, V. P. 1999. Biotic and Abiotic Consequences of Differences in Leaf Structure. **The New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 3–18.
- HARIDASAN, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, n. 1, p. 54–64.
- HATTERSLEY, P. W. & WATSON, L. 1976. C4 Grasses: An Anatomical Criterion for Distinguishing Between NADP-Malic Enzyme Species and PCK or NAD-Malic Enzyme Species. **Australian Journal of Botany**, v. 24, n. 2, p. 297–308.

- HOFFMANN, W. A.; LUCATELLI, V. M. P. C.; SILVA, F. J.; AZEVEDO, I. N. C.; MARINHO, M. DA S.; ALBUQUERQUE, A. M. S.; LOPES, A. DE O. & MOREIRA, S. P. 2004. Impact of the Invasive Alien Grass *Melinis Minutiflora* at the Savanna-Forest Ecotone in the Brazilian Cerrado. **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 2, p. 99–103.
- JOHN, G. P.; SCOFFONI, C.; BUCKLEY, T. N.; VILLAR, R.; POORTER, H. & SACK, L. 2017. The Anatomical and Compositional Basis of Leaf Mass per Area. **Ecology Letters**, v. 20, n. 4, p. 412–425.
- JONES, H. G. 2013. **Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology**. Cambridge University Press.
- JURIK, T. W. & KLIEBENSTEIN, H. 2000. Canopy Architecture, Light Extinction and Self-shading of a Prairie Grass, *Andropogon gerardii*. **The American Midland Naturalist**, v. 144, n. 1, p. 51–65.
- KENKEL, N. C. & ORLÓCI, L. 1986. Applying Metric and Nonmetric Multidimensional Scaling to Ecological Studies: Some New Results. **Ecology**, v. 67, n. 4, p. 919–928.
- KLINK, C. A. & MACHADO, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian cerrado. **Conservation biology**, v. 19, n. 3, p. 707–713.
- LAMBERS, H.; III, F. S. C. & PONS, T. L. 2013. **Plant Physiological Ecology**. Springer Science & Business Media.
- LAWLOR, D. W. 2001. **Photosynthesis**. BIOS Scientific Publishers Limited.
- LÊ, S.; JOSSE, J. & HUSSON, F. 2007. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. **Journal of Statistical Software**, v. 25, n. 1, p. 1–18.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. F. J. 2012. **Numerical Ecology**. Elsevier.
- LEISHMAN, M. R.; HASLEHURST, T.; ARES, A. & BARUCH, Z. 2007. Leaf Trait Relationships of Native and Invasive Plants: Community- and Global-Scale Comparisons. **New Phytologist**, v. 176, n. 3, p. 635–643.
- LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; DÖLL, M.; FIETZ, H.-J.; BACH, T.; KOZEL, U.; MEIER, D. & RAHMSDORF, U. 1981. Photosynthetic Activity, Chloroplast Ultrastructure, and Leaf Characteristics of High-Light and Low-Light Plants and of Sun and Shade Leaves. **Photosynthesis Research**, v. 2, n. 2, p. 115–141.
- LIU, H. & OSBORNE, C. P. 2015. Water Relations Traits of C4 Grasses Depend on Phylogenetic Lineage, Photosynthetic Pathway, and Habitat Water Availability. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 3, p. 761–773.
- LONGHI-WAGNER, H. M.; BITTRICH, V.; WANDERLEY, M. DAS G. L. & SHEPHERD, G. J. (ED.). 2001. **Poaceae**. São Paulo: Editora Hucitec, v. 1.

- LOWRY, E.; ROLLINSON, E. J.; LAYBOURN, A. J.; SCOTT, T. E.; AIELLO-LAMMENS, M. E.; GRAY, S. M.; MICKLEY, J. & GUREVITCH, J. 2013. Biological Invasions: A Field Synopsis, Systematic Review, and Database of the Literature. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 1, p. 182–196.
- MACHADO, R. B.; NETO, M. B. R.; PEREIRA, P. G. P.; CALDAS, E. F.; GONÇALVES, D. A.; SANTOS, N. S.; TABOR, K. & STEININGER, M. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. **Conservação Internacional**, p. 1–22.
- MONTEITH, J. L. 1981. Coupling of Plants to the Atmosphere. **Symposium - British Ecological Society**.
- MURCHIE, E. H. & LAWSON, T. 2013. Chlorophyll Fluorescence Analysis: A Guide to Good Practice and Understanding Some New Applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983–3998.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2000. Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858.
- NIINEMETS, Ü. 2010. A Review of Light Interception in Plant Stands from Leaf to Canopy in Different Plant Functional Types and in Species with Varying Shade Tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693–714.
- NIINEMETS, Ü. & SACK, L. 2006. Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. In: **Progress in Botany**. Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 385–419.
- NOBEL, P. S. 2009. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**. Academic Press.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P.; O'HARA, R.; SIMPSON, G.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. & WAGNER, H. 2013. Vegan: Community Ecology Package. R Package Version. 2.0-10.
- OLIVEIRA, J. B. DE; CAMARGO, M. N.; ROSSI, M. & CALDERANO FILHO, B. 1999a. Mapa Pedológico do Estado de São Paulo: Escala 1:500.00. **Campinas-SP: Instituto Agrônômico**.
- OLIVEIRA, J. B. DE; CAMARGO, M. N.; ROSSI, M. & CALDERANO FILHO, B. 1999b. Mapa Pedológico do Estado de São Paulo: Legenda Expandida. **Campinas-SP: Instituto Agrônômico**.
- PARSONS, J. J. 1972. Spread of African Pasture Grasses to the American Tropics. **Journal of Range Management**, v. 25, n. 1, p. 12.
- PEARCY, R. W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. **Functional Plant Ecology**, p. 213–257.

- PEARCY, R. W.; MURAOKA, H. & VALLADARES, F. 2005. Crown Architecture in Sun and Shade Environments: Assessing Function and Trade-Offs with a Three-Dimensional Simulation Model. **New Phytologist**, v. 166, n. 3, p. 791–800.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L. & MCMAHON, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences Discussions**, v. 4, n. 2, p. 439–473.
- PIVELLO, V. R. **Invasões Biológicas no Cerrado Brasileiro: Efeitos da Introdução de Espécies Exóticas sobre a Biodiversidade.** Disponível em: <<http://ecologia.info/cerrado.htm>>. Acesso em: 24 jun. 2018.
- PIVELLO, V. R.; CARVALHO, V. M. C.; LOPES, P. F.; PECCININI, A. A. & ROSSO, S. 1999a. Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a “Cerrado” (Brazilian Savanna) Biological Reserve. **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 71–82.
- PIVELLO, V. R.; SHIDA, C. N. & MEIRELLES, S. T. 1999b. Alien Grasses in Brazilian Savannas: A Threat to the Biodiversity. **Biodiversity & Conservation**, v. 8, n. 9, p. 1281–1294.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J. & VILLAR, R. 2009. Causes and Consequences of Variation in Leaf Mass per Area (LMA): A Meta-Analysis. **New Phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565–588.
- PYŠEK, P. & RICHARDSON, D. M. 2010. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 35, n. 1, p. 25–55.
- R CORE TEAM. 2017. **R: A Language and Environment for Statistical Computing.** Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- RALPH, P. J. & GADEMANN, R. 2005. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. **Aquatic Botany**, v. 82, n. 3, p. 222–237.
- RICHARDSON, D. M. & PYŠEK, P. 2012. Naturalization of Introduced Plants: Ecological Drivers of Biogeographical Patterns. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 383–396.
- RITCHIE, R. J. 2008. Fitting Light Saturation Curves Measured Using Modulated Fluorometry. **Photosynthesis Research**, v. 96, n. 3, p. 201–215.
- ROSSIELLO, R. O. P. & ANTUNES, M. A. H. 2012. Solar Radiation Utilization by Tropical Forage Grasses: Light Interception and Use Efficiency. In: BABATUNDE, E. B. (ED.). **Solar Radiation.** Rijeka: InTech.
- RYEL, R. J.; BEYSCHLAG, W. & CALDWELL, M. M. 1993. Foliage Orientation and Carbon Gain in Two Tussock Grasses as Assessed With a New Whole-Plant Gas-Exchange Model. **Functional Ecology**, v. 7, n. 1, p. 115–124.

- SAGE, R. F.; SAGE, T. L. & KOCACINAR, F. 2012. Photorespiration and the Evolution of C₄ Photosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, n. 1, p. 19–47.
- SARMIENTO, G. 1984. **The Ecology of Neotropical Savannas**. Harvard University Press.
- SARMIENTO, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 3, p. 325–336.
- SARUKHÁN, J. & WHYTE, A. 2005. **Ecosystems and human well-being: synthesis**. Washington, DC: Island Press.
- SCHINDELIN, J.; ARGANDA-CARRERAS, I.; FRISE, E.; KAYNIG, V.; LONGAIR, M.; PIETZSCH, T.; PREIBISCH, S.; RUEDEN, C.; SAALFELD, S.; SCHMID, B.; TINEVEZ, J.-Y.; WHITE, D. J.; HARTENSTEIN, V.; ELICEIRI, K.; TOMANCAK, P. & CARDONA, A. 2012. Fiji: An Open-Source Platform for Biological-Image Analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 676–682.
- SCHREIBER, U. 2004. Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: An Overview. In: **Chlorophyll a Fluorescence**. Advances in Photosynthesis and Respiration. Springer, Dordrecht, p. 279–319.
- SIMBERLOFF, D.; MARTIN, J.-L.; GENOVESI, P.; MARIS, V.; WARDLE, D. A.; ARONSON, J.; COURCHAMP, F.; GALIL, B.; GARCÍA-BERTHOUE, E.; PASCAL, M.; PYŠEK, P.; SOUSA, R.; TABACCHI, E. & VILÀ, M. 2013. Impacts of Biological Invasions: What's What and the Way Forward. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 1, p. 58–66.
- SIMOES, M. & BARUCH, Z. 1991. Responses to Simulated Herbivory and Water Stress in Two Tropical C₄ Grasses. **Oecologia**, v. 88, n. 2, p. 173–180.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995. **Biometry**. 3rd. ed. New York, USA: W. H. Freeman.
- TAUB, D. R. 2000. Climate and the U.S. Distribution of C₄ Grass Subfamilies and Decarboxylation Variants of C₄ Photosynthesis. **American Journal of Botany**, v. 87, n. 8, p. 1211–1215.
- TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.-I. & HANBA, Y. T. 2001. Why Are Sun Leaves Thicker than Shade Leaves? — Consideration Based on Analyses of CO₂ Diffusion in the Leaf. **Journal of Plant Research**, v. 114, n. 1, p. 93–105.
- TICHÝ, L. 2015. Field Test of Canopy Cover Estimation by Hemispherical Photographs Taken with a Smartphone. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 2, p. 427–435.
- VALLADARES, F. 2003. Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity. In: **Progress in Botany**. Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 439–471.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, U. 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance. In: **Functional Plant Ecology**. p. 101–149.

- VALLADARES, F. & NIINEMETS, Ü. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 237–257.
- VAN KLEUNEN, M.; DAWSON, W.; SCHLAEPFER, D.; JESCHKE, J. M. & FISCHER, M. 2010. Are Invaders Different? A Conceptual Framework of Comparative Approaches for Assessing Determinants of Invasiveness. **Ecology Letters**, v. 13, n. 8, p. 947–958.
- VICENTINI, A.; BARBER, J. C.; ALISCIONI, S. S.; GIUSSANI, L. M. & KELLOGG, E. A. 2008. The Age of the Grasses and Clusters of Origins of C4 Photosynthesis. **Global Change Biology**, v. 14, n. 12, p. 2963–2977.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G. D. 1981. Some Relationships between the Biochemistry of Photosynthesis and the Gas Exchange of Leaves. **Planta**, v. 153, n. 4, p. 376–387.
- VON CAEMMERER, S. & FURBANK, R. T. 2003. The C4 Pathway: An Efficient CO₂ Pump. **Photosynthesis Research**, v. 77, n. 2–3, p. 191.
- WANG, Y.; BRÄUTIGAM, A.; WEBER, A. P. M. & ZHU, X.-G. 2014. Three Distinct Biochemical Subtypes of C4 Photosynthesis? A Modelling Analysis. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 13, p. 3567–3578.
- WELLBURN, A. R. 1994. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, n. 3, p. 307–313.
- WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A. & WRIGHT, I. J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159.
- WHITE, A. J. & CRITCHLEY, C. 1999. Rapid Light Curves: A New Fluorescence Method to Assess the State of the Photosynthetic Apparatus. **Photosynthesis Research**, v. 59, n. 1, p. 63–72.
- WILLIAMS, D. G. & BARUCH, Z. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. **Biological invasions**, v. 2, n. 2, p. 123–140.
- WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D. D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J. H. C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P. K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B. B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J. J.; NAVAS, M.-L.; NIINEMETS, Ü.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V. I.; ROUMET, C.; THOMAS, S. C.; TJOELKER, M. G.; VENEKLAAS, E. J. & VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821.

- XAVIER, R. DE O.; LEITE, M. B. & SILVA-MATOS, D. M. DA. 2016. Stress Responses of Native and Exotic Grasses in a Neotropical Savanna Predict Impacts of Global Change on Invasion Spread. **Austral Ecology**, v. 42, n. 5, p. 562–576.
- YIN, X. & STRUIK, P. C. 2018. The Energy Budget in C4 Photosynthesis: Insights from a Cell-Type-Specific Electron Transport Model. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 986–998.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4th. ed. New Jersey, USA: Prentice Hall.
- ZENNI, R. D. & ZILLER, S. R. 2011. An overview of invasive plants in Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 34, n. 3, p. 431–446.
- ZULOAGA, F.; MORRONE, O.; DAVIDSE, G. & PENNINGTON, S. 2007. Classification and Biogeography of Panicoideae (Poaceae) in the New World. **Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany**, v. 23, n. 1, p. 503–529.