

Talita Marques Zupo

Invasão, competição e uso de recursos por uma gramínea nativa e uma gramínea invasora do Cerrado.

Invasion, competition and resource use by a native and invasive grass in the Brazilian savannas.

São Paulo

2010

Talita Marques Zupo

Invasão, competição e uso de recursos por uma gramínea nativa e uma gramínea invasora do Cerrado.

Invasion, competition and resource use by a native and invasive grass in the Brazilian savannas.

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

Orientador(a): Profa. Dra. Vânia Regina Pivello

São Paulo

2010

Ficha Catalográfica

Zupo, Talita Marques

Invasão, competição e uso de recursos por uma gramínea nativa e uma gramínea invasora do Cerrado.

Número de páginas: 75

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

1. Invasão por plantas 2. Competição 3. Uso de recursos I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a).

Orientador(a)

“livro não esgota assunto, biografia não esgota homem”

Adélia Prado

“desaprender oito horas por dia ensina os princípios”

Manoel de Barros

“não existe o ter vivido. viver é um verbo sem passado”

Mia Couto

Agradecimentos

À Vânia Pivello, pela orientação e paciência.

À FAPESP, pela bolsa concedida.

Ao Prof. Dr. Sergio Tadeu Meirelles, pela ajuda que foi fundamental.

Ao Prof. Dr. Alexandre Adalardo, pelas conversas e soluções estatísticas.

À minha família, pelo apoio e carinho. Mãe, Pai, Pokie, Cá: Amo muito!

À Dona Maria, minha vó, pelo carinho do “bolo de chocolate”!

Aos meus queridos amigos: Maissa, Carol, Camila, Verô, Mazó, Paçoca, Guguinho, Poli, Cris, Monique, Chicão, João, Val, Joanna, Dani, Julie e todos os outros que estão sempre participando da minha vida. Sem vocês eu jamais conseguiria. Obrigada pela amizade, incentivo e pelas preciosas conversas.

Aos meus companheiros e amigos do laboratório: Ana, Alê, Beth, Dani, Leandro, Imma, Gió, Alessandra. A gente sofre, mas se diverte!

A todos que me ajudaram no campo, muito obrigada.

À equipe de funcionários do Parque Estadual do Juquery, essenciais para o desenvolvimento do projeto.

À equipe da biblioteca do IB-USP.

À Dalva Molnar, sempre tirando uma carta da manga e salvando a vida dos alunos.

Índice

| | |
|--|----|
| Resumo | 1 |
| Abstract | 2 |
| Introdução | 3 |
| i. Cerrado e conservação | 3 |
| ii. A vegetação do cerrado e a invasão por gramíneas africanas | 6 |
| iii. Coexistência, competição e uso de recursos | 9 |
| Objetivos | 17 |
| Material e Métodos | 18 |
| i. Área de estudo | 18 |
| ii. Espécies estudadas | 19 |
| iii. Fenologia e testes em sementes | 20 |
| iv. Experimento com plantas envasadas | 21 |
| v. Área foliar | 24 |
| vi. Fluorescência da clorofila | 24 |
| vii. Trocias gasosas | 26 |
| Resultados | 27 |
| i. Fenologia e testes em sementes | 27 |
| ii. Experimento com plantas envasadas | 30 |
| iii. Área foliar | 35 |
| iv. Fluorescência da clorofila | 37 |
| v. Trocias gasosas | 41 |
| Discussão | 44 |
| Conclusão | 61 |
| Referências Bibliográficas | 62 |

RESUMO

No Brasil, várias espécies de gramíneas africanas introduzidas se tornaram importantes invasoras dos cerrados e constituem uma das principais ameaças para a sua biodiversidade. Atributos envolvendo *trade-offs* evolutivos que influenciam na adaptabilidade das espécies - aquisição, alocação e perda de recursos pelas plantas por meio de competição, facilitação, estresse e distúrbio - irão influenciar o desempenho dos indivíduos e a manutenção das populações nas comunidades vegetais. Deste modo, é de extrema importância entender quais os mecanismos que levam uma espécie invasora a ter um desempenho melhor sobre as espécies nativas. Comparações envolvendo características entre espécies exóticas e nativas podem levar a uma melhor compreensão sobre o processo da invasão. Diante disso, este trabalho procurou identificar algumas das estratégias competitivas adotadas por uma gramínea invasora, *Urochloa decumbens*, e por uma gramínea nativa, *Echinolaena inflexa*, em ecossistema de cerrado.

Para verificar aspectos relativos às estratégias de colonização das espécies foram analisadas suas fenologias reprodutivas, as taxas de viabilidade e de germinação das sementes. Em um experimento com plantas envasadas, sementes de ambas as espécies foram semeadas em diferentes proporções relativas uma à outra. Três censos foram realizados durante o período de um ano para avaliar a sobrevivência, crescimento e fecundidade das espécies. Medidas da capacidade fotossintética e das taxas de assimilação foram tomadas para ambas as espécies tanto em parcelas puras quanto em parcelas mistas; também foi quantificada a área foliar específica e total das espécies.

No experimento com as plantas envasadas, quando sementes de ambas as espécies foram colocadas juntas, a nativa teve seu crescimento suprimido pela invasora. Nos tratamentos puros, os indivíduos da espécie nativa cresceram em tamanho, mas somente três se tornaram reprodutivos. No entanto, muitos indivíduos da espécie invasora cresceram em tamanho e se reproduziram em todos os tratamentos, mostrando uma alocação de recursos tanto para crescimento quanto para reprodução. A espécie invasora apresentou uma taxa fotossintética maior, porém ambas as espécies tiveram sua capacidade fotossintética e sua taxa fotossintética reduzida nos parcelas mistas, sugerindo que a competição afeta tanto a espécie nativa como a espécie invasora. Uma vez que a espécie nativa possui área foliar específica menor em relação à espécie invasora, espera-se que ela apresente uma perda menor de nutrientes e, conseqüentemente, uma maior conservação/retenção dos nutrientes, o que favoreceria sua persistência em ambientes como o cerrado. No entanto, com a ocorrência de distúrbios e possíveis alterações na disponibilidade de nutrientes, a gramínea nativa pode ser deslocada pela invasora, que apresenta maior capacidade de colonizar novas áreas por meio de maiores taxas de germinação e estabelecimento; e maior produtividade, apresentando maiores taxas fotossintéticas, sendo mais eficiente no uso do nitrogênio.

ABSTRACT

Many African grasses have been introduced in Brazil and have invaded areas of Brazilian savannas, thus becoming a major threat to the biological diversity of this biome. Traits involving evolutionary trade-offs that influence the species adaptive strategies, such as differences in nutrient uptake, nutrient loss and biomass allocation in response to plant competition and facilitation, and environmental stress and disturbance, will influence individual performance and population maintenance in plant communities. Therefore, it is extremely important to identify the mechanisms associated with invasiveness that lead to a better performance of exotic species over co-occurring natives. Comparisons involving traits of both native and exotic species may lead to a better understanding concerning the success of invasions. This study sought to recognize possible competitive strategies adopted by an invasive grass, *Urochloa decumbens*, and a native grass, *Echinolaena inflexa*, in a Brazilian savanna.

In order to identify aspects relative to their colonization strategies, the reproductive phenologies and seed viability and germination rates of both species were analyzed. An experiment with potted plants was performed where seeds of both species were sown in different relative proportions to each other. Three censuses were carried out during a period of 12 months to evaluate survival, growth and fecundity of both species. Gas exchange and chlorophyll fluorescence were quantified for each species in pure and mixed stands in the field; total and specific leaf area for both species were also measured.

In the potted experiment, when seeds of both species were sown together, the growth of the native species was suppressed by the exotic species. In pure treatments, however, individuals of the native species grew in size, but only 2% reproduced. On the other hand, individuals of the exotic species grew in size and reproduced in all treatments, demonstrating that this species allocated enough resources for both growth and reproduction. The photosynthetic rates were greater for the invasive species, however, in mixed stands, both species had their photosynthetic rates and capacities decreased. The smaller specific leaf area of the native species suggests lower rates of nutrient loss than the invasive species, which would favor its persistence in nutrient poor environments, as the Brazilian savannas. Yet, with the occurrence of disturbances and variable nutrient availabilities, the native species might be displaced by the invasive species, since the latter possesses traits leading to a higher competitive ability in such conditions.

INTRODUÇÃO

Cerrado e conservação

Há, atualmente, crescente interesse e preocupação nacional e internacional com as mudanças ambientais globais e com a perda da biodiversidade. O Brasil possui uma das maiores biodiversidades mundiais, sendo o cerrado brasileiro considerado um dos *hotspots* de biodiversidade mundial (Myers *et al.* 2000). O cerrado é o segundo maior bioma brasileiro - perdendo em área somente para a Amazônia - ocupando, originalmente, uma área de 2 milhões de km², aproximadamente 22% do território do país (Klink & Machado 2005).

Os fatores que, em geral, determinam a distribuição do cerrado são: precipitação sazonal, fertilidade e drenagem do solo, e o regime do fogo (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Sua área nuclear é o grande Planalto Central Brasileiro, ocorrendo, também, em áreas periféricas menores (Coutinho 1990). O cerrado abrange, em área contínua, o Distrito Federal, os estados de Goiás e Tocantins, e parte da Bahia, Ceará, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Piauí, Rondônia e São Paulo. Também ocorre em áreas disjuntas: ao norte, nos estados do Amapá, Amazonas, Pará e Roraima; e ao sul, em pequenas manchas no Paraná (Ribeiro & Walter 1998) (Figura 1).

O solo ácido e pobre em nutrientes, bem como o difícil acesso a muitas áreas da região restringiu o uso das áreas de cerrado durante muitos anos. Foi só a partir de 1950, com a construção de estradas pelo Centro-Oeste do Brasil e com a mecanização da agricultura, que estas regiões passaram a ser intensamente ocupadas (Cavalcanti & Joly 2002). No começo dos anos 90, 67% das regiões de cerrado haviam sido transformadas por atividades antrópicas e, atualmente, estima-se que até 80% dessas áreas tenham sido afetadas pela expansão agrícola e pecuária e pela exploração dos produtos nativos (Myers *et al.* 2000). Grande parte dessa área foi transformada em monoculturas, principalmente de soja, e em pastagens com

gramíneas africanas, especialmente braquiárias (do gênero *Urochloa*) (Klink & Machado 2005). Atualmente, a destruição das áreas de cerrado continua de forma acelerada, com taxas anuais de desmatamento bastante elevadas (Klink & Moreira 2002). No estado de São Paulo, a área de cerrado foi reduzida de 14% (3,4 milhões de hectares) para 0,84 % (211 mil hectares) (Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo 2009).

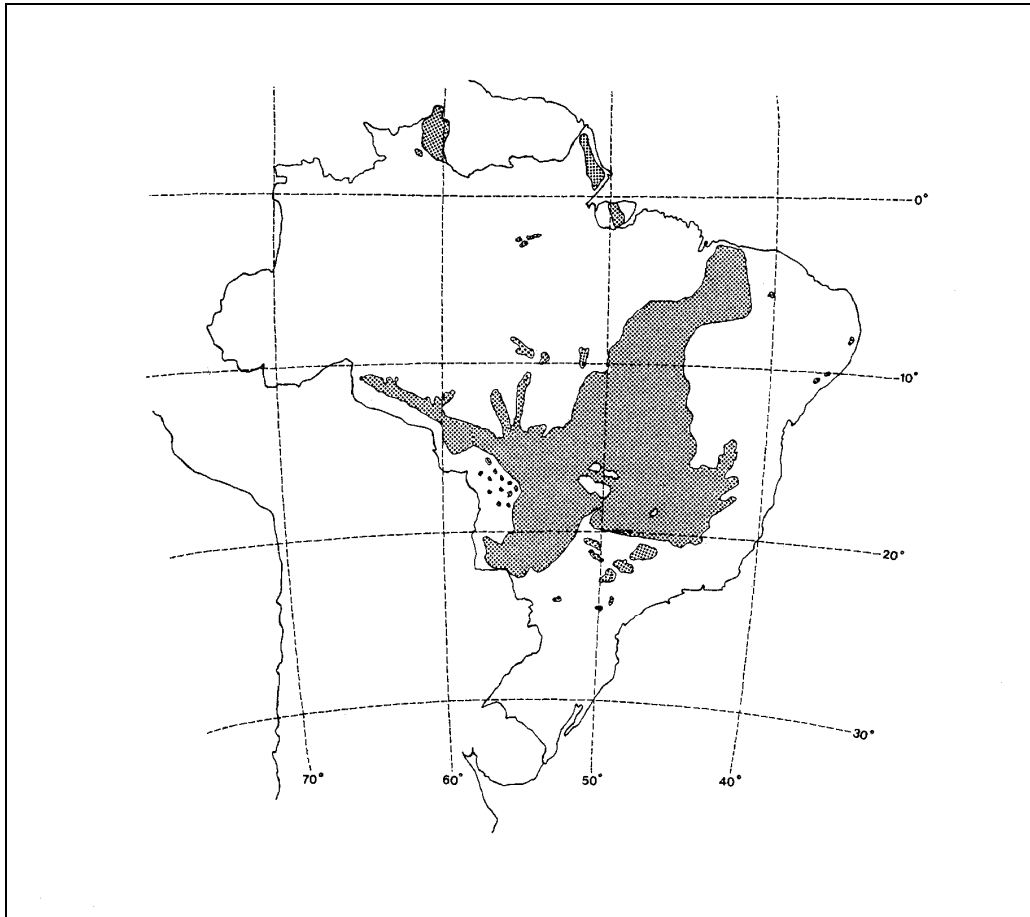


Figura 1: Distribuição do cerrado no Brasil. As áreas do domínio encontram-se em cinza (extraído de Coutinho, 1990).

Uma das consequências mais marcantes e graves do processo de expansão agrícola no Brasil é a fragmentação florestal, definida por Murcia (1995) como a substituição de grandes áreas de mata nativa por outro tipo de ecossistema deixando manchas isoladas de mata nativa. A fragmentação florestal gera aumento do número fragmentos, diminuição de seus

tamanhos e aumento do grau de isolamento; também resulta em perda de hábitat e é uma das principais causas da diminuição da biodiversidade (Turner 1996, Laurance & Bierregaard 1997).

Atualmente, a área destinada para a conservação deste bioma em unidades de conservação federais, que são as de maior extensão, é cerca de 33.000 km², ou seja, somente 2,2% do total original (Klink & Machado 2005). Poucas são as unidades de conservação com áreas significativas, onde o cerrado é o bioma dominante. Entre elas estão o Parque Nacional das Emas, o Parque Nacional Grande Sertão Veredas, o Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, o Parque Nacional Serra da Canastra, o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros e o Parque Nacional de Brasília e o Parque Estadual do Jalapão (Coutinho 2002). Os estados do Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo e a região do Triângulo Mineiro são as regiões onde há os maiores impactos antrópicos, onde de 50% a 92% da área de cerrado destas regiões sofre grandes pressões pelo uso e ocupação da terra (Cavalcanti & Joly 2002).

Devido à grande ameaça que o cerrado vem sofrendo, muitas iniciativas visando à conservação deste bioma vêm surgindo. A Fundação Pró-Natureza, em conjunto com outras instituições, organizou um *workshop*, em 1997, para definir áreas prioritárias para a conservação do cerrado. Estas áreas foram selecionadas de acordo com: distribuição de espécies endêmicas, raras, ameaçadas e migratórias; espécies de valor econômico ou cultural; riqueza e composição das comunidades biológicas; fatores abióticos e da paisagem cruciais para a conservação da biodiversidade (Cavalcanti & Joly 2002). Em 2004, o Ministério do Meio Ambiente, baseado nos resultados do *workshop* mencionado acima, propôs um programa de conservação do cerrado – Programa Cerrado Sustentável -, que visava integrar ações de conservação em regiões onde a atividade agropecuária é intensa (Klink & Machado 2005).

Mais recentemente, a Assembleia Legislativa do Estado de São Paulo aprovou a Lei de Proteção ao Cerrado (Lei Estadual nº 13.550/2009), que dispõe sobre a utilização e proteção da vegetação nativa do bioma cerrado no estado de São Paulo, sendo a primeira norma do gênero

no país, com critérios mais severos que o próprio Código Florestal Brasileiro no que diz respeito à sua utilização e preservação (Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo 2009). No entanto, continua sendo um desafio tanto para o governo, quanto para as demais instituições dedicadas à preservação deste bioma, conciliar o uso e ocupação da terra com a conservação. E, apesar da legislação mais severa no estado de São Paulo, aprimorar as ações de fiscalização ainda é uma meta a ser alcançada.

Além disso, demarcar uma unidade de conservação e protegê-la dali em diante não garante que, em longo prazo, serão preservadas as espécies presentes e as funções ecológicas e evolutivas do ecossistema. Um planejamento ambiental visando ao manejo e à conservação dessas áreas deve ser feito de maneira adequada, embasado no conhecimento já existente sobre as espécies, os habitats e a funcionalidade dos ecossistemas. Entre as maiores ameaças à biodiversidade do cerrado estão: a degradação do solo, com perda de camadas devido a processos erosivos – podendo resultar em assoreamento de rios e represa - e a dispersão de espécies exóticas - principalmente de gramíneas africanas usadas em pastagens (Klink & Machado 2005, Korman & Pivello 2005).

A vegetação do cerrado e a invasão por gramíneas africanas

O bioma cerrado é constituído por uma variedade de fitofisionomias, que formam um gradiente de adensamento e altura da vegetação, sendo elas: campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão (Coutinho 1990, Oliveira-Filho & Ratter 2002) (Figura 2). Em solos de maior fertilidade e/ou maior disponibilidade hídrica, as fisionomias do cerrado tendem a ser substituídas por fisionomias florestais (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Além disso, fatores edáficos como a acidez e a disponibilidade de potássio, cálcio, magnésio e alumínio são determinantes para a distinção entre fitofisionomias sobre solos mesotróficos e

distróficos: a maior acidez do solo está relacionada com a ocorrência de espécies menos exigentes quanto ao teor nutricional, enquanto que, em locais onde há uma maior disponibilidade de elementos como cálcio e potássio ocorrem espécies mais exigentes quanto ao estado nutricional do solo (Moreno *et al.* 2008).

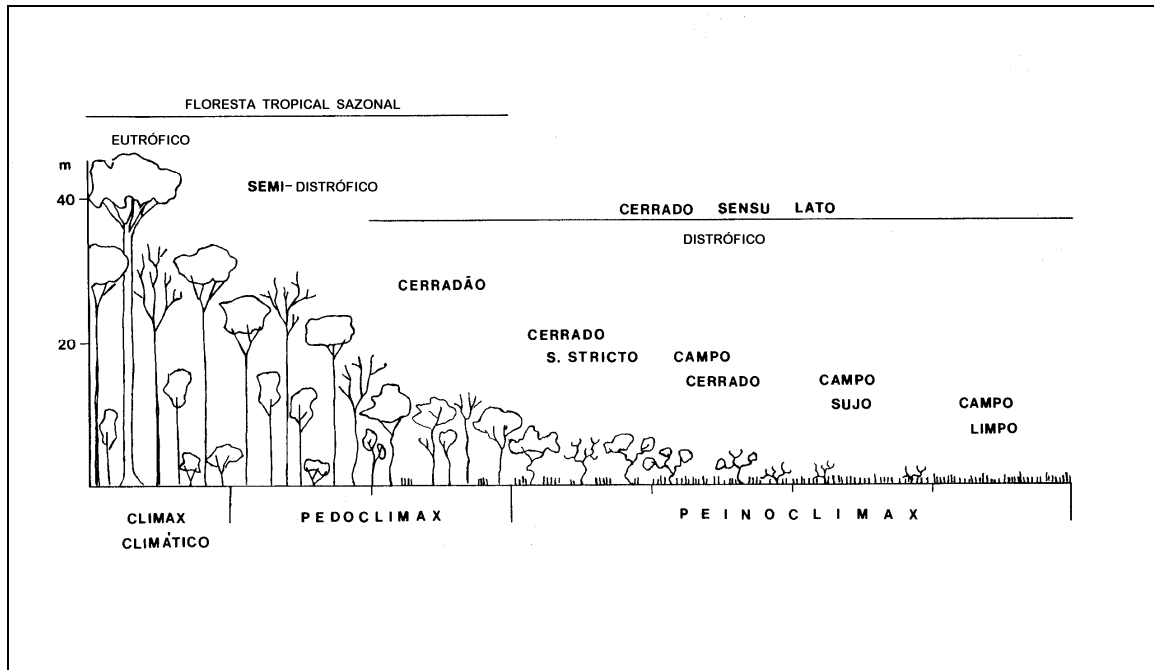


Figura 2: Perfil-diagrama representando o gradiente de fisionomias da vegetação do cerrado (extraído de Coutinho, 1990).

Um aspecto importante da vegetação do cerrado é a coexistência, em muitas fitofisionomias, de espécies arbóreas, arbustivas, subarbustivas e herbáceas (Haridasan 2008). Além disso, o cerrado é a savana tropical mais diversa do mundo e 44% de sua flora é endêmica (Klink & Machado 2005).

No cerrado *sensu stricto*, as famílias com maior número de espécies são Fabaceae (153 spp.), Malpighiaceae (46 spp.), Myrtaceae (43 spp.), Melastomataceae (32 spp.) e Rubiaceae (30 spp.); no entanto, em muitas áreas, Vochysiaceae seria a família dominante,

principalmente devido à abundância de três espécies de *Qualea* (pau - terra) (Oliveira-Filho & Ratter 2002). A comunidade de plantas herbáceas atinge sua maior diversidade nas fisionomias abertas do cerrado, sendo Fabaceae (780 spp.), Asteraceae (560 spp.), Poaceae (500 spp.) e Orchidaceae (495 spp) as famílias com maior número de espécies (Filgueiras 2002).

Nas fisionomias abertas, as gramíneas perenes constituem o grupo de espécies mais frequente e as principais contribuintes para a biomassa total (Almeida 1995, Silva & Ataroff 1985), sendo a *Echinolaena inflexa* uma das espécies mais abundantes (Mendonça *et al.* 1998). Estas gramíneas perenes, dominantes nas fisionomias abertas do cerrado, apresentam estratégias adaptativas relacionadas com diferentes atributos morfológicos e fisiológicos - como diferenças na alocação de recursos, no acúmulo de biomassa morta durante a seca, na taxa fotossintética, no padrão de crescimento vegetativo e na fenologia reprodutiva que contribuem para seu sucesso nestas regiões (Silva & Ataroff 1985, Sarmiento 1992).

As gramíneas africanas foram introduzidas nas savanas neotropicais, principalmente para fins forrageiros, onde se tornaram invasoras, deslocando gramíneas nativas em diversas áreas da América do Sul (Silva & Ataroff 1985, Baruch *et al.* 1985, Sarmiento 1992, Baruch *et al.* 1999, Pivello *et al.* 1999 a,b). No Brasil, várias dessas espécies foram introduzidas no cerrado, especialmente nas fisionomias mais abertas, sendo encontradas, inclusive, na maioria das unidades de conservação criadas para proteger o cerrado (Pivello *et al.* 1999 a,b). Aqui, estas gramíneas encontraram condições ecológicas bastante favoráveis para sua dispersão e, conseqüentemente, invadiram ambientes naturais de cerrado, cujas condições climáticas estacionais assemelham-se aos seus habitats de origem: as savanas africanas. Além disso, a maioria das gramíneas africanas apresenta o metabolismo fotossintético C₄, com melhor desempenho em ambientes abertos, com alta intensidade de radiação, temperaturas elevadas e períodos secos, como é o caso do cerrado (Souza *et al.* 2005). Dentre as espécies invasoras,

pode-se citar *Hyparrhenia rufa* (capim-jaraguá), *Urochloa* spp. (capim-braquiária), *Panicum maximum* Jacq. (capim-colonião) e *Melinis minutiflora* Beauv. (capim-gordura) (Parsons 1972).

Em geral, a história de introdução destas gramíneas no continente americano não é muito conhecida, mas sabe-se que algumas espécies chegaram com os navios negreiros vindos da África no período colonial (Parsons 1972). No caso de *Urochloa decumbens*, no entanto, sabe-se que ela foi introduzida no Brasil em meados de 1950, para a formação de pastagens, substituindo outras gramíneas africanas por ser mais resistente ao pastejo e pisoteio (Kissmann 1997).

Coexistência, Competição e Uso de Recursos

Muitas espécies de gramíneas coexistem nas savanas do Brasil, Venezuela e África. O foco da maior parte das ideias relativas à diversidade e manutenção das espécies em uma comunidade é a coexistência de espécies. Os modelos de competição de plantas visam explicar a diversidade de espécies, identificando as circunstâncias em que espécies competidoras conseguem coexistir (Chesson 2000, Gurevitch *et al.* 2002). A coexistência de espécies pode ser considerada estável ou instável, sendo que, em uma coexistência estável, a densidade das espécies não demonstra tendências em longo prazo, ou seja, se a densidade das espécies diminui, ela tende a se recuperar (Chesson 2000); em uma coexistência instável, não há tendências para recuperação e as espécies não são mantidas no sistema por longos períodos, no qual se acredita que todas as espécies têm o mesmo fitness médio, não havendo diferenças entre as espécies (Hubbell 1997, Chesson 2000).

A coexistência estável pode ser quantificada pelas taxas com as quais a densidade das populações de uma comunidade aumenta. O modelo clássico de Lotka-Volterra prevê que a coexistência estável entre duas espécies irá ocorrer se a espécie limitar mais seu crescimento populacional, através de competição intraespecífica, do que o crescimento populacional da

espécie competidora, através de competição interespecífica; isso irá ocorrer quando cada espécie ocupar nichos diferentes (Chesson 2000, Silvertown 2004). Apesar de simplificado, o modelo Lotka-Volterra pode ser bastante útil na discussão de princípios básicos, auxiliando na interpretação e descrição de modelos mais sofisticados.

Para Chesson (2000), a coexistência estável pode ser explicada utilizando critérios da *invasibilidade*, onde é necessário que cada espécie consiga aumentar sua densidade na presença do resto da comunidade; ou seja, uma espécie cuja densidade está baixa, precisa ter uma taxa de crescimento per capita (r_i) positiva para aumentar sua densidade. Para que isto ocorra, uma determinada espécie precisa se distinguir das demais de maneira ecologicamente significativa, por diferenças no *fitness* e/ou diferenças de nicho. Os mecanismos que reduzem a magnitude das diferenças no *fitness* são chamados de mecanismos equalizadores, enquanto aqueles que aumentam a magnitude do fator estabilizador são chamados de mecanismos estabilizadores, que surgem quando há diferenças de nichos (Chesson 2000). As diferenças de nicho e as diferenças de *fitness* têm efeitos opostos nos resultados da competição. Diferenças de nicho, ou mecanismos estabilizadores, levam as espécies a limitar mais elas mesmas do que limitar seus competidores, favorecendo a coexistência. Nem todas as diferenças entre espécies são diferenças de nicho; somente aquelas que levam a um aumento na taxa de crescimento per capita quando a espécie se torna rara. Diferenças no *fitness* são aquelas diferenças entre espécies que levam a dominância competitiva de uma espécie sobre outra e não dependem da densidade das espécies. Ao invés de estabilizar a coexistência, diferenças no *fitness* podem levar à exclusão competitiva, situação em que as espécies com maior *fitness* médio deslocaram os demais competidores na ausência de diferenças de nicho. No entanto, na presença de diferenças de nicho, ou mecanismos estabilizadores, a coexistência das espécies é possível (Chesson 2000, MacDougall *et al.* 2009).

Já é certo que competição interespecífica é um fator determinante na estrutura e dinâmica de comunidades de plantas, no entanto, ainda há muito debate acerca de como isto ocorre. Há muita discussão referente à importância da competição interespecífica em ambientes férteis e em ambientes pobres (Grime 1977, Tilman 1982), à alocação de biomassa e à importância dos mecanismos de competição entre estruturas aéreas e raízes (Aerts 1999, Cahill Jr. 2003, Gurevitch *et al.* 2002). Muito da literatura acerca de competição é dominada pelo debate Grime-Tilman.

Para Grime (1977), grande parte da variação nas respostas adaptativas das plantas pode ser explicada ao considerarmos a importância da produtividade do habitat e da frequência e severidade dos distúrbios. A teoria de Grime propõe que a competição (habilidade de capturar recursos na presença de vizinhos) atinge seu máximo de importância em circunstâncias nas quais a quantidade de recursos é suficiente para permitir que indivíduos cresçam rapidamente, já que estes têm a capacidade de monopolizar os recursos, investindo e redistribuindo-os de maneira a permitir uma alta dinâmica de suas raízes e partes aéreas. Já em circunstâncias onde os recursos são limitantes, as estratégias adaptativas selecionadas serão aquelas que promoverem a conservação e preservação dos recursos capturados.

Para Tilman (1982, 1985), a competição pelos recursos se mantém igualmente importante em ambientes pouco férteis, onde as plantas nestas condições serão bem sucedidas quando conseguirem exaurir a quantidade de nutrientes para níveis nos quais outras espécies (mais exigentes) não possam obtê-los de maneira suficiente. Essa concentração mínima para a qual uma espécie reduz os recursos, tornando inviável a manutenção de outras espécies, foi chamada de R^* . Ou seja, R^* é a concentração para a qual um recurso limitante é reduzido por uma população que atingiu sua capacidade máxima; portanto, R^* é a concentração necessária de um determinado recurso para que aquela espécie consiga sobreviver. Assim, se as espécies estiverem limitadas pelo mesmo recurso, aquela com o

menor R^* irá deslocar as demais espécies (Tilman 1985). Ainda, devido à separação física entre os recursos aéreos e subterrâneos, as plantas precisam lidar com um *trade-off* inevitável entre suas habilidades para competir pelos recursos: para obter mais de um recurso, a planta tem que alocar mais biomassa para as estruturas envolvidas na aquisição daquele recurso em detrimento de outras estruturas envolvidas na aquisição de outros recursos.

Ambas as teorias de Grime (1977) e de Tilman (1982) envolvem aquisição, alocação e perda de recursos pelas plantas por meio de competição, facilitação, estresse, distúrbio e dispersão, e ambos os autores exaltam a importância de *trade-offs* evolutivos diferenciando as espécies. Além disso, os dois autores consideram que características das espécies, aquisição e alocação de recursos, e o efeito de distúrbios nos indivíduos são essenciais para entender os padrões de diversidade. No entanto, ambas as teorias apresentam inconsistências e permanecem incompletas (Aerts 1999, Chesson 2000, Craine 2005). Apesar de não serem suficientes para explicar a competição por recursos, elas se complementam na tentativa de compreender a coexistência das espécies e seus agrupamentos em comunidades, além de servirem como um importante ponto de partida na construção de novas teorias (Craine 2005).

Diferenças ecológicas entre espécies de plantas vasculares terrestres surgem devido às diferentes formas de aquisição de recursos, e não no uso de recursos “alternativos”. A construção, tempo de vida e alocação de recursos entre folhas, caules, raízes e sementes variam entre espécies. Esta variação pode se dar em algumas dimensões que irão afetar suas estratégias ecológicas: a maneira pela qual uma espécie retém carbono durante seu crescimento vegetativo e garante a transmissão de seus genes (Westoby *et al.* 2002). É uma tarefa difícil distinguir os atributos que possuem potenciais significativos na influência do estabelecimento, sobrevivência e fitness das espécies; o reconhecimento de estratégias adaptativas é o objetivo de vários estudos na ecologia vegetal e tem sido uma das questões mais debatidas (Grime 2001, Westoby *et al.* 2002, Reich *et al.* 2003, Craine 2005).

Para Grime (2001), estratégia pode ser definida como um agrupamento de características genéticas análogas ou similares que ocorrem nas espécies ou populações causando similaridades ecológicas entre elas; para Westoby (1998), o termo estratégia é usado para explicar como uma espécie mantém sua população e deve ser pensado ao longo de gerações, operando na presença de espécies competidoras, em diversos ambientes e paisagens que sofrem distúrbios.

Na ecologia vegetal, os diferentes esquemas de estratégias ecológicas de plantas propostos podem ser resumidos em três principais linhas de pensamento: em uma delas as estratégias das espécies estão baseadas nas distribuições (nicho realizado) em um ou mais gradientes ambientais; outra vertente clássica é a fisionômica, onde se encaixa o esquema das formas de vida de Raunkiaer (1934), baseado na localização das gemas; e, uma terceira vertente propõe esquemas onde espécies são separadas em categorias de acordo com as oportunidades ecológicas exploradas em uma paisagem. Nesta última vertente está o modelo estrategistas r-k que distingue as oportunidades baseando-se na densidade das espécies, esquemas que focam em ciclos sucessionais (pioneiras, iniciais, tardias, etc.), esquemas que focam em potenciais de reestabelecimento após distúrbio ou pastejo, entre outros que utilizam mais de uma dimensão de variação entre espécies (Westoby 1998, Westoby *et al.* 2002).

Considerando que a disponibilidade dos recursos pode ser uniforme no espaço e tempo ou disponível em pulsos e manchas, Craine (2005) propôs seis cenários para competição por luz e por nutrientes, três para cada recurso, na tentativa de reconciliar as teorias de competição por plantas propostas por Grime (1977) e Tilman (1982). Em cada cenário, Craine (2005) destacou determinadas estratégias de crescimento e determinados atributos - como ponto de compensação por luz, área foliar, taxas fotossintéticas, extensão das

raízes e densidade dos tecidos - para caracterizar as espécies que serão favorecidas em cada condição, de acordo com a disponibilidade e o fornecimento dos recursos.

Já Westoby (1998), propôs um esquema de estratégias baseado em três eixos que refletem *trade-offs* ecologicamente significativos na maneira como as espécies lidam com os fatores bióticos e abióticos dos ambientes. Os três eixos são: área foliar específica, altura do dossel e peso das sementes, por isso é chamado de esquema “folha-altura-semente”. O objetivo deste autor foi determinar dimensões que, além de serem ecologicamente significativas, também fossem fáceis de medir, sem que se gastasse muito tempo ou dinheiro, e que fossem objetivas, no intuito de estabelecer um compêndio entre as diversas paisagens do mundo.

A área foliar específica (i.e. área por unidade de massa seca) é uma característica morfológica que reflete *trade-offs* de grande importância ecológica, demonstrando como as espécies lidam com determinadas condições ambientais e com a presença de competidores; seus valores podem variar de 3 a 50 vezes entre espécies que coexistem (Westoby 1998, Westoby *et al.* 2002). Espécies com área foliar específica pequena tendem a atingir tempos de vida foliar maiores, uma correlação consistente nos diferentes biomas e formas de vida (Reich *et al.* 1997, Wright *et al.* 2004). Este espectro, área foliar específica e tempo de vida foliar, constitui um *trade-off* entre potencial de retorno por área foliar e duração do retorno (Westoby 1998, Westoby *et al.* 2002).

O tamanho das sementes e o número de sementes constituem um *trade-off* clássico: quanto maior o tamanho da semente, menor o número de sementes que serão produzidas pela espécie; e, por outro lado, quanto menor o tamanho da semente produzida pela espécie, maior o número de sementes produzidas (Crawley 1997, Rees *et al.* 2001). Para que uma espécie possa persistir em determinado ambiente, ela tem que ser capaz de colonizar espaços vazios tão logo eles apareçam (após a morte de outros indivíduos, por exemplo). Assim,

analisar a produção de sementes é fundamental para compreender o potencial de colonização entre espécies em uma comunidade (Westoby *et al.* 2002).

Todos estes atributos envolvendo *trade-offs* evolutivos diferenciando as espécies - aquisição, alocação e perda de recursos pelas plantas por meio de competição, facilitação, estresse e distúrbio - irão influenciar o desempenho dos indivíduos e a manutenção das populações nas comunidades vegetais.

Considerando que as invasões biológicas constituem uma das mais sérias ameaças à biodiversidade mundial, é de extrema importância entender quais os mecanismos que levam uma espécie invasora a ter um desempenho melhor sobre as espécies nativas. A invasão por gramíneas exóticas é consideravelmente preocupante, pois elas possuem características que favorecem a invasão, como grande capacidade de dispersão por reprodução vegetativa, produção de muitas sementes, alta capacidade de germinação e ciclo reprodutivo rápido (D'Antonio & Vitousek 1992, Baruch *et al.* 1985, Baruch *et al.* 1989, Klink 1996, Freitas 1999).

Uma vez que a invasão pode ser facilitada em ambientes onde há alta disponibilidade de recursos - o que ocorre após um distúrbio, ou quando há baixo consumo dos recursos pela comunidade nativa (Davis *et al.* 2000) - a dominância da espécie exótica poderá persistir, mesmo quando não houver mais o distúrbio inicial, se ela for uma competidora superior ou se as nativas que forem competitivas forem espécies raras ou com recrutamento limitado (Bolker & Pacala 1999, Seabloom *et al.* 2003). No entanto, ambientes pobres em nutrientes, como é o caso do cerrado, também sofrem invasões por espécies exóticas (Funk & Vitousek 2007). Nesses ambientes, para persistir e eventualmente deslocar as espécies nativas, as espécies exóticas precisam aumentar a disponibilidade de recursos no ambiente, promover distúrbios que aumentem a disponibilidade de recursos, ou ser mais eficientes no uso e aquisição os recursos limitantes (Funk & Vitousek 2007).

MacDougall *et al.* (2009) enfatizam que o sucesso da invasão pode resultar de diferenças de *fitness* que favoreçam a dominância da espécie invasora ou de diferenças de nicho que permitam o estabelecimento da espécie invasora apesar de um *fitness* médio menor, já que estas diferenças têm efeitos opostos nos resultados da competição. É provável que a espécie invasora possua características que a diferem quantitativamente das espécies nativas (Ehrenfeld 2003, Funk & Vitousek 2007). Características da história de vida da espécie são aquelas que afetam diretamente o *fitness* dos indivíduos. Para plantas, estas características incluem número de sementes produzidas, tamanho das sementes, dormência das sementes, padrões de crescimento, estrutura das raízes, tamanho ou idade na primeira reprodução, e estratégia reprodutiva. Tudo isso pode ser importante no sucesso da invasão, pois influencia o crescimento e a dinâmica populacional da espécie, a persistência da espécie em um ambiente, a habilidade competitiva da espécie, a variação genética e a tolerância à variação das condições ambientais (Williamson & Fitter 1996, Lonsdale 1999, Myers & Bazely 2003, Rejmanek *et al.* 2005).

Outros fatores influentes no sucesso do processo de invasão se referem à plasticidade fenotípica das espécies e à habilidade delas competirem pelos recursos de maneira mais eficiente (uso de mais recursos com menor custo de carbono), especialmente quando certas características da história de vida da espécie invasora e da nativa são parecidas (Sakai *et al.* 2001). Muitos estudos que analisaram aspectos morfológicos e fisiológicos associados à invasão mostram que as espécies invasoras têm taxa de crescimento relativo maior, área foliar específica maior e taxa fotossintética máxima maior, além de possuírem custo respiratório menor do que o das espécies nativas; isso tudo leva a um maior sucesso competitivo (Baruch & Goldstein 1999, Williams & Baruch 2000, Smith & Knapp 2001, McDowell 2002). Além de competir com as espécies nativas pelos recursos, as espécies invasoras podem apresentar maior tolerância a condições estressantes e isso pode estar relacionado com a persistência e disseminação destas espécies no ambiente invadido (Allred *et al.* 2010). Além disso, espécies

invasoras que estão livres de patógenos e herbívoros específicos do ecossistema invadido podem alocar mais recursos para crescimento e reprodução, em detrimento de investimentos nos mecanismos de defesa (Blossey & Notzold 1995, Baruch & Goldstein 1999, Colautti *et al.* 2004).

Objetivos

Abordagens comparativas, entre espécies invasoras e espécies nativas (ou entre espécies invasoras e não invasoras do mesmo local de origem) têm se mostrado úteis para compreender quais características da espécie invasora favorecem o sucesso da invasão (Smith & Knapp 2001, Baruch & Jackson 2005, Niu *et al.* 2006). Assim, este trabalho procurou identificar algumas das estratégias competitivas adotadas por uma gramínea invasora e por uma gramínea nativa do cerrado. Uma vez que essas espécies possuem formas de vida similares, este estudo examinou características morfológicas, fisiológicas e reprodutivas das espécies que podem favorecer a coexistência ou levar a uma melhor habilidade competitiva.

Mais especificamente, este estudo procurou responder às questões abaixo.

- a) Há diferenças na sobrevivência, crescimento e esforço reprodutivo das espécies?
- b) Há diferenças nas estratégias de colonização de áreas, com taxas de viabilidade e de germinação maiores para a espécie invasora?
- c) A espécie invasora possui estratégia mais eficiente para a aquisição de recursos, com maiores capacidade fotossintética, taxa fotossintética e área foliar?

Material e Métodos

Área de Estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual do Juquery, uma área de cerrado situada ao norte da região metropolitana de São Paulo, no município de Franco da Rocha (aproximadamente 23°21'S, 46°42'W) (Figura 3). O Parque ocupa uma área de 1.927,70 ha, a uma altitude em torno de 900 m, estando seu ponto mais alto a 942 m (Figueiredo *et al.* 2000). Em sua maior parte, é formado por campo limpo; nas encostas ocorre a floresta estacional semidecidual. O clima da região é do tipo Cwa, segundo Köppen (1948), caracterizado por inverno seco e verão quente. A estação meteorológica ativa mais próxima da área de estudo está localizada a 16 km, em linha reta. Nos últimos dois anos, as temperaturas médias registradas foram entre 23 e 25°C no verão e entre 16 e 19°C no inverno e a precipitação anual foi de 1173 mm em 2008 e 1347 mm em 2009, sendo que há meses durante a estação seca em que a precipitação é zero.

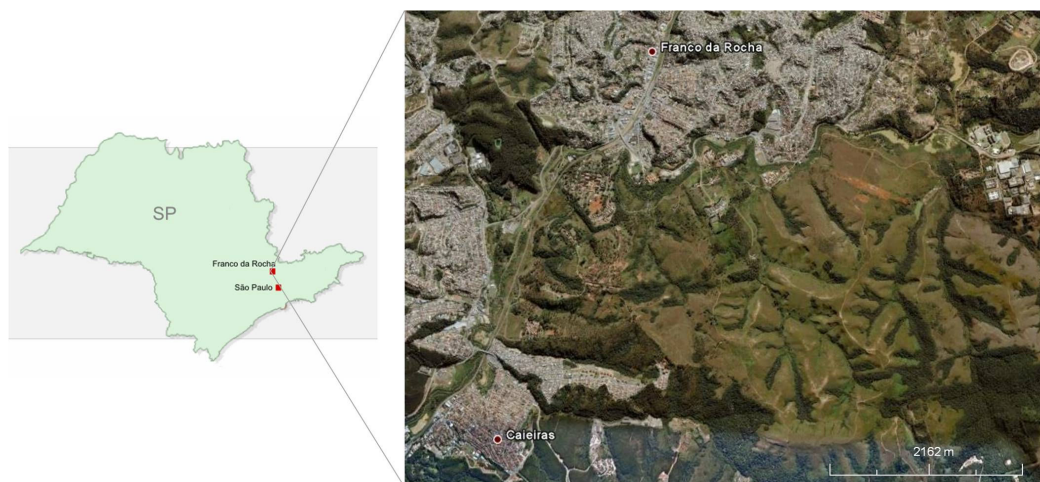


Figura 3: Ilustração da área de estudo (Parque Estadual do Juquery, Franco da Rocha, SP). Fonte: Google Earth

Espécies estudadas

Ambas as espécies estudadas pertencem à família Poaceae (Gramineae).

Urochloa decumbens Stapf (= *Brachiaria decumbens*) - capim-braquiária

Originária da África do Sul, esta gramínea tem metabolismo C₄ e foi introduzida no Brasil em meados de 1950 para formação de pastagens, sendo economicamente importante como forrageira, já que resiste ao pastejo intensivo e ao pisoteio (Kissmann 1997).

Formam touceiras robustas e perenes, que atingem até 1m de altura, eretas, pouco radicantes a partir dos nós, com rizomas curtos, contidos nas touceiras, folhas rígidas e esparsamente pilosas. Esta espécie se adapta bem aos solos do Cerrado e é considerada infestante e agressiva (Kissmann 1997).

Echinolaena inflexa (Poiret) Chase

Esta gramínea é uma espécie C₃, rizomatosa ou estolonífera, perene, atinge de 20 a 50 cm de altura e é comumente encontrada na América do Sul (Clayton *et al.* 2009), sendo abundante nos cerrados brasileiros (Mendonça *et al.* 1998).

Sua reprodução é regida pelas chuvas. Martins & Leite (1997) verificaram que esta espécie floresce no início da estação chuvosa (dezembro) e as sementes são liberadas até outubro. Entretanto, o início e o fim do ciclo reprodutivo da espécie pode variar em diferentes regiões, devido a variações de temperatura e umidade entre as regiões.

Fenologia

Cinquenta indivíduos de *E. inflexa* e *U. decumbens* foram marcados em uma área do Parque Estadual do Juquery. Os indivíduos foram acompanhados mensalmente, a partir de agosto de 2009 até julho de 2010, a fim de se observar aspectos da fenologia reprodutiva das espécies. As fenofases detectadas foram: florescimento, frutificação, dispersão das cariopses e ramos vegetativos.

Testes em sementes

Em abril de 2009, sementes de *E. inflexa* e *U. decumbens* foram coletadas no campo para serem utilizadas nos testes de viabilidade e germinação. No entanto, as sementes de *U. decumbens* coletadas no campo estavam infectadas por fungos e, portanto, outras sementes desta espécie foram adquiridas comercialmente de um produtor em Campinas, SP. Essas sementes foram coletadas manualmente pelo produtor no chão de uma plantação de *U. decumbens*. As sementes de ambas as espécies foram triadas e só as sementes cheias (íntegras) foram utilizadas nos experimentos. Os testes de viabilidade e de germinação foram realizados em setembro de 2009, cinco meses após a coleta. Durante esse tempo, as sementes foram armazenadas em sacos de papel.

Viabilidade

Seguindo a metodologia descrita pelo Ministério da Agricultura (1992), utilizou-se o teste de Tetrazolium para verificar a viabilidade das sementes. O teste de Tetrazolium baseia-se na atividade das enzimas desidrogenases, que catalizam as reações respiratórias nas mitocôndrias, reduzindo o sal de Tetrazolium (2, 3, 5 trifenil cloreto de Tetrazolium - TCT) nos tecidos vivos. Quando a semente é imersa na solução de Tetrazolium, esta é difundida através dos tecidos, ocorrendo nas células vivas a reação de redução, que resulta na formação de um composto vermelho, estável e não-difusível, conhecido por trifenilformazan. A redução do TCT

em trifenilformazan indica que há atividade respiratória nas mitocôndrias, o que significa a viabilidade dos tecidos (Vieira & Carvalho 1994).

Para a determinação da viabilidade, foram separadas, ao acaso, 100 sementes do lote de sementes íntegras de ambas as espécies. As sementes foram hidratadas em banho-maria a 30 graus, durante 6 horas, afim de amolecê-las e estimular seu metabolismo. Posteriormente, foram cortadas ao meio e colocadas em solução aquosa de sal Tetrazolium a 0,075% e em banho-maria a 40°C, por 1 hora (Novembre *et al.* 2006). O próximo passo foi a contagem das sementes que apresentavam os embriões corados (avermelhados), resultado da reação com a solução de Tetrazolium, indicando a viabilidade.

Germinação

Foram utilizadas 100 sementes de cada espécie para os testes de germinação, dispostas em quatro placas de Petri com 25 sementes cada. As sementes foram colocadas em papel de filtro dentro das placas e estas foram colocadas dentro de caixas gerbox. Os testes de germinação foram conduzidos em câmeras de germinação, na presença de luz fluorescente branca e a temperatura de 27,5°C. As sementes foram expostas à luz durante 12 horas a cada ciclo de 24 horas. A germinação das sementes foi avaliada a cada três dias, umedecendo-se o substrato quando necessário. Findaram-se essas avaliações um mês após a sementeira, quando já não havia mais sementes germinando. Considerou-se germinada a semente que emitiu no mínimo 2 mm de radícula e/ou coleóptilo.

A germinabilidade (% G) representa a porcentagem de sementes germinadas em relação ao número de sementes dispostas a germinar. O índice de velocidade de germinação (IVG), em que o número de sementes ou plântulas normais é contabilizado a cada dia, foi calculado com base na fórmula (Ferreira & Borghetti 2004):

$$IVG = G_1/N_1 + G_2/N_2 + \dots G_n/N_n,$$

Onde, G é o número de diásporos germinados e N é o número de dias após a semeadura.

Experimento com plantas envasadas

O estudo foi conduzido em quatro conjuntos de seis vasos de 50L. Cada vaso foi preenchido com três quintos de solo coletado do cerrado do Parque Estadual do Juquery, um quinto de terra vegetal e um quinto de vermiculita para dar estrutura ao solo. O solo coletado foi peneirado para extrair as possíveis sementes existentes no banco de sementes do solo.

Em cada conjunto de vasos, o primeiro foi semeado com 180 sementes de *E. inlexa*, o segundo foi semeado com 90 sementes de *E. inlexa* e 90 de *U. decumbens*, o terceiro com 55 sementes de *E. inlexa* e 125 de *U. decumbens*, o quarto com 55 sementes de *U. decumbens* e 125 de *E. inlexa*, o quinto com 180 sementes de *U. decumbens* e o sexto foi mantido sem sementes, para se ter um controle dos contaminantes do solo e do ar; totalizando quatro vasos para cada tratamento.

A semeadura ocorreu em setembro/2008. Vinte dias após a semeadura a maioria dos indivíduos de *U. decumbens* haviam germinado e os indivíduos de *E. inlexa* haviam iniciado a germinação; quarenta dias após a semeadura a maioria dos indivíduos de ambas as espécies haviam germinado. Os indivíduos que germinaram foram identificados e quantificados nesse momento. Outras espécies que por ventura cresceram nos vasos foram removidas, garantindo que a interação permanecesse somente entre as espécies de interesse.

Ao longo de doze meses, iniciados com a semeadura das sementes, foram realizadas três coletas de dados demográficos dos indivíduos marcados. O primeiro censo foi realizado aproximadamente 90 dias após a semeadura, correspondendo ao início do período de chuvas; o segundo censo foi realizado aproximadamente 200 dias após a semeadura, correspondendo ao início do período seco; o terceiro censo foi realizado 12 meses após a semeadura, fechando o ciclo de um ano. Em cada censo realizado, foram coletados dados acerca do tamanho dos indivíduos (número de perfilhos) e do estágio ontogenético (vegetativo ou reprodutivo). Foram considerados em estágio reprodutivo aqueles indivíduos que apresentaram alguma das

fenofases reprodutivas: floração, frutificação ou dispersão dos propágulos. Com base nessas informações, os indivíduos foram separados em classes, considerando-se tanto o número de perfilhos quanto o estágio ontogenético.

No segundo censo realizado, foi possível quantificar a quantidade de sementes produzidas, contabilizando-se o número de espiguetas produzidas por indivíduo reprodutivo. Para *U. decumbens*, a média de sementes produzidas por espiguetas foi quantificada utilizando-se vinte espiguetas escolhidas ao acaso. A quantidade de espiguetas produzidas por *E. inflexa* no experimento com plantas envasadas foi baixa e, portanto, o número exato de sementes foi quantificado.

Análises

Germinação

Para testar se a germinação da espécie nativa era dependente do tratamento, foi realizado um teste de permutação. Foi calculada a correlação entre proporção de sementes germinadas por tratamento, por meio de simulação, usando-se a correlação entre os níveis de tratamento e a germinação, confrontando-se a porcentagem de sementes germinadas com os níveis de tratamento (por meio da correlação de Pearson) e calculando-se o erro tipo I, onde se rejeita a hipótese nula quando $p < 0,05$ (p sendo a proporção de valores que na simulação foram maiores ou iguais ao da correlação média observada). A hipótese nula, aqui, é de que a germinação é independente do tratamento.

Sobrevivência, Crescimento e Fecundidade

Para testar a independência das variáveis coletadas nos censos demográficos nos diferentes tratamentos para ambas as espécies, foram utilizadas tabelas de contingência ($r \times c$). Para verificar se a interação entre as espécies afetou a sobrevivência, foi utilizado o número total de indivíduos de cada espécie em cada tratamento, em cada uma das coletas realizadas.

Para verificar se a interação entre as espécies afetou o crescimento e fecundidade, foram utilizados dados referentes à coleta feita em maio/2009, quando a maioria dos indivíduos já havia se reproduzido, e logo antes de iniciar a época seca, quando os indivíduos de ambas as espécies podem perder perfilhos. Os testes de independência são formulados partindo-se do pressuposto que as variáveis a serem testadas são independentes (hipótese nula) e rejeita-se a hipótese nula quando $p < 0.05$ (Milton 1992). O crescimento foi considerado como o número de indivíduos nas diferentes classes de tamanho (que foram estabelecidas com base no número de perfilhos e no estado ontogenético dos indivíduos), e a fecundidade como o número de indivíduos reprodutivos e o número de espiguetas produzidas por indivíduo reprodutivo.

Área Foliar Específica e Total

Foram coletadas trinta folhas provenientes de quinze indivíduos do campo, escolhidos ao acaso, para cada espécie. Foram medidos o comprimento e a largura na porção mais larga da folha, para calcular a área foliar. As folhas foram, então, colocadas em estufa, a 40°C, durante um período de 48 horas e, posteriormente, foram pesadas, para o cálculo da área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Para obter a área foliar total, foram contabilizados o número de perfilhos e o número de folhas por perfilho provenientes de quinze indivíduos de cada espécie, escolhidos ao acaso. A média da área foliar das espécies obtidas das trinta folhas coletadas foi utilizada para calcular a área foliar total: número total de folhas de cada indivíduo * média da área foliar (Allred *et al.* 2010). Testes-t foram realizados para determinar se o conjunto de amostras para área foliar total de cada espécie e área foliar específica de cada espécie diferiu significativamente ($p < 0,05$).

Fluorescência da Clorofila

Os dados acerca da fluorescência da clorofila foram coletados tanto em indivíduos no campo quanto no experimento com as plantas envasadas em janeiro/2010. No campo, foram

delimitadas vinte parcelas 1m x 1m: dez parcelas puras de cada espécie e dez parcelas mistas, onde poderia ocorrer interação entre *E. inflexa* e *U. decumbens*. Foram utilizadas cinco folhas de cada espécie, em cada parcela, para a coleta dos dados, totalizando cinquenta folhas de cada espécie, em cada uma das condições (com e sem interação). No experimento com as plantas envasadas, foram utilizadas, no total, quarenta folhas de cada espécie dos tratamentos puros, onde elas ocorrem sem interação, e quarenta folhas de cada espécie dos tratamentos mistos, onde ambas as espécies ocorrem. Foram utilizadas folhas novas da parte superior das plantas e sem danos aparentes; as medidas foram realizadas entre as 8:00 e 13:00h.

A medida da fluorescência da clorofila é a técnica empregada para investigar a capacidade fotossintética da planta. A energia luminosa absorvida pelas moléculas de clorofila pode ou ser utilizada na fotossíntese ou ser dissipada, como calor ou como luz reemitida (fluorescência da clorofila). Cada um desses processos ocorre em competição, ou seja, o aumento de um resulta na diminuição do outro (Maxwell & Johnson 2000). Assim, medindo-se a fluorescência da clorofila, adquirem-se informações sobre os outros processos, inclusive a eficiência da fotossíntese.

As medidas de eficiência do fotossistema II (Φ_{PSII}), da taxa de transporte de elétrons (ETR) e do potencial máximo aparente de uso da luz (F_v/F_m) foram tomadas, utilizando-se um fluorômetro portátil (Hansatech Fluorescence Monitoring System). Os parâmetros Φ_{PSII} e ETR foram coletados conforme um protocolo, onde cada folha foi iluminada por uma luz actínica (fotossintética) durante 1,5 minutos. O ETR foi, posteriormente, recalculado com base no protocolo utilizado, segundo a fórmula (Hansatech Fluorescence Monitoring System):

$$ETR = PAR * 0,5 * \Phi_{PSII} * 0,84$$
, onde a Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR) = 1000 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Para a medida do potencial máximo aparente de uso da luz (F_v/F_m), as folhas foram escurecidas com a utilização de um clipe, permanecendo no escuro por 20 minutos.

Os dados de $\delta^{13}C$ e F_v/F_m foram normalizados, sendo convertidos para graus do arco seno da raiz do número, enquanto que os dados de ETR foram convertidos extraíndo-se a raiz do número. A fim de se determinar os fatores que afetaram os resultados, todas as variáveis foram analisadas por um modelo linear geral (GLM) univariado, sendo significativo $p < 0,05$.

Trocas Gasosas

As medidas de trocas gasosas foram coletadas em indivíduos no campo em agosto/2010. Foram utilizadas cinco parcelas puras de *E. inflexa*, cinco parcelas puras de *U. decumbens* e cinco parcelas onde ambas as espécies ocorriam juntas. Essas medidas foram feitas em folhas de cinco indivíduos de *U. decumbens* e *E. inflexa* em cada uma das parcelas, totalizando 25 folhas de cada espécie em cada situação: 25 folhas de *E. inflexa* em parcelas puras e 25 em parcelas mistas, e 25 folhas de *U. decumbens* em parcelas puras e 25 em parcelas mistas. As medidas de assimilação líquida em condições de saturação luminosa (A_{max}) e transpiração (E) foram feitas utilizando o CIRAS sistema portátil. A eficiência no uso da água foi calculada sendo a razão entre assimilação (A_{max}) e a transpiração (E) (Mooney & Ehleringer 1997). As medidas foram feitas no período entre 9:00 e 14:00. A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a concentração de CO_2 na câmara de $400 \mu\text{mol}$.

Os dados de assimilação, transpiração e eficiência no uso da água foram analisados através da análise de variância de Kruskal-Wallis, sendo significativo $p < 0,05$. Foi realizado o teste pós-hoc de Dunnett para averiguar entre quais variáveis houve diferença significativa.

Resultados

Fenologia em campo

Os indivíduos de *E. inflexa* iniciaram a floração em novembro, no início da estação chuvosa. A porcentagem de indivíduos floridos foi aumentando gradualmente de novembro/2009 até fevereiro/2010, quando 52% dos indivíduos apresentavam panículas floridas. Porém, nos indivíduos marcados panículas floridas só foram encontradas até abril/2010, não tendo sido detectadas em maio/2010. No entanto, outros indivíduos desta espécie apresentaram panículas floridas até junho/2010. A frutificação e a dispersão de sementes tiveram início em janeiro, dois meses após o início da floração; indivíduos desta espécie dispersaram sementes até o final da estação seca, em agosto. Nos meses de setembro e outubro de 2009, os indivíduos desta espécie apresentavam somente ramos vegetativos (Figura 4).

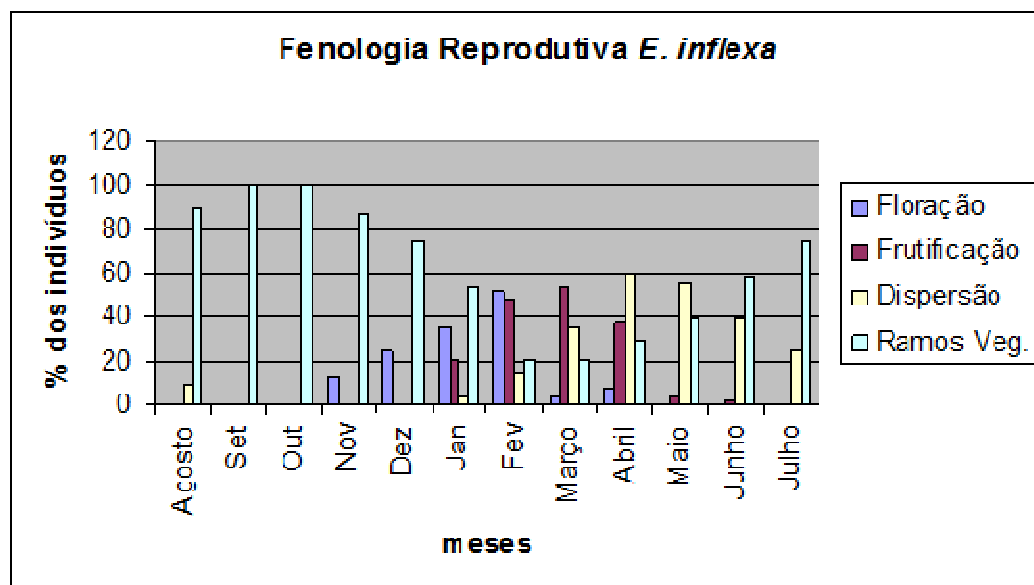


Figura 4: Fenologia reprodutiva de *Echinolaena inflexa*, no Parque Estadual do Juquerý (Franco da Rocha, SP), entre agosto de 2009 e julho de 2010.

Os indivíduos de *U. decumbens* iniciaram a floração em janeiro, apresentando panículas floridas até o final da época seca. A frutificação e a dispersão de sementes tiveram início em fevereiro, um mês após o início da floração. Os indivíduos dessa espécie

apresentavam apenas ramos vegetativos somente em novembro e dezembro de 2009 (Figura 5).

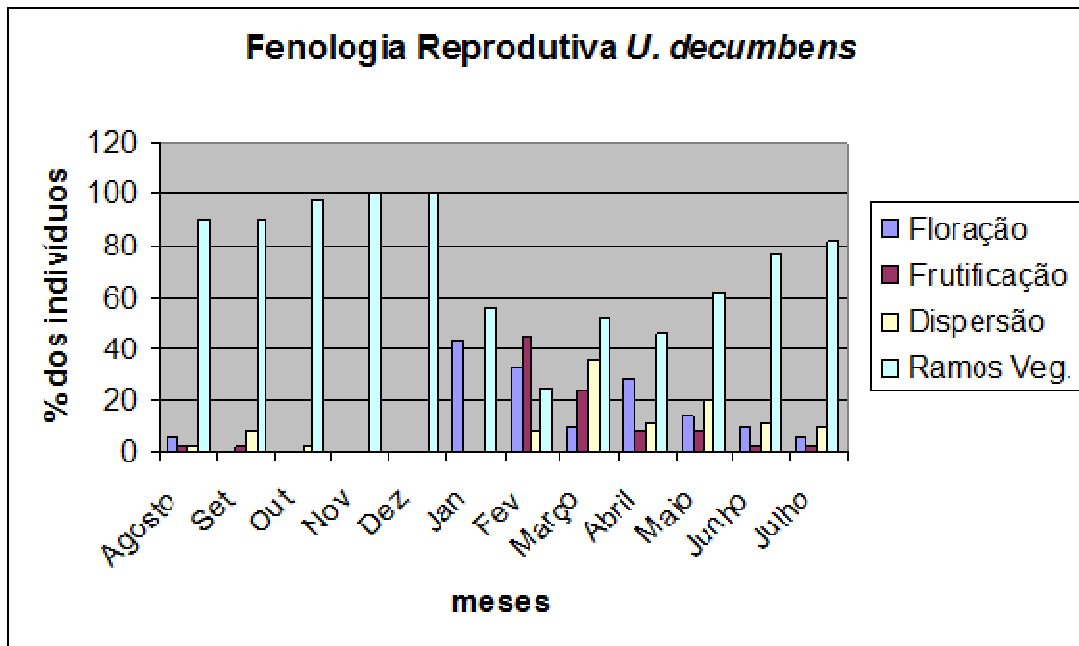


Figura 5: Fenologia reprodutiva de *Urochloa decumbens*, no Parque Estadual do Juquery (Franco da Rocha, SP), entre agosto de 2009 e julho de 2010.

Viabilidade e Germinação

A espécie invasora apresentou viabilidade e germinação maiores em relação à espécie nativa. A viabilidade das sementes de *E. inflexa* foi de 43% e a germinação média foi de 10%; as sementes iniciaram a germinação nove dias após a semeadura, finalizando 15 dias após a semeadura (Figura 6). A viabilidade das sementes de *U. decumbens* foi de 74% e a germinação média foi de 23%; as sementes iniciaram a germinação seis dias após a semeadura e finalizaram 24 dias após a semeadura (Figura 7). O índice de velocidade de germinação (IVG) médio para *E. inflexa* foi de 0,39 e para *U. decumbens* foi de 1,76, mostrando uma maior velocidade de germinação para *U. decumbens*.

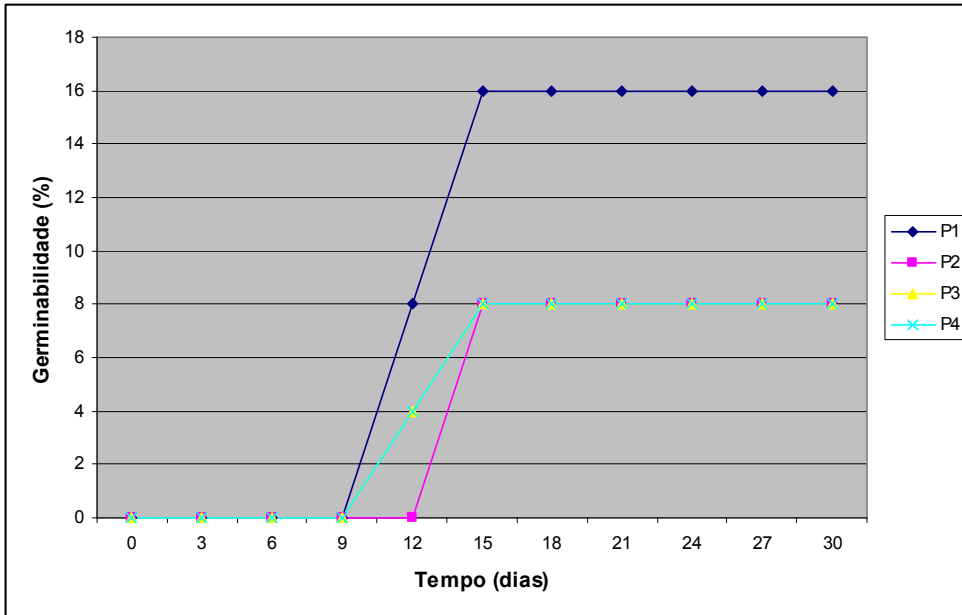


Figura 6: Germinação cumulativa de sementes de *E. inflexa* para cada uma das quatro amostras (P1, P2, P3, P4 = caixas com 25 sementes cada).

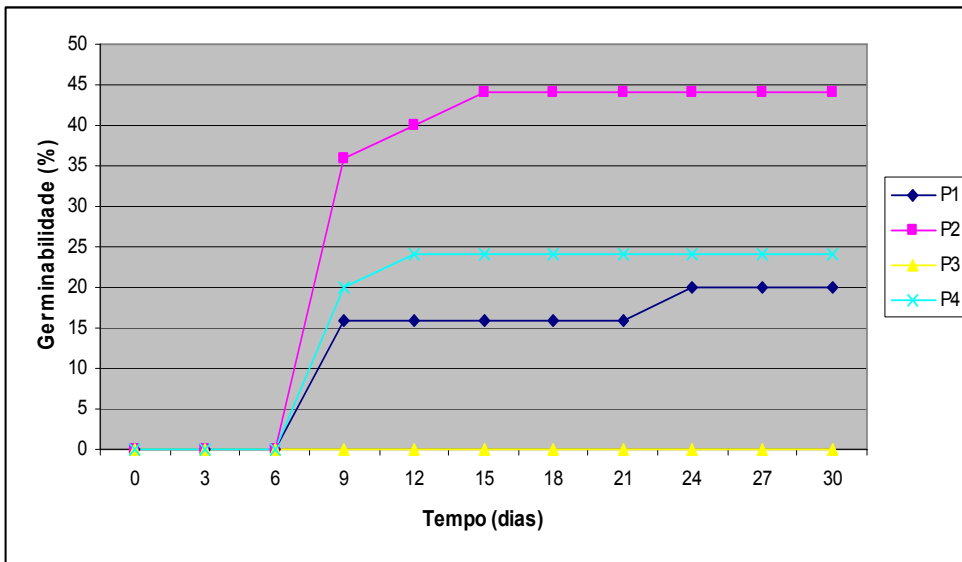


Figura 7: Germinação cumulativa de sementes de *U. decumbens* para cada uma das quatro amostras (P1, P2, P3, P4 = caixas com 25 sementes cada).

Experimento com plantas envasadas

Germinação

A relação entre a proporção de sementes da espécie nativa (*E. inflexa*) germinadas e o tratamento apresenta uma correlação de 56% ($p=0,02$), demonstrando que a germinação da espécie nativa foi dependente do tratamento. Uma proporção menor de sementes da espécie nativa germinou no tratamento semeado com 30% de *E. inflexa* e 70% de *U. decumbens* (representado por nível 0.3) e essa proporção aumentou quando a proporção de sementes da espécie invasora foi reduzida (Figura 8).

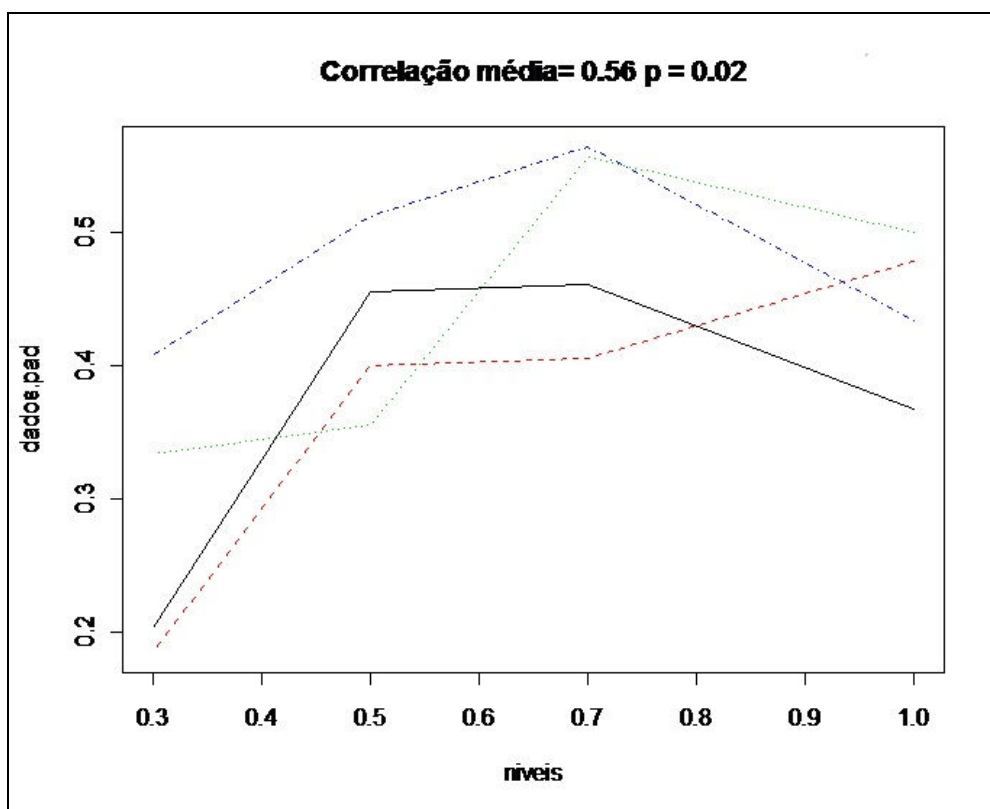


Figura 8: Correlação entre proporção de sementes germinadas da espécie nativa (*E. inflexa*) por tratamento, nas quatro réplicas. Os níveis (0.3, 0.5, 0.7 e 1.0) representam a proporção de sementes nativas semeada em cada tratamento.

Sobrevivência, Crescimento e Fecundidade

A sobrevivência, ou o número de indivíduos ao longo do tempo, para a espécie invasora, *U. decumbens*, se mostrou independente do tratamento ($\chi^2 = 0,03$; $p > 0,05$), com uma alta sobrevivência dos indivíduos em todos os tratamentos. Já para a espécie nativa, *E. inflexa*, o número de indivíduos ao longo do tempo mostrou depender do tratamento ($\chi^2 = 79,21$; $p = 0,00$), onde um número de indivíduos maior do que o esperado foi encontrado nos tratamentos puros (sem interação) e um número de indivíduos menor do que o esperado foi encontrado nos tratamentos mistos (com interação) (Tabela 1).

Tabela 1: Número de indivíduos de *U. decumbens* (U. dec) e *E. inflexa* (E. inf) em cada tratamento, somando-se os dados das quatro réplicas.

| Número de indivíduos | Tratamento | | | | | | | |
|--|--------------------------|---|--------|---|--------|---|--------|------------------------|
| | 100% <i>U. decumbens</i> | 70% <i>U. decumbens</i> - 30% <i>E. inflexa</i> | | 50% <i>U. decumbens</i> - 50% <i>E. inflexa</i> | | 30% <i>U. decumbens</i> - 70% <i>E. inflexa</i> | | 100% <i>E. inflexa</i> |
| | U. dec | U. dec | E. inf | U. dec | E. inf | U. dec | E. inf | E. inf |
| Número total de sementes semeadas | 720 | 500 | 220 | 360 | 360 | 220 | 500 | 720 |
| Número total de sementes germinadas 40 dias após a semeadura | 450 | 340 | 61 | 232 | 152 | 142 | 250 | 320 |
| 1º censo | 463 | 323 | 27 | 242 | 41 | 152 | 89 | 202 |
| 2º censo | 452 | 317 | 10 | 239 | 14 | 152 | 39 | 143 |
| 3º censo | 451 | 316 | 7 | 239 | 13 | 152 | 37 | 137 |

O crescimento da espécie nativa, no experimento com plantas envasadas também se mostrou dependente do tratamento ($\chi^2 = 190,74$; $p=0,000$), sendo que as classes de tamanho maiores (com indivíduos apresentando até mais de 15 perfilhos) só foram encontradas nos tratamentos puros (100% de *E. inflexa*). Os vasos com esse tratamento apresentaram entre 24 e 54 indivíduos, onde aproximadamente 48,3% eram indivíduos vegetativos com dois a cinco perfilhos e 48,3% eram indivíduos vegetativos com mais de seis perfilhos; somente 2,1% dos indivíduos se tornaram indivíduos reprodutivos e 1,4% permaneceram vegetativos com um perfilho. Nos demais tratamentos, onde havia a presença da espécie invasora, todos os indivíduos de *E. inflexa* que haviam sobrevivido até então se encontravam em estágio vegetativo e de pequeno tamanho, com somente um perfilho (Tabela2).

Tabela 2: Número de indivíduos de *E. inflexa* nas classes de tamanho em que foram separados nos diferentes tratamentos.

| Classes de tamanho | Tratamento | | | |
|---------------------------------|------------------------|---|---|---|
| | 100% <i>E. inflexa</i> | 70% <i>U. decumbens</i> - 30% <i>E. inflexa</i> | 50% <i>U. decumbens</i> - 50% <i>E. inflexa</i> | 30% <i>U. decumbens</i> - 70% <i>E. inflexa</i> |
| Vegetativos- 1 perfilho | 2 | 37 | 14 | 10 |
| Vegetativos- 2 a 5 perfilhos | 69 | 1 | 0 | 0 |
| Vegetativos- ≥ 6 perfilhos | 69 | 0 | 0 | 0 |
| Reprodutivos | 3 | 0 | 0 | 0 |

Para a espécie invasora, *U. decumbens*, no entanto, todas as classes de tamanho foram encontradas em todos os tratamentos (puros e mistos) e o crescimento também se mostrou dependente do tratamento ($\chi^2 = 175,4$; $p=0,000$), pois o número de indivíduos em cada classe

de tamanho variou conforme o tratamento. Os vasos dos tratamentos puros, que foram semeados com 100% de *U. decumbens*, continham a maior densidade dessa espécie e apresentaram entre 93 e 122 indivíduos, onde, na época do segundo censo, aproximadamente 43,4% eram indivíduos vegetativos com um perfilho, 6,6% eram indivíduos vegetativos com mais de um perfilho, 14,6% eram indivíduos reprodutivos com um perfilho e 35,4% eram indivíduos reprodutivos com mais de um perfilho. Já os vasos dos tratamentos semeados com 30% de *U. decumbens* e 70% de *E. inflexa* apresentaram entre 34 e 40 indivíduos de *U. decumbens*, onde aproximadamente 5,3% dos indivíduos eram indivíduos vegetativos com um perfilho, 1,3% eram indivíduos vegetativos com mais de um perfilho, 8,6% eram reprodutivos com um perfilho e 84,9% eram indivíduos reprodutivos com mais de um perfilho. Apresentaram, portanto, um número menor de indivíduos vegetativos e um número maior de indivíduos reprodutivos do que o esperado (Tabela 3).

Tabela 3: Número de indivíduos de *U. decumbens* nas classes de tamanho em que foram separados nos diferentes tratamentos.

| Classes de tamanho | Tratamento | | | |
|-------------------------------|--------------------------|---|---|---|
| | 100% <i>U. decumbens</i> | 70% <i>U. decumbens</i> - 30% <i>E. inflexa</i> | 50% <i>U. decumbens</i> - 50% <i>E. inflexa</i> | 30% <i>U. decumbens</i> - 70% <i>E. inflexa</i> |
| Vegetativos 1 perfilho | 196 | 55 | 34 | 8 |
| Vegetativos ≥ 2 perfilhos | 30 | 15 | 13 | 2 |
| Reprodutivos 1 perfilho | 66 | 51 | 46 | 13 |
| Reprodutivos ≥ 2 perfilhos | 160 | 193 | 146 | 123 |

O número de indivíduos reprodutivos também dependeu do tratamento ($\chi^2 = 145$; $p=0,000$), sendo que o número de indivíduos que se mantiveram vegetativos nos tratamentos com maior densidade de *U. decumbens* foi maior que o esperado, enquanto que o número de indivíduos que se mantiveram vegetativos onde a densidade de *U. decumbens* era menor, foi menor que o esperado. Assim, havia mais indivíduos vegetativos no tratamento com maior densidade de *U. decumbens* e, contrariamente, mais indivíduos reprodutivos no tratamento com menor densidade. Nos tratamentos puros, com 100% de *U. decumbens*, em média 50% permaneceram vegetativos e 50% se tornaram reprodutivos. Já nos tratamentos com menor densidade de *U. decumbens* (70% de *E. inflexa* e 30% de *U. decumbens*), em média 93% destes se tornaram reprodutivos (Tabela 3).

O número de espiguetas por indivíduo reprodutivo também dependeu do tratamento ($\chi^2 = 141,8$; $p= 0,000$). Nos tratamentos com a maior densidade de *U. decumbens* o número de indivíduos produzindo somente uma espiguetas foi, em média, 82,7% dos adultos. Já no tratamento de menor densidade, o número de indivíduos produzindo somente uma espiguetas foi, em média, 25% dos indivíduos adultos, enquanto que o número de indivíduos produzindo duas, três e quatro espiguetas foi maior do que o esperado (Tabela 4).

Espécies de ciperáceas e gramíneas estavam presentes no banco de sementes do solo e apareceram nos controles. No entanto, nenhum indivíduo de *U. decumbens* e *E. inflexa* foi encontrado nos controles.

Tabela 4: Número de espiguetas produzidas por indivíduo reprodutivo de *U. decumbens* nos diferentes tratamentos.

| Número de espiguetas por indivíduo reprodutivo | Tratamento | | | |
|--|--------------------------|--|---|--|
| | 100% <i>U. decumbens</i> | 70% <i>U. decumbens</i> -30% <i>E. inflexa</i> | 50% <i>U. decumbens</i> - 50% <i>E. inflexa</i> | 30% <i>U. decumbens</i> -70% <i>E. inflexa</i> |
| 1 espiguetas | 187 | 125 | 89 | 36 |
| 2 espiguetas | 30 | 83 | 80 | 70 |
| 3 espiguetas | 6 | 23 | 15 | 14 |
| 4 ou mais espiguetas | 2 | 15 | 6 | 20 |

Área Foliar Específica e Total

A média da área foliar total por indivíduo foi de 98,7 cm²/indivíduo para *E. inflexa* e 228,7 cm²/indivíduo para *U. decumbens* (Figura 9), enquanto a média da área foliar específica foi de 100,6 cm²/g para *E. inflexa* e 119,8 cm²/g para *U. decumbens* (Figura 10). Houve diferença significativa entre as espécies, tanto para a área foliar total (p=0,000) quanto para a área foliar específica (p=0,002).

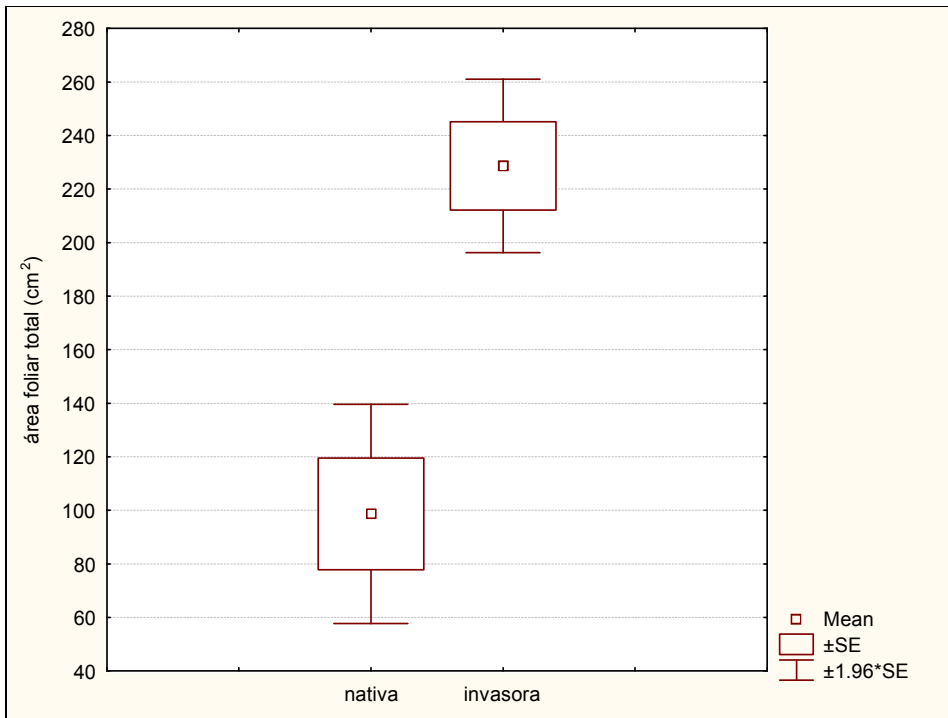


Figura 9: Área foliar total (cm²) para a espécie nativa, *E. inflexa*, e para a espécie invasora, *U. decumbens*.

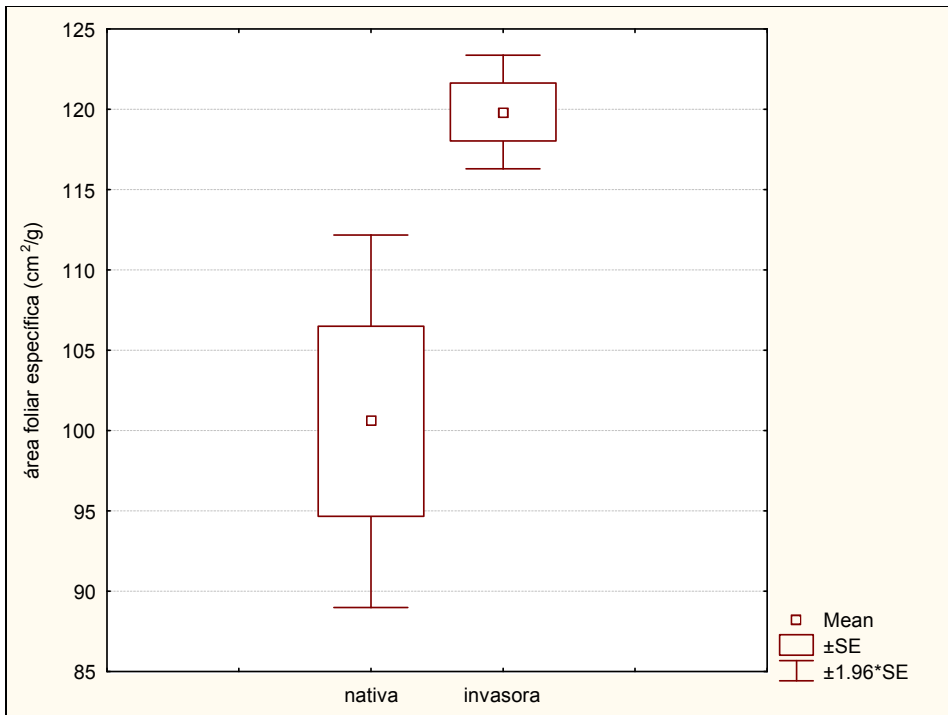


Figura 10: Área foliar específica (cm²/g) para a espécie nativa, *E. inflexa*, e para a espécie invasora, *U. decumbens*.

Fluorescência da Clorofila

No campo, a média do potencial máximo aparente de uso da luz (F_v/F_m) para *E. inflexa* nas parcelas puras foi de 0,81 e, nas parcelas mistas (*E. inflexa* X *U. decumbens*), a média foi de 0,78. Para *U. decumbens*, a média do potencial máximo aparente de uso da luz foi de 0,76 nas parcelas puras e 0,74 nas parcelas mistas. Houve diferença significativa entre as populações puras e mistas ($p=0,019$), onde o potencial máximo do uso da luz foi maior nas populações puras, e entre a espécie nativa e a espécie invasora ($p=0,000$), maior para a espécie nativa. No entanto, a interação entre os dois fatores (tratamento e espécie) não foi significativa ($p=0,058$) (Figura 11a).

No experimento com as plantas envasadas, a média do potencial máximo aparente de uso da luz (F_v/F_m) para *E. inflexa* no tratamento puro foi de 0,73, enquanto que nos tratamentos mistos, onde ela ocorria em competição com a espécie invasora, a média do potencial máximo aparente de uso da luz foi de 0,55. Para *U. decumbens*, a média do potencial máximo aparente de uso da luz foi de 0,75 no tratamento puro e 0,71 nos tratamentos mistos. Houve uma diferença significativa entre as populações puras e as populações mistas ($p=0,00$) e uma grande variação desses valores para as folhas das plantas de *E. inflexa* crescendo nos tratamentos mistos. Nestes, havia folhas cujo potencial máximo de uso da luz era em torno de 0,7 a 0,8, correspondendo a folhas saudáveis, mas também folhas cujo valor do potencial máximo variava de 0,2 a 0,4, indicando uma condição de estresse (Figura 11b). Houve uma diferença marginalmente significativa entre a espécie nativa e a espécie invasora ($p=0,05$) e não houve diferença significativa entre o conjunto dos dois fatores ($p=0,218$).

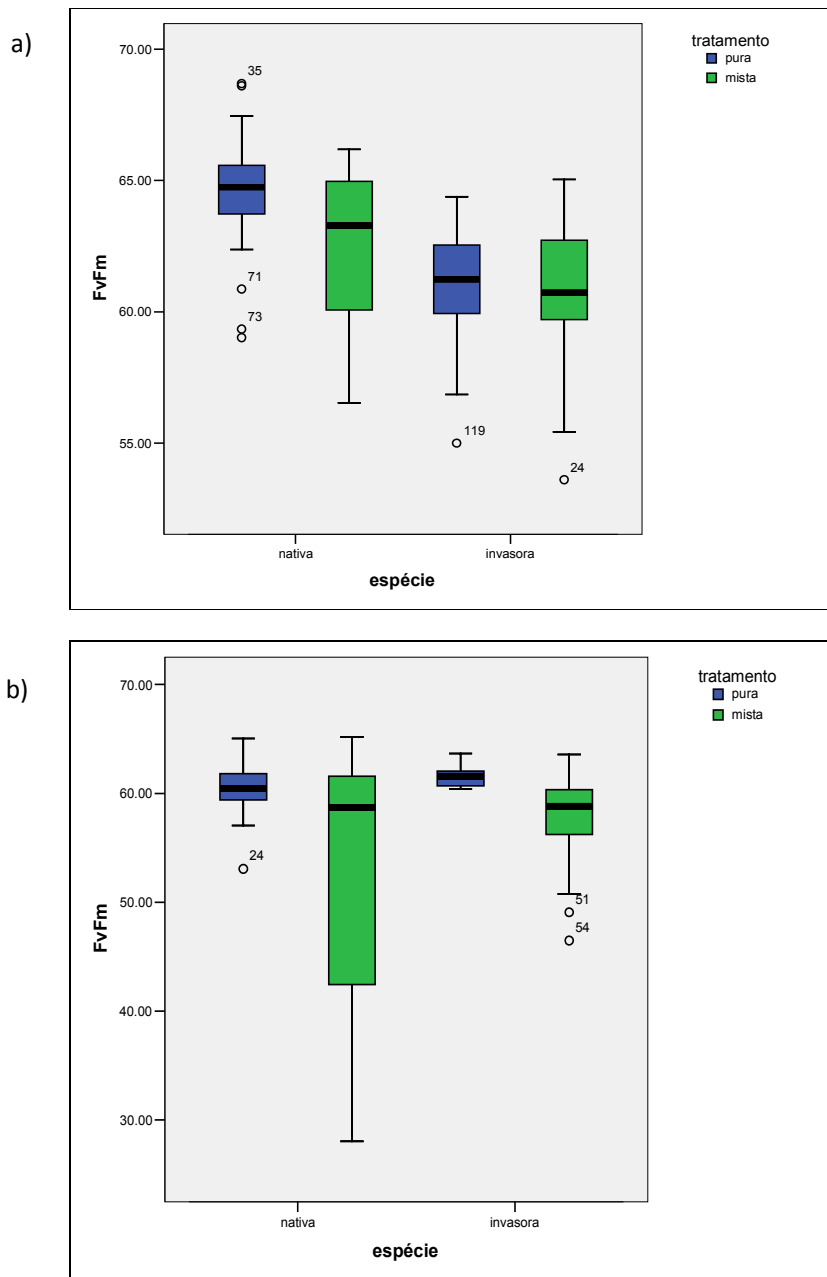


Figura 11: Potencial máximo aparente de uso da luz (Fv/Fm) para *E. inflexa* (nativa) e *U. decumbens* (invasora) em a) parcelas puras e parcelas mistas do campo; b) nos tratamentos puros e nos tratamentos mistos (em competição) do experimento com plantas envasadas.

No campo, a eficiência do fotossistema II e, portanto, a taxa de transporte de elétrons, foi maior para a espécie nativa, *E. inflexa*, do que para a espécie invasora, *U. decumbens* ($p=0,000$). Também houve diferença significativa para ambas as espécies nas parcelas puras e

nas parcelas mistas, sendo menor a eficiência do fotossistema II e a taxa de transporte de elétrons nos tratamentos mistos ($p=0,013$) (Figura 12).

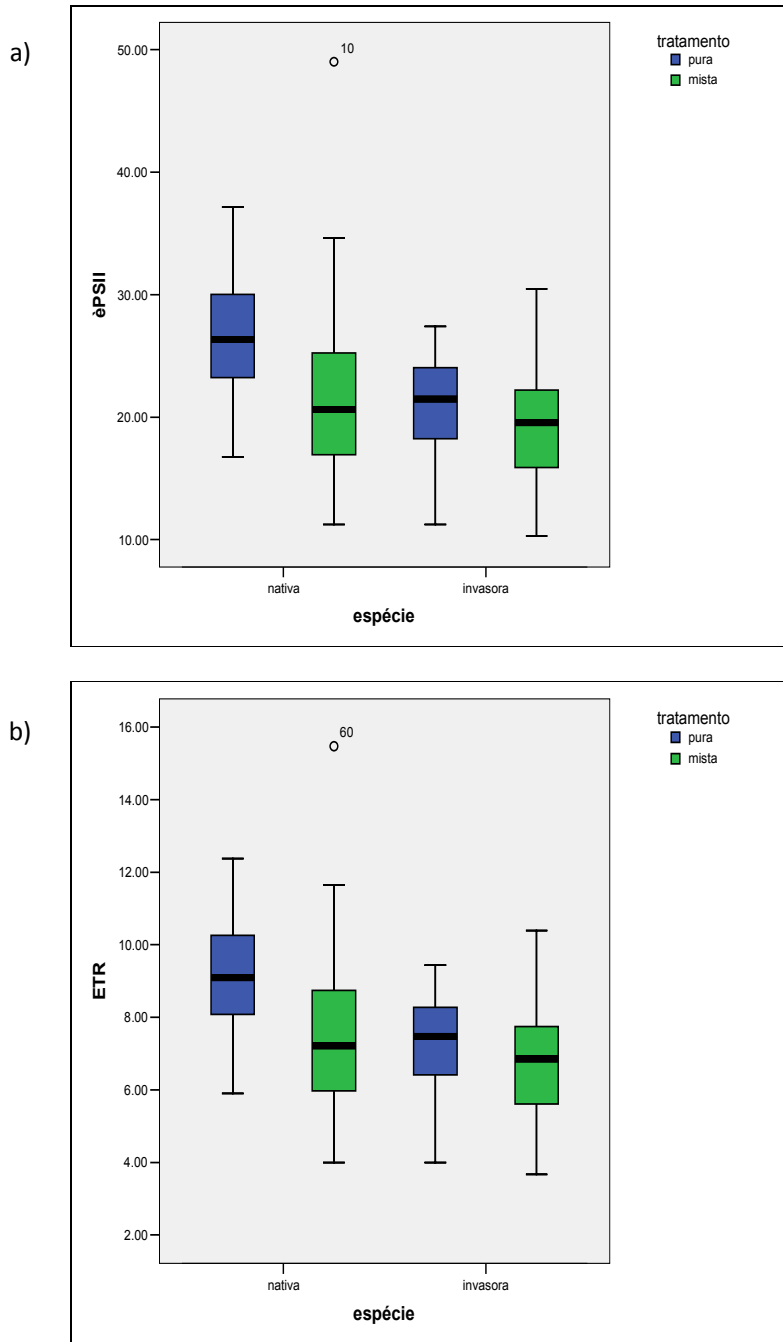
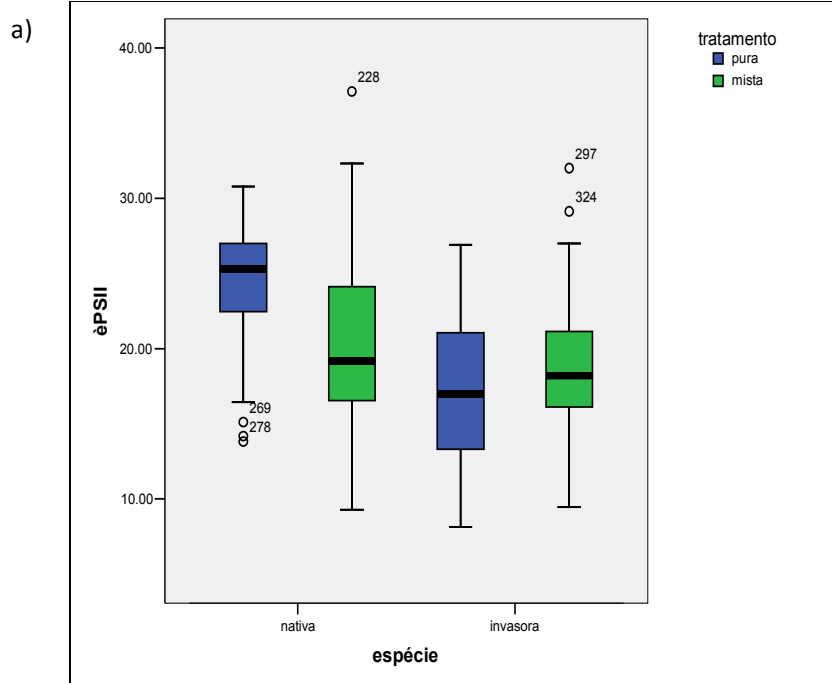


Figura 12: Valores de: a) eficiência do fotossistema II (ePSII) e b) taxa de transporte de elétrons (ETR) para *E. inflexa* (nativa) e *U. decumbens* (invasora) nas parcelas puras e nas parcelas mistas do campo.

Tanto no experimento com as plantas envasadas, como no campo, a eficiência do fotossistema II e a taxa de transporte de elétrons também foram maiores para a espécie nativa, *E. inflexa*, do que para a espécie invasora, *U. decumbens* ($p=0,000$); também houve diferença significativa entre as parcelas puras e as parcelas mistas para ambas, com menor eficiência do fotossistema II e taxa de transporte de elétrons nos tratamentos mistos ($p=0,002$) (Figura 13). Apesar do padrão do ϵ PSII e do ETR ter se mantido o mesmo tanto no campo como no experimento, decrescendo quando há interação entre as espécies, a média desses valores foi menor no experimento, em relação aos valores obtidos no campo, para ambas as espécies.



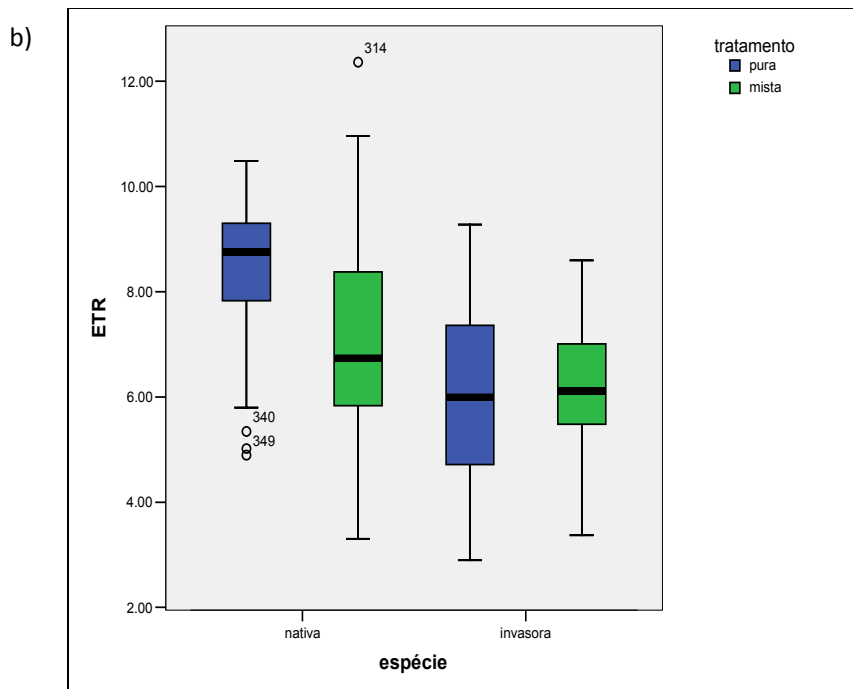


Figura 13: Valores de: a) eficiência do fotossistema II (èPSII) e b) taxa de transporte de elétrons (ETR) para *E. inflexa* (nativa) e *U. decumbens* (invasora) nos tratamentos puros e nos tratamentos mistos (em competição) do experimento com plantas envasadas.

Trocas Gasosas

A espécie invasora, *U. decumbens*, apresentou taxas de assimilação significativamente maiores que as taxas de assimilação da espécie nativa, *E. inflexa*. No entanto, nas parcelas mistas, houve uma redução significativa na assimilação do CO₂ para ambas as espécies. A média da assimilação para a espécie nativa nas parcelas puras foi de 2,69 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, enquanto que nas parcelas mistas, onde ambas as espécies ocorrem, foi, em média, 0,68 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. A espécie invasora apresentou uma taxa de assimilação, em média, de 7,28 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ nas parcelas puras e de 4,20 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ nas parcelas mistas (Figura 14).

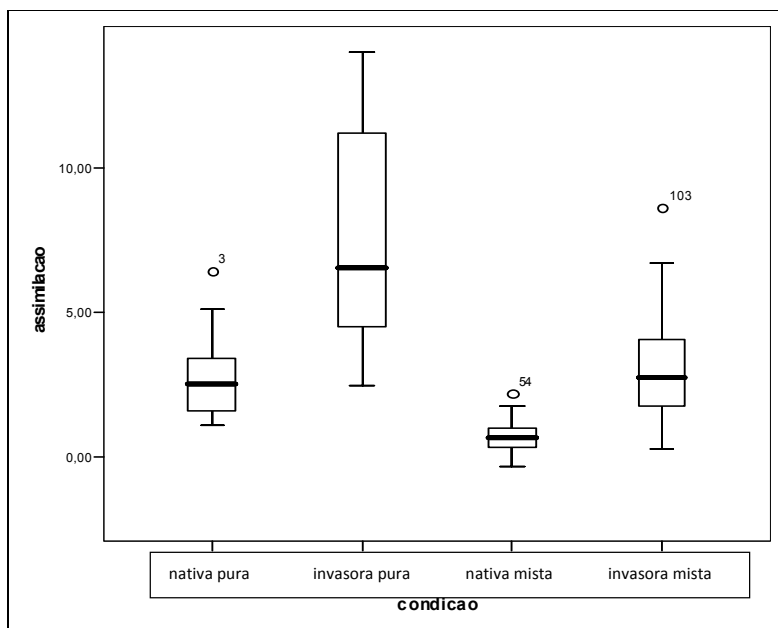


Figura 14: Valores de assimilação (A_{max}) para *E. inflexa* (nativa) e *U. decumbens* (invasora) nas parcelas puras e nas parcelas mistas do campo.

Nas parcelas puras, as taxas de transpiração para a espécie nativa não foram significativamente diferentes das taxas de transpiração para a espécie invasora. No entanto, ambas as espécies apresentaram uma redução significativa nas suas taxas de transpiração nas parcelas mistas em relação às parcelas puras, indicando uma possível competição por água (Figura 15). A redução na assimilação e na transpiração foi mais acentuada para a espécie invasora, ao se comparar as medianas, sugerindo que esta espécie exige uma maior disponibilidade de água para manter altas taxas de assimilação.

A eficiência no uso da água para a espécie nativa, *E. inflexa*, foi significativamente diferente da espécie invasora, *U. decumbens*; o que era de se esperar já que a nativa é uma espécie com metabolismo fotossintético C_3 e a invasora é uma espécie com metabolismo fotossintético C_4 . A eficiência no uso da água, para a espécie invasora, não diferiu significativamente entre as parcelas puras e mistas; enquanto que, para a espécie nativa, houve uma redução significativa na eficiência do uso da água dos indivíduos nas parcelas mistas em relação aos indivíduos nas parcelas puras (Figura 16).

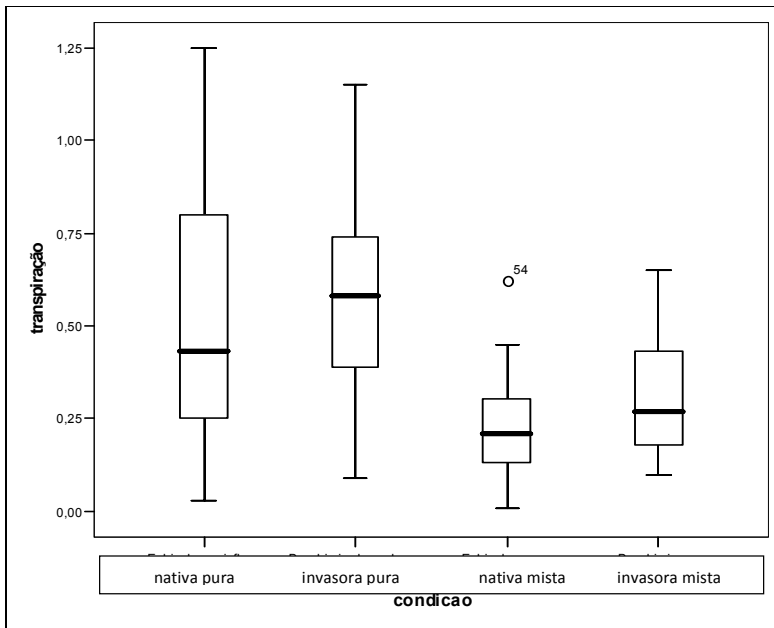


Figura 15: Valores de transpiração (E) para *E. inflexa* (nativa) e *U. decumbens* (invasora) nas parcelas puras e nas parcelas mistas do campo.

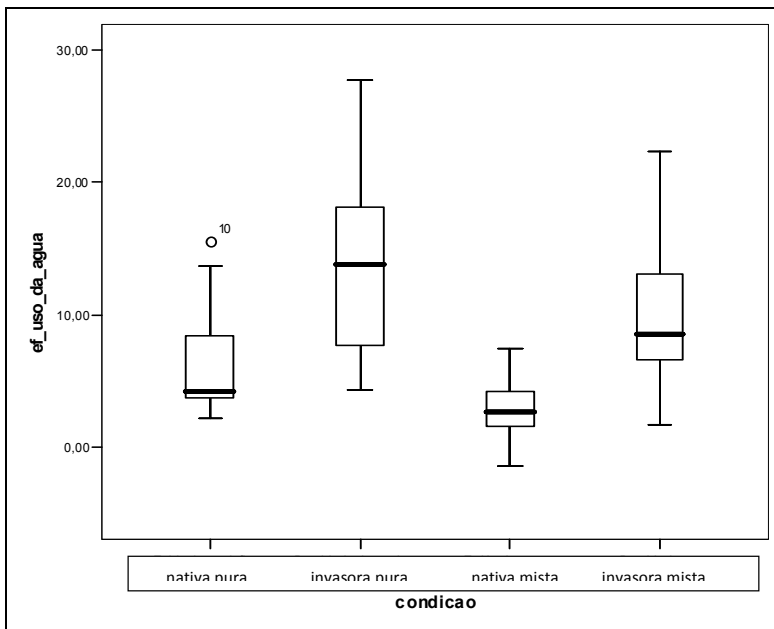


Figura 16: valores para a eficiência no uso da água (A_{max} / E) para *E. inflexa* (nativa) e *U. decumbens* (invasora) nas parcelas puras e nas parcelas mistas do campo.

Discussão

A maioria das espécies que são introduzidas em um novo ambiente não consegue estabelecer populações duradouras e, das que conseguem, nem todas se tornam invasoras (Richardson *et al.* 2000). A colonização inicial e o estabelecimento da espécie são etapas cruciais no processo de invasão por uma espécie exótica (Williamson & Fitter 1996, Sakai *et al.* 2001), onde o primeiro passo para ocupar uma nova área é a germinação de suas sementes (Barger *et al.* 2003).

Baruch *et al.* (1985, 1989) verificaram o deslocamento de *Trachypogon plumosus* (Humb. and BAMPL.) Nees, uma gramínea nativa das savanas venezuelanas, pelas gramíneas africanas *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf e *Melinis minutiflora* Beauv., em locais onde há distúrbios, e sugeriram que isso se deve, principalmente, pela maior germinação das espécies exóticas em relação à espécie nativa, facilitando o estabelecimento das gramíneas africanas em locais favoráveis a elas. Klink (1996) comparou a capacidade de germinação de *Schizachyrium tenerium* Nees e *Echinoalaena inflexa*, duas gramíneas nativas do cerrado brasileiro, e *Andropogon gyanus*, uma gramínea invasora, e também verificou uma taxa de germinação maior para a espécie exótica.

No presente estudo, a espécie nativa, *E. inflexa*, apresentou uma taxa de germinação, em laboratório, de 10%. No entanto, Klink (1996) verificou uma taxa de germinação de 30% para *E. inflexa* em condições de laboratório e 8% no campo, enquanto que Silva & Rocha Filho (1991) verificaram uma taxa de germinação de 80% para esta espécie em condições de laboratório. A espécie invasora, *U. decumbens*, apresentou uma porcentagem de germinação de 23%, em condições de laboratório, bem menor do que o encontrado para outras espécies invasoras do cerrado: *Andropogon gyanus* apresentou uma taxa de germinação de 61% em condições de laboratório (Klink 1996), e *Melinis minutiflora* apresentou uma taxa de

germinação de 81% das sementes recém coletadas e 82,5% das sementes armazenadas durante sete meses, em condições de laboratório (Freitas 1999). No entanto, Barger *et al.* (2003) encontraram uma taxa de germinação baixíssima para *M. minutiflora* no campo: aproximadamente 1%. Condé & Garcia (1985) também encontraram uma porcentagem de germinação baixa para *U. decumbens* (29%) em condições de laboratório e, segundo estes autores, isto é devido a uma pronunciada dormência encontrada nesta espécie.

Períodos de armazenamento diferentes também podem causar variações tanto na viabilidade quanto na germinação das sementes (Silva & Ataroff 1985, Freitas 1999). Aproximadamente 157 espécies pertencentes a 75 gêneros da família Poaceae contêm um banco de sementes persistente, apresentando dormência fisiológica (Baskin & Baskin 1998). Muitas gramíneas apresentam um período de dormência para evitar a germinação durante a estação seca, persistindo, portanto, no banco de sementes enquanto esperam condições propícias para germinar, como o início do período de chuvas (Silva & Ataroff 1985). Assim, diferenças nos tempos e condições de armazenamento podem explicar as diferenças nas taxas de germinação obtidas. Neste estudo as sementes foram armazenadas durante cinco meses e, talvez, um tempo de armazenamento maior poderia ter resultado em uma maior germinação de *E. inflexa* e de *U. decumbens*.

Outro fator que pode estar atuando é a diferença na viabilidade das sementes, que pode variar bastante entre lotes de sementes diferentes. Neste estudo, a espécie nativa, *E. inflexa*, apresentou 43% de suas sementes viáveis e a espécie invasora, *U. decumbens*, apresentou 74% de suas sementes viáveis. A maior viabilidade de sementes da espécie invasora em relação à espécie nativa pode ser devido à sua estratégia reprodutiva. *U. decumbens*, entre outras gramíneas invasoras das savanas neotropicais, é uma espécie apomítica obrigatória (Skerman & Riveros 1989). A apomixia é um método de reprodução assexuada que imita a reprodução através da polinização e fertilização, porém, na apomixia as

células sexuais masculinas e femininas não se unem para formar o zigoto e é uma célula somática que dá origem ao embrião da semente (Bashaw & Hanna 1990). A reprodução cruzada acontecerá se houver indivíduos nas redondezas com a maturação das inflorescências coincidindo. Assim, espécies que são apomíticas facultativas e que adotem preferencialmente a estratégia da reprodução cruzada, poderão produzir um número menor de sementes viáveis, produzindo um número maior de sementes abortadas (quando a fertilização não ocorre) do que se adotassem preferencialmente a autofertilização (Daehler 1998), o que acontece em 100% das vezes nas espécies apomíticas obrigatórias, como *U. decumbens*. Daehler (1998) constatou baixa viabilidade entre indivíduos de uma espécie apomítica facultativa, que variava de zero a mais de 50% de sementes viáveis. Ainda, já que fatores abióticos e bióticos irão determinar o limiar entre a reprodução cruzada e a autofertilização em uma população apomítica facultativa (Richards 1990), populações de diferentes locais ou uma população em diferentes anos, lidando com diferentes conjuntos de fatores bióticos e abióticos, poderão produzir quantidades variáveis de sementes viáveis.

A maior viabilidade e a maior capacidade de germinação da espécie invasora podem representar uma vantagem em relação à espécie nativa (Baruch *et al.* 1989, Klink 1996), porém, outros fatores relacionados com a biologia reprodutivas das espécies devem ser considerados. Temperatura, fotoperíodo, disponibilidade de água são alguns dos fatores abióticos que indicam para a planta se as condições do ambiente estão propícias para que ela possa germinar (Baskin & Baskin 2001). No entanto, fatores bióticos, como a presença de potenciais competidores no ambiente, também irão afetar o momento da germinação, podendo fazer com que as plantas atrasem ou acelerem sua germinação na presença de plântulas ou de outras sementes no solo (Bergelson & Perry 1989, Orrock & Christopher 1997, Murray 1998). Ambientes competitivos, onde há uma grande densidade de sementes no solo, por exemplo, podem acelerar a germinação. A planta cuja semente germinar mais cedo produzirá plântulas que crescerão mais rapidamente e serão maiores (por terem mais tempo

de vida e por acumularem mais recursos), e poderão manter certa dominância competitiva sobre aquelas que germinarem depois, sendo que apenas um dia de diferença pode contribuir substancialmente na biomassa final (Orrock & Christopher 1997). Certos mecanismos relacionados com a síndrome de dispersão das sementes podem gerar aglomerados de sementes no banco de sementes, o que dará origem a um ambiente altamente competitivo se todas as sementes germinarem ao mesmo tempo (Gurevitch *et al.* 2002).

Tanto a espécie nativa, *E. inflexa*, quanto a espécie invasora, *U. decumbens*, possuem fenologias reprodutivas similares e, portanto, pertencem ao mesmo grupo fenológico, precoces de ciclo longo, ou seja, entram no grupo de espécies que iniciam sua floração no início do período de chuvas e a dispersão de propágulos ocorre até o final da estação seca (Almeida 1995). Assim, estas gramíneas produzem uma grande quantidade de sementes que serão dispersas na mesma época, podendo gerar áreas onde a densidade de sementes é relativamente alta – há dados que sugerem, por exemplo, que uma população madura de *Melinis minutiflora* pode produzir aproximadamente entre 180,000 e 420,000 sementes²ano⁻¹ (Skerman and Riveros 1990 *apud* Barger *et al.* 2003). Portanto, a germinação acelerada pode ser favorecida nessas situações, levando as espécies que germinarem primeiro a produzir plântulas mais vigorosas que irão conseguir se estabelecer, mantendo uma vantagem competitiva perante os indivíduos que germinarem depois, sejam eles competidores intra ou interespecíficos (Bergelson & Perry 1989, Orrock & Christopher 1997, Murray 1998).

No laboratório, *U. decumbens* iniciou sua germinação antes de *E. inflexa*, o que pode levar a uma vantagem competitiva pela espécie invasora. As sementes de *U. decumbens* iniciaram a germinação seis dias após a semeadura e finalizaram 24 dias após a semeadura, enquanto a germinação das sementes de *E. inflexa* teve início nove dias após a semeadura, terminando 15 dias após a semeadura, e o índice de velocidade de germinação (IVG) médio foi maior para *U. decumbens* em relação a *E. inflexa*. Klink (1996) também verificou uma

velocidade de germinação maior para a gramínea exótica *A. gayanus*, que iniciou a germinação, em laboratório, um dia após a sementeira, enquanto que as gramíneas nativas *E. inflexa* e *S. tenerum* germinaram, em laboratório, 7 e 13 dias após a sementeira, respectivamente.

No experimento com as plantas envasadas, a espécie invasora também iniciou sua germinação antes da espécie nativa, o que pode ter afetado o desempenho das plântulas. É possível que, nos tratamentos mistos, os indivíduos da espécie invasora que germinaram mais cedo, puderam acumular recursos e crescer mais rapidamente, possivelmente provocando um sombreamento para as plântulas da espécie nativa que germinaram depois, reduzindo a quantidade de radiação luminosa na superfície do solo e causando uma desvantagem competitiva para a espécie nativa desde cedo (D'Antonio *et al.* 2001). Além disso, a proporção de sementes da espécie nativa que germinou foi dependente do tratamento, mostrando que a densidade de sementes da espécie invasora afetou a germinação da espécie nativa. Ainda, o número de indivíduos que se estabeleceu nos tratamentos puros de *U. decumbens* foi maior que o número de indivíduos que se estabeleceu nos tratamentos puros de *E. inflexa*. Isso demonstra que a espécie invasora, *U. decumbens*, tem uma capacidade de estabelecimento maior que a espécie nativa.

Um número alto de indivíduos de *U. decumbens* sobreviveu e persistiu ao longo do tempo em todos os tratamentos, enquanto que *E. inflexa* teve uma sobrevivência maior na ausência de *U. decumbens*. A interação entre as espécies afetou a sobrevivência e o crescimento da espécie nativa. Nos tratamentos mistos, além de terem tido uma sobrevivência menor, os indivíduos de *E. inflexa* que persistiram tiveram seu crescimento suprimido pela espécie invasora. Esses indivíduos não cresceram em número de perfilhos, permanecendo vegetativos, de tamanho diminuto e com poucas folhas pequenas. Isso pode ter ocorrido devido a uma forte competição na aquisição dos recursos (nutrientes, água, luz), onde os

indivíduos de *E. inflexa* teriam sido incapazes de adquirir recursos suficientes para promover seu crescimento.

Muitos aspectos em relação ao desempenho de uma espécie são considerados através de *trade-offs*, sendo um deles o *trade-off* crescimento/reprodução, onde o indivíduo precisa optar entre investir no crescimento ou na reprodução, já que a reprodução tem um custo elevado para a planta (Crawley 1997). Nos tratamentos puros, *E. inflexa* conseguiu se estabelecer e crescer, produzindo indivíduos com muitos perfilhos. No entanto, somente três indivíduos se reproduziram nesses tratamentos, pois os demais ainda se encontravam, após um ano, em fase de crescimento e de armazenamento de recursos para sobrevivência e defesa (Crawley 1997). Por outro lado, *U. decumbens* conseguiu se desenvolver e alocou recursos tanto para sobreviver, como para crescer e se reproduzir, produzindo, ainda, um número alto de sementes. Apesar do crescimento e da fecundidade de *U. decumbens* ter sido maior nos tratamentos onde ela se encontrava em menor densidade, um número grande de indivíduos cresceu e se reproduziu em todos os tratamentos, sendo que até indivíduos com somente um perfilho se reproduziram. Isto parece indicar que *E. inflexa* adota uma estratégia distinta de *U. decumbens*, alocando mais recursos para o crescimento do que para a reprodução, enquanto que *U. decumbens* investe concomitantemente em crescimento e em reprodução. Isto sugere que o uso dos recursos pela espécie invasora é mais eficiente.

A construção e o tempo de vida das estruturas e a alocação de recursos entre folhas, caules, raízes e sementes variam entre espécies. Esta variação pode se dar em algumas dimensões que irão afetar suas estratégias ecológicas, especialmente a maneira na qual uma espécie retém carbono durante seu crescimento vegetativo e garante a transmissão de seus genes (Westoby *et al.* 2002). Um dos eixos desta variação, chamado de eixo do uso de recursos, está relacionado com a capacidade das espécies em explorar ambientes ricos e pobres em nutrientes e reflete os *trade-offs* entre características vantajosas em determinados ambientes de acordo com a disponibilidade de recursos (Wilson *et al.* 1999). Muitos autores

concordam que a característica que captura de forma mais completa a essência desse eixo é a área foliar específica (Reich *et al.* 1997, Wright *et al.* 2004, Lambers *et al.* 2008).

De modo geral, espécies com área foliar específica pequena possuem estratégias associadas a taxas de decomposição mais baixas, lento rebrotamento de partes vegetais e conservação de nutrientes (Reich *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004, Lambers *et al.* 2008). Uma vez que o tempo de vida foliar é mais duradouro, é de interesse da planta que seus inimigos naturais (herbívoros e patógenos) se mantenham longe. Para isso, estas espécies possuem folhas mais grossas, tecidos densos e uma grande quantidade de metabólitos secundários (e.g. taninos) (Westoby *et al.* 2002). É justamente esta quantidade de taninos e outros metabólitos que geram a decomposição e o rebrotamento mais lento de suas estruturas, já que depende de uma engenharia mais complexa (Aerts 1999, Lambers *et al.* 2008). Todos estes atributos estão associados a situações de crescimento lento, normalmente encontrado em ambientes mais secos e menos ricos em nutrientes e em espécies adaptadas a sombra do sub-bosque das florestas (Aerts 1999, Reich *et al.* 2003, Lambers *et al.* 2008). Já espécies com área foliar específica grande possuem altas taxas de decomposição, rápido rebrotamento de partes vegetais, altas taxas fotossintéticas, alta concentração de nitrogênio foliar e tempo de vida foliar curto, o que está associado a altas taxas de crescimento relativo (Poorter & Evans 1998, Westoby *et al.* 2002, Wright *et al.* 2004, Lambers *et al.* 2008). Essas espécies são encontradas principalmente em ambientes mais ricos em nutrientes, água e luz (Aerts 1999, Westoby *et al.* 2002, Lambers *et al.* 2008).

A média da área foliar específica foi maior para a espécie invasora e está associada com características que irão determinar seu potencial de crescimento. Outros estudos também encontraram área foliar específica, taxas fotossintéticas e conteúdos de nitrogênio foliar maiores em gramíneas africanas, comparadas às gramíneas nativas (Baruch & Goldstein 1999, Baruch & Jackson 2005). Baruch & Goldstein (1999) também verificaram um custo de construção mais baixo para as espécies invasoras em relação às espécies nativas. O custo de

construção das folhas de espécies que apresentam área foliar específica maior tende a ser baixo, já que possuem tecidos menos densos. Isso resulta em uma maior eficiência no uso de recursos, com menor investimento de energia na construção de uma unidade foliar (Poorter 1994).

O conteúdo de nitrogênio foliar reflete a quantidade de proteínas utilizadas na fotossíntese - onde até 50% das proteínas contidas na folha serão utilizadas na síntese da enzima ribulose 1,5 bisfosfatocarboxilase/oxigenase (RUBISCO ou RuBPCase) - e está fortemente relacionado com a capacidade fotossintética (e.g.: taxa de transporte de elétron, capacidade de carboxilação) (Pearcy & Ehleringer 1984, Mooney & Ehleringer 1997). Como o nitrogênio é um nutriente que limita o crescimento das plantas, o uso eficiente do nitrogênio contribui para o fitness da planta (Aerts & Chapin 1999). A eficiência no uso do nitrogênio fotossintetizante, dada pela capacidade fotossintética por unidade de nitrogênio, diminui com a diminuição do conteúdo de nitrogênio foliar, tanto em espécies C_3 quanto em espécies C_4 (Field & Mooney 1986, von Caemmerer 2000). Assim, também há uma correlação entre eficiência no uso do nitrogênio fotossintetizante e área foliar específica, onde espécies com área foliar específica maior terão mais eficiência no uso do nitrogênio fotossintetizante, determinando o potencial de crescimento de uma espécie (Poorter & Evans 1998, Wright *et al.* 2004).

Já foram verificadas grandes diferenças na eficiência no uso do nitrogênio fotossintetizante entre grupos funcionais como, por exemplo, entre espécies C_3 e C_4 . E espécies C_4 tendem a ser mais eficientes no uso do nitrogênio fotossintetizante que as espécies C_3 , já que altas taxas fotossintéticas podem ser mantidas com uma quantidade menor de RUBISCO (Sage & Pearcy 1987). Nas plantas com o metabolismo fotossintético C_3 , a fotossíntese ocorre nas células do mesófilo foliar, onde a carboxilação do CO_2 atmosférico é catalisada pela RUBISCO que, além de catalisar a carboxilação da ribulose 1,5 bisfosfato,

também catalisa sua oxigenação, dando início ao processo de fotorrespiração. No metabolismo fotossintético C_4 , a enzima RUBISCO está ausente das células do mesófilo foliar e o CO_2 atmosférico liga-se ao fosfoenolpiruvato (PEP), por meio da atividade da enzima PEP carboxilase (PEPCase), que diferentemente da RUBISCO, apresenta alta afinidade pelo seu substrato (HCO_3^-), minimizando a ocorrência da fotorrespiração (Mooney & Ehleringer 1997, Gurevitch 2002, Souza *et al.* 2005). No entanto, Pearcy & Ehleringer (1984) sugerem que espécies C_3 e C_4 podem ser comparadas com relação ao desempenho fotossintético se ambas ocorrem em ambientes similares e possuem formas de vida similares, já que o metabolismo da via fotossintética é somente uma das características que pode determinar o sucesso de uma espécie num determinado ambiente.

Assim, a área foliar específica maior da espécie invasora, relacionada a taxas fotossintéticas e conteúdo de nitrogênio foliar maior, levando a uma maior eficiência no uso do nitrogênio fotossintetizante, é uma vantagem determinante para seu sucesso como competidora em relação à espécie nativa, já existe uma grande diferença nos requerimentos de nitrogênio entre espécies C_3 e C_4 : uma folha de uma espécie C_4 necessita de 13 a 19% da quantidade de RUBISCO que uma folha de uma espécie C_3 necessita para atingir a mesma taxa de assimilação de luz saturante (Pearcy & Ehleringer 1984). Diferenças na eficiência do uso do nitrogênio fotossintetizante entre espécies C_3 e C_4 constituem, sobretudo, resultado da eficiência de mecanismos que concentram CO_2 nas espécies C_4 . Entretanto, diferenças na eficiência do uso do nitrogênio fotossintetizante entre espécies podem ser causadas por diferenças na alocação de nitrogênio entre moléculas do aparato fotossintético e moléculas que não estão envolvidas na fotossíntese, e diferenças na alocação do nitrogênio dentre as diferentes funções do aparato fotossintético (Poorter & Evans 1998, Hikosaka 2004). Dependendo das condições ambientais, como variações na incidência da luz, as plantas podem alterar a distribuição do nitrogênio entre transportadores de elétrons, ATP sintases e enzimas do Ciclo de Calvin, em detrimento de RuBPCases (Hikosaka 2004).

O potencial máximo aparente do uso da luz foi maior para a espécie nativa, indicando uma maior eficiência máxima do fotossistema II (Maxwell & Johnson 2000). No entanto, os indivíduos de *E. inflexa*, nos tratamentos mistos, apresentaram uma grande variação no potencial máximo aparente do uso da luz: havia folhas cujo potencial máximo aparente de uso da luz era em torno de 0,7 a 0,8, indicando folhas saudáveis, mas também havia folhas que apresentaram um potencial máximo aparente de uso da luz entre 0,2 e 0,4, indicando a ocorrência de fotoinibição e condições estressantes para essa espécie (Maxwell & Johnson 2000).

O fato de, neste estudo, a espécie nativa ter apresentado uma capacidade fotossintética (PSII e ETR) maior que a espécie invasora, suas taxas fotossintéticas foram menores. A maior capacidade fotossintética pode indicar um potencial maior na aparelhagem fotoquímica e na eficiência do uso da luz por esta espécie (Allred *et al.* 2010), porém, os elétrons podem estar sendo utilizados em processos competitivos, como na fotorespiração (Maxwell & Johnson 2000), o que ocorre nas espécies C₃, como é o caso da espécie nativa. Outro fator que pode estar ocorrendo está relacionado com diferenças na alocação do nitrogênio entre moléculas do aparato fotossintético, o que levaria a uma taxa de transporte de elétrons (ETR) maior sem necessariamente apresentar taxas fotossintéticas maiores (von Caemmerer & Farquhar 1981).

A espécie invasora, *U. decumbens*, apresentou uma maior taxa fotossintética e maior eficiência no uso da água em relação a espécie nativa, *E. inflexa*. Isso já era esperado uma vez que *U. decumbens* é uma espécie C₄ e *E. inflexa* é uma espécie C₃ (Mooney & Ehleringer 1997). No entanto, a média da área foliar total encontrada para a espécie invasora foi quase 60% maior em relação à média encontrada para a espécie nativa. Ou seja, a espécie invasora tem uma área para interceptar luz e capturar CO₂ quase 60% maior, possibilitando um ganho maior mesmo que as taxas fotossintéticas fossem iguais (Reich *et al.* 1997, Allred *et al.* 2010).

As populações puras da espécie nativa e da espécie invasora apresentaram uma capacidade fotossintética (èPSII e ETR) maior que as populações mistas, tanto no campo quanto no experimento com plantas envasadas. Alterações na eficiência do fotossistema II (èPSII) podem ter duas causas: um fechamento nos centros de reação do fotossistema II, resultado da saturação por luz, ou a ocorrência de fotoinibição, o que é observado em plantas expostas a condições estressantes (Maxwell & Johnson 2000). Portanto, uma diminuição na eficiência do fotossistema II quando ambas as espécies ocorrem juntas pode ser indicativo de estresse, por exemplo, processos competitivos. Os indivíduos das populações puras do campo também apresentaram taxas fotossintéticas maiores em relação aos indivíduos das populações mistas, demonstrando que a competição afeta a taxa de assimilação de ambas as espécies.

A fenologia vegetativa das savanas tropicais é, normalmente, interpretada como uma adaptação às condições estacionais destes ambientes (Sarmiento 1983). Durante os meses favoráveis do ano, as gramíneas maximizam a assimilação fotossintética, crescem e reproduzem (Almeida 1995, Silva & Ataroff 1985). No entanto, durante a estação seca, a disponibilidade hídrica do solo é reduzida, o que pode afetar a capacidade fotossintética das espécies. O número de folhas e, portanto, da área investida para a aquisição de CO₂, pode variar ao longo do ano, especialmente em ambientes sazonais (Mooney & Ehleringer 1997). Durante o experimento com as plantas envasadas, pode-se observar que os perfilhos reprodutivos da espécie invasora, *U. decumbens*, morreram uma vez terminada a reprodução, podendo ou não se desprender da planta. Esta espécie, portanto, perde folhas ao longo do ano, diminuindo a área investida para aquisição de CO₂ e gerando uma grande quantidade de biomassa morta, uma vez que muitos perfilhos por indivíduo se tornam reprodutivos. Baruch & Bilbao (1999) verificaram que *H. rufa*, uma gramínea C₄ invasora da savana venezuelana, não tem grande tolerância a períodos de seca, perdendo suas folhas na estação seca e, conseqüentemente, diminuindo sua taxa fotossintética total, enquanto as folhas de *T.*

plumosus, uma gramínea nativa da savana venezuelana, persiste por mais tempo durante a seca.

Na estação chuvosa, quando as medidas da eficiência do fotossistema II foram tomadas, a variação na eficiência do fotossistema II entre as populações puras e mistas para a espécie invasora foi menor do que a variação para a espécie nativa. Como já foi dito, as taxas de assimilação e transpiração também diminuíram, para ambas as espécies, nas populações mistas, em relação às populações puras. No entanto, as medidas de trocas gasosas foram tomadas na estação seca, e a espécie invasora apresentou uma variação maior na taxa de assimilação e transpiração nessa condição. Aparentemente, a espécie invasora necessita de uma quantidade maior de água para manter sua taxa de assimilação alta. Pode-se considerar, então, que a espécie nativa é menos afetada pela competição quando a água é um fator limitante.

Embora haja muito debate a cerca da importância da competição interespecífica em ambientes pobres e ricos em nutrientes (Grime 1977, Grime 1988, Tilman 1985), a competição em ambientes pobres em nutrientes é, principalmente, por nutrientes (Aerts 1999), onde ainda pouco se sabe sobre os padrões de alocação de biomassa em resposta a competição por nutrientes ou quais as características das raízes que podem influenciar na sua habilidade para competir pelos nutrientes (Fransen *et al.* 1999, Cahill Jr. 2003, Wardle & Peltzer 2003).

A aquisição de nutrientes do solo vai depender tanto de características morfológicas quanto de características fisiológicas das espécies (Aerts & Chapin 1999). Características morfológicas estão relacionadas com a proliferação de raízes, aumentando a alocação de biomassa para as raízes, enquanto que as características fisiológicas estão relacionadas com a cinética de captura dos nutrientes, aumentando a quantidade de bombas de próton e proteínas por unidade de massa radicular (Jackson *et al.* 1990). No entanto, em ambientes pobres em nutrientes, a taxa de difusão dos nutrientes no solo é baixa e, para aumentar a aquisição de recursos, as raízes teriam que se movimentar em direção aos nutrientes (Aerts

1999). Portanto, acredita-se, que nesses ambientes, as características morfológicas serão mais importantes na aquisição dos recursos em relação às características fisiológicas, já que aumentar a cinética de captura dos nutrientes não vai aumentar a captura dos nutrientes, dado que não há nutrientes abundantes no solo (Aerts & Chapin 1999). Cahill Jr. (2003) e Wardle & Peltzer (2003) se propuseram a investigar padrões de alocação de biomassa em gramíneas em resposta à competição por nutrientes e não encontraram diferenças nos padrões de alocação de biomassa entre as raízes das espécies, indicando que não se pode assumir que uma maior alocação de biomassa para raízes vá necessariamente aumentar a habilidade da planta na competição por nutrientes. Fransen *et al.* (1999) se propuseram a examinar a plasticidade morfológica e fisiológica de raízes em resposta a enriquecimentos por nutrientes utilizando gramíneas provenientes de ambientes pobres e ricos em nutrientes e também não encontraram diferenças nos padrões de alocação de biomassa. Cahill Jr. (2003) sugere outras características que podem aumentar a habilidade competitiva por recursos: a localização pontual das raízes - pode ser mais importante do que a quantidade de raízes; a proporção das raízes relacionadas com absorção; e mecanismos relacionados com outros processos ecológicos (i.e. associações com fixadores de nitrogênio).

Muitas gramíneas tropicais possuem associações com bactérias fixadoras de N₂, principalmente do gênero *Azospirillum*, sendo comumente encontradas no solo e nas raízes de plantas de regiões tropicais da América do Sul e da África (Neyra & Dobereiner 1977, Baldani & Baldani 2005). Essas bactérias influenciam o crescimento e o conteúdo de nitrogênio da planta, tanto pela fixação biológica do nitrogênio quanto pela produção de auxina (hormônio de crescimento) (Neyra & Dobereiner 1977, Steenhoudt & Vanderleyden 2000, Baldani & Baldani 2005) e também poderão alterar a morfologia radicular, com um significativo aumento no número de raízes laterais o que resulta em maiores taxas de captura de minerais pelas raízes das plantas (Okon & Kapulnik 1986). A associação planta – *Azospirillum* só será bem sucedida se a bactéria for capaz de sobreviver no solo e atingir populações abundantes no sistema

radicular do seu hospedeiro. Deste modo, populações de *Azospirillum* irão se locomover em direção às raízes nas quais eles podem se beneficiar, obtendo carbono e energia. Conseqüentemente, plantas com maior produtividade terão populações mais numerosas de bactérias fixadoras de N₂ colonizando suas raízes (Steenhoudt & Vanderleyden 2000). Baldani *et al.* (1981) encontraram certa especificidade na colonização de raízes por espécies de *Azospirillum* em plantas com via fotossintética C₃ e C₄, onde *A. brasilense* foi encontrado preferencialmente colonizando gramíneas C₃ e *A. lipoferum*, gramíneas C₄. De acordo com uma compilação feita por Neyra & Dobereiner (1977), espécies do gênero *Urochloa* possuem uma quantidade maior de bactérias associadas as suas raízes em comparação com outras gramíneas C₄, incluindo *M. minutiflora*, outra gramínea invasora dos cerrados. Aliás, já foi constatada uma quantidade variando entre 10³ a 10⁷ células de *Azospirillum* por grama de raiz em espécies do gênero *Urochloa*, inclusive em *U. decumbens* (Reis Junior *et al.* 2004).

Há bastante evidência de que alterações na composição das espécies de uma comunidade devido à introdução de uma espécie exótica geram conseqüências nos processos de ciclagem de nutrientes (Ehrenfeld 2003). Existem duas teorias relacionadas à ciclagem do nitrogênio: aquela que envolve *feedbacks* positivos das espécies – onde se assume que espécies com tecidos mais ricos em nitrogênio possuem taxas de decomposição mais rápidas e contribuirão para aumentar a disponibilidade do nitrogênio no solo, e aquela que envolve *inputs e outputs* das espécies – onde as espécies possuem diferentes atributos importantes que podem afetar perdas e ganhos de nitrogênio como, por exemplo, ganhos através de interações simbióticas e assimióticas de fixação de nitrogênio ou perdas de nitrogênio causadas por queimas (Knops *et al.* 2002).

Alguns autores acreditam que ambientes pobres em nutrientes são caracterizados por espécies que apresentam estratégias relacionadas com a conservação/retenção de nutrientes nos tecidos (tecidos com taxas de retorno baixas, concentrações de nutrientes baixas e concentrações altas de metabólitos secundários), o que gera uma decomposição mais lenta e,

portanto, levaria a menores *feedbacks* de nitrogênio (Aerts 1999). Assim, quando estes ambientes são invadidos por espécies que possuem tecidos que se decompõem mais rapidamente devido a maiores taxas de retorno, maiores concentrações de nutrientes e concentrações menores de metabólitos secundários, a quantidade de *feedbacks* no sistema irá aumentar (Aerts 1999, Knops *et al.* 2002). Alterando a disponibilidade de nitrogênio, pode-se favorecer a invasão, possivelmente, excluir espécies cuja estratégia seja de reter/ conservar os nutrientes (Aerts 1999, Funk & Vitousek 2007).

No entanto, têm-se verificado que a principal influência das espécies de plantas na ciclagem do nitrogênio se dá por meio de impactos nas perdas e ganho de nitrogênio; e espécies que diferem na eficiência no uso de nitrogênio não resultam em fortes *feedbacks* na ciclagem do nitrogênio, uma vez que a maior parte do nitrogênio mineralizado é imobilizada pelos decompositores microbiais, cumprindo assim um papel maior que as plantas na ciclagem do nitrogênio. Assim, as plantas irão depender do nitrogênio que não foi utilizado pelos decompositores microbiais. Paradoxalmente, o processo de imobilização do nitrogênio pelos decompositores é controlado por *inputs* de carbono, liberados e regulados pelas plantas, dos quais os decompositores dependem como fonte de energia. Deste modo, o aumento da produtividade da planta irá estimular a atividade dos decompositores, aumentando a imobilização do nitrogênio, e uma redução na produtividade da planta irá aumentar a quantidade de nitrogênio mineralizada no solo (Neyra & Dobereiner 1977, Knops *et al.* 2002). Assim, a grande produtividade das gramíneas africanas, com grandes produções de biomassa, além de modificar o regime de queimas, gerando mais combustível, também pode causar uma alteração na ciclagem do nitrogênio (D'Antonio & Vitousek 1992, Baruch & Bilbao 1999), estimulando a atividade dos decompositores nos períodos de maior produtividade.

Espera-se que características que levam a baixas taxas de perda de nitrogênio sejam selecionadas em ambientes pobres em nutrientes (Aerts 1999, Reich *et al.* 2003, Lambers *et al.* 2008). Deste modo, espécies que possuem área foliar específica pequena, associada a taxas de

crescimento relativo menores, taxas de decomposição mais baixas, lento rebrotamento de partes vegetais e conservação de nutrientes serão favorecidas nestes ambientes (Reich *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004, Lambers *et al.* 2008). No entanto, de acordo com a hipótese de flutuação de recursos, que propõe que a invasão é facilitada quando há alta disponibilidade de recursos causados por distúrbios (Davis *et al.* 2000), que podem ou não ser freqüentes, uma espécie invasora irá persistir no ambiente se ela for melhor sucedida na aquisição ou no uso dos recursos limitantes (Baruch *et al.* 1985, Funk & Vitousek 2007), ou se ela ativamente provocar um aumento na disponibilidade dos recursos, alterando o ciclo de nitrogênio, promovendo fogo ou possuindo associações novas (D'Antonio e Vitousek 1992, Aerts 1999, Ehrenfeld 2003). Assim, alterações na ciclagem dos nutrientes, em especial do nitrogênio, podem favorecer a persistência e a disseminação da espécie invasora no ambiente, aumentando ainda mais o sucesso da invasão. É o caso da espécie invasora, *U. decumbens*, já que ela pode manter populações grandes de bactérias fixadoras de nitrogênio em suas raízes.

Em uma revisão sobre as características que conferem melhor desempenho entre espécies invasoras e nativas, Daehler (2003) verificou que a condição de crescimento que mais favorecia as espécies nativas sobre as espécies invasoras eram os ambientes pobres em nutrientes. No geral, as gramíneas africanas parecem ter um requerimento nutricional maior, apresentando maior produtividade quando crescem em condições com maior disponibilidade de recursos (Baruch *et al.* 1985, Bilbao & Medina 1990). Nas savanas venezuelanas, onde há um gradiente altitudinal com variação na pluviosidade e disponibilidade de nutrientes, a gramínea nativa, *T. plumosas*, resiste à invasão por *H. rufa* e *M. minutiflora* nos locais mais secos e menos férteis, porém nos locais onde há uma maior disponibilidade de água e nutrientes, as gramíneas invasoras deslocam a gramínea nativa (Baruch *et al.* 1985). Barger *et al.* (2003) também verificaram uma resistência da comunidade nativa a invasão por *M. minutiflora* na ausência de distúrbios.

Uma vez que a espécie nativa, *E. inflexa*, possui área foliar específica menor em relação à espécie invasora, espera-se ela apresente uma perda menor de nutrientes e, conseqüentemente, uma maior conservação/retenção dos nutrientes, o que favoreceria a persistência em ambientes como o cerrado (Aerts 1999, Lambers *et al.* 2008). No entanto, com a ocorrência de distúrbios e possíveis alterações na disponibilidade de nutrientes, a gramínea nativa pode ser deslocada pela gramínea invasora, *U. decumbens*, que apresenta maior capacidade de colonizar novas áreas, exibindo maior germinação e estabelecimento, maior produtividade, alterando a ciclagem do nitrogênio, e apresenta maiores taxas fotossintéticas, sendo mais eficiente no uso do nitrogênio.

Muitos estudos que compararam taxas fotossintéticas e eficiência no uso do nitrogênio entre espécies invasoras e espécies nativas, verificaram uma maior taxa fotossintética e maior eficiência no uso do nitrogênio para as espécies invasoras (Baruch *et al.* 1985, Baruch & Goldstein 1999, Smith & Knapp 2001, McDowell 2002, Niu *et al.* 2006, Funk & Vitousek 2007). Na revisão feita por Daehler (2003) acerca das características relacionadas com o desempenho de espécies invasoras, uma das tendências mais significativas encontradas foi a maior área foliar total e os menores custos de construção para as espécies invasoras, o que está relacionado com uso de recurso mais eficiente (Reich *et al.* 1997, Lambers *et al.* 2008), mostrando que características relacionadas com o *fitness* da espécie são determinantes para o sucesso da invasão. No entanto, o desempenho competitivo das espécies invasoras, quando o resultado é determinado por características relacionadas com o *fitness*, pode variar dependendo das condições ambientais (Daehler 2003). Assim, dependendo da frequência de distúrbios e, conseqüentemente, da disponibilidade de nutrientes, a comunidade de gramíneas nativas de ambientes pobres em nutrientes, como o Cerrado, tem a possibilidade de resistir à invasão, possivelmente demonstrando um maior desempenho competitivo nessas condições (Aerts 1999).

Conclusão

- A gramínea nativa, *E. inflexa*, e a gramínea invasora, *U. decumbens*, divergem em características que influenciam suas habilidades competitivas. A gramínea invasora possui atributos morfológicos, fisiológicos e reprodutivos que a torna competitivamente superior, tais como: maior viabilidade das sementes e maior capacidade de germinação, maior área foliar específica, maior taxa fotossintética e maior eficiência no uso do nitrogênio.

- A espécie nativa, *E. inflexa*, apresenta estratégias mais adequadas a ambientes pobres em nutrientes, como maior retenção de nutrientes em relação à espécie invasora, *U. decumbens*. Isso favoreceria sua persistência em ambientes como o cerrado.

- Distúrbios no solo que causam aumento na disponibilidade de nutrientes devem favorecer o sucesso da invasão por *U. decumbens* e sua persistência no ambiente.

Referências Bibliográficas

- AERTS, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50(330): 29-37.
- AERTS, R. & CHAPIN, F.S.III. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Researches* 30: 1-67.
- ALLRED, B.W., FUHLENDORF, S.D., MONACO, T.A. & WILL, R.D. 2010. Morphological and physiological traits in the success of the invasive plant *Lespedeza cuneata*. *Biological Invasions* 12: 739-749.
- ALMEIDA, S.P. 1995. Grupos fenológicos da comunidade de gramíneas perenes de um campo cerrado no Distrito Federal, Brasil. *Pesq. agropec. bras.* 30(8): 1067-1073.
- BALDANI, J.I., PEREIRA, P.A.A., ROCHA, D.E.M. & DOBEREINER, J. 1981. Especificidade na infecção de raízes por *Azospirillum* spp em plantas com via fotossintética C3 e C4. *Pesq Agropecuária Brasileira* 16: 325-330.
- BALDANI, J.I. & BALDANI, V.L.D. 2005. History on the biological nitrogen fixation in graminaceous plants: special emphasis on the Brazilian experience. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 77(3): 549-579.
- BARGER, N.N., D'ANTONIO, C.M., GHNEIM, T. & CUEVAS, E. 2003. Constraints to colonization and growth of the African grass, *Melinis minutiflora*, in a venezuelan savanna. *Plant Ecology* 167: 31-43.
- BARUCH, Z., LUDLOW, M.M. & DAVIS, R. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C₄ grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67: 388-393.

- BARUCH, Z., HERNANDEZ, A.B. & MONTILLA, M.G. 1989. Dinamica del crecimiento, fenologia y reparticion de biomasa gramineas natives y introducidas de una sabana neotropical. *Ecotropicos* 2(1): 1-13.
- BARUCH, Z. & BILBAO, B. 1999. Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C₄ grasses in a Neotropical savanna. *Oecologia* 119: 510-520.
- BARUCH, Z. & GOLDSTEIN, G. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121: 183-192.
- BARUCH, Z. & JACKSON, R.B. 2005. Responses of tropical and invader C₄ grasses to water stress, clipping and increased atmospheric CO₂ concentration. *Oecologia* 145: 522-532.
- BASHAW, E.C. & HANNA, W.W. 1990. Apomictic reproduction. In: CHAPMAN, G.P. ed., *Reproductive Versatility in the Grasses*, pp. 100-130. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. 1998. Ecology of seed dormancy and germination in grasses. In: Cheplick, G.P. ed., *Population Biology of Grasses*, pp. 30-83. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. 2001. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, California, USA. 667p.
- BERGELSON, J. & PERRY, R. 1989. Interspecific competition between seeds: relative planting date and density affect seedling emergence. *Ecology* 70(6): 1639-1644.
- BILBAO, B. & MEDINA, E. 1990. Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture-grass. *Journal of Biogeography* 17: 421-425

- BLOSSEY, B. & NOTZOLD, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887-889.
- BOLKER, B.M. & PACALA, S.W. 1999. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *Am. Naturalist* 153 (6): 575-602.
- CAHILL JR., J. F. 2003. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. *Journal of Ecology* 91(4): 532-540.
- CAVALCANTI, R.B. & JOLY, C.A. 2002. Biodiversity and Conservation Priorities in the Cerrado Region. In: Oliveiras, P.S. & Marquis, R.J. eds., *The Cerrados of Brazil*, pp. 351-367. Columbia University Press, New York.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- CLAYTON, W.D., HARMAN, K.T. and WILLIAMSON, H. (2009 onwards). GrassBase - The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db/www/imp03316.htm> [accessed 23 November 2009; 23:00 GMT].
- COLAUTTI, R.I., RICCIARDI, A., GRIGOROVICH, I.A. & MACISAAC, H.J. 2004. Is Invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7: 721-733.
- CONDÉ, A.R. & GARCIA, J. 1985. Efeito da época de colheita sobre o potencial de armazenamento das sementes do capim-braquiária, em condições ambientais. *Rev. Bras. de Sementes* 7(2): 85-92.
- COUTINHO, L.M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: GOLDAMMER, J. (ed.) *Fire in the Tropical Biota*. Berlin, Springer-Verlag, pp: 273-291.

- COUTINHO, L.M. 2002. O bioma do cerrado. In: Aldo Luiz Klein (ed.) *Eugen Warming – Cerrado brasileiro um século depois*. Pp.77-92. Editora Unesp.
- CRAINE, J.M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93: 1041-1052.
- CRAWLEY, M.J. 1997. Life history and environment. In: Crawley, M.J. ed., *Plant Ecology* pp. 73-131. 2nd ed., Blackwell Publishing, Malden, MA, USA.
- D'ANTONIO, C.M. & VITOUSEK, P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grasse/fire cycle, and global change. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 23: 63-87.
- D'ANTONIO, C.M., HUGHES, R.F. & VITOUSEK, P.M. 2001. Factors influencing dynamics of two invasive C₄ grasses in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecology* 82(1): 89–104.
- DAEHLER, C. C. 1998. Variation in self-fertility and the reproductive advantage of self-fertility for an invading plant (*Spartina alterniflora*). *Evolutionary Ecology* 12: 553-568.
- DAEHLER, C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 183-211.
- DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- EHRENFELD, J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6: 503-523.
- FERREIRA, A.G. & BORGHETTI, F. 2004. Germinação – do básico ao aplicado. 1^a ed. Artmed, Porto Alegre, RS.
- FIGUEIREDO, L.F.A., GUSSONI, C.O. & CAMPOS, R.P. 2000. Levantamento da avifauna do Parque Estadual do Juquery, Franco da Rocha, São Paulo: uma avaliação autocrítica das técnicas de campo para inventários ornitológicos. *Bol. CEO* 14: 36-50.

- FILGUEIRAS, T.S. 2002. Herbaceous plant communities. In: OLIVEIRAS, P.S. & MARQUIS, R.J. eds., *The Cerrados of Brazil*, pp. 121-139. Columbia University Press, New York.
- FRANSEN, B., BLIJENBERG, J. & DE KROON, H. 1999. Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient patches. *Plant and Soil* 211: 179-189.
- FREITAS, G. K. 1999. Invasão biológica pelo capim-gordura (*Melinis minutiflora* Beauv.) em um fragmento de cerrado (A.R.I.E. Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP). Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.
- FUNK, J.L. & VITOUSEK, P.M. 2007. Resource use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446(26): 1079-1081.
- FURLEY, P.A. & RATTER, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. *Journal Biogeography* 15: 97-108.
- GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- GRIME, J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Jon Wiley & Sons Ltd., West Sussex, England. 419p.
- GUREVITCH, J., SCHEINER, S.M. & FOX, G.A. 2002. *The Ecology of Plants*. 1st ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA. 523p.
- HIKOSAKA, K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes and ecological implications. *J. Plant Res* 117: 481-494.

- HUBBELL, S.P. 1997. A unified theory of bio-geography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16:9-21.
- JACKSON, R.B., MANWARING, J.H., CALDWELL, M.M. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344: 58-60.
- KISSMANN, K.G. 1997. Plantas infestantes e nocivas. 2ed. São Paulo: BASF. 824p.
- KLINK, C.A. 1996. Germination and seedling establishment of two native and one invading African grass species in the Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 12: 139-147.
- KLINK, C.A, & MACHADO, R.B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1(1): 147-155.
- KLINK, C.A. & MOREIRA, A.G. 2002. Past and current human occupation and land - use. In: OLIVEIRAS, P.S. & MARQUIS, R.J. eds., *The Cerrados of Brazil*, pp. 69-88. Columbia University Press, New York.
- KNOPS, J.M.H., BRADLEY, K.L. & WEDIN, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5:454-466.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: com um estúdio de los climas de la tierra*. Fundo de Cultura Econômica, México.
- KORMAN, V. & PIVELLO, V.R. 2005. O desafio da conservação dos recursos naturais na região. In: PIVELLO, V.R. & VARANDA, E.M. eds., *O Cerrado Pé-de-Gigante*, pp. 274-282. SMA, SP.
- LAMBERS, H., CHAPIN III, F.S., PONS, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. Springer Publishers, USA. 344p.

- LAUENROTH, W.K. & AGUILERA, M.O. 1998. Plant-plant interactions in grasses and grasslands. In: Cheplick, G.P. ed., *Population Biology of Grasses*, pp. 209-230. Cambridge University Press, U.K.
- LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. 1997. *Tropical forest remnants*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- LOCKWOOD, J.L., CASSEY, P. & BLACKBURN, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (5): 223-228.
- LONSDALE, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80(5): 1522-1536.
- MaC DOUGALL, A.S., GILBERT, B. & LEVINE, J.M. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.
- MARTINS, C.R. & LEITE, L.L. Fenologia reprodutiva de gramíneas colonizadoras de áreas degradadas no Parque Nacional de Brasília. In: *Simpósio Nacional de Recuperação de Áreas Degradadas, 3.*, 1997. Viçosa. Anais. Ouro Preto/MG: Universidade Federal de Viçosa, 1997. p. 317-323.
- MAXWELL, K. & JOHNSON, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659-668.
- McDOWELL, S.C.L. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany* 89(9): 1431-1438.
- MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M., WALTER, B.M.T., SILVA Jr., M.C., REZENDE, A.V., FILGUEIRAS, T.S. & NOGUEIRA, P.E. 1998. Flora vascular do Cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P

- eds., *Cerrado: Ambiente e Flora*, pp. 289-556. Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária.
- MILTON, J.S. 1992. *Statistical Methods in the Biological and Health Sciences*. Int. ed. McGraw-Hill Inc., Highstown, NJ, USA. 526p.
- MINISTÉRIO DA AGRICULTURA. 1992. Regras para análise de sementes. Brasília, Ministério da Agricultura e Reforma Agrária, Secr. Nacional de Defesa Agropecuária, Departamento Nacional de Defesa Vegetal – CLAV.
- MOONEY, H.A. & EHLERINGER, J.R. 1997. Photosynthesis. In: Crawley, M.J. ed., *Plant Ecology* pp. 1-27. 2nd ed., Blackwell Publishing, Malden, MA, USA.
- MORENO, M.I.C., SCHIAVINI, I. & HARIDASAN, M. 2008. Fatores edáficos influenciando na estrutura de fitofisionomias do cerrado. *Caminhos de Geografia* 9(25): 173-194.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Tree* 10(2): 58-62.
- MURRAY, B.R. 1998. Density-dependent germination and the role of seed leachate. *Australian Journal of Ecology* 23: 411-418.
- MYERS, N., MITTERMEIR, R.A., MITTERMEIR, C.G., FONCSECA, A.B., KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- MYERS, J.H. & BAZLEY, D. 2003. *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge University Press, UK. 313 pp.
- NEYRA, C.A. & DÖBEREINER, J. 1977. Nitrogen fixation in grasses. In: Brady, N.C ed., *Advances in Agronomy* vol. 29, 3^a ed., pp. 1-38. Academic Press, New York, USA.

- NIU, S., ZHANG, Y., YUAN, Z., LIU, W., HUANG, J. & WAN, S. 2006. Effects of interspecific competition and nitrogen seasonality on the photosynthetic characteristics of C₃ and C₄ grasses. *Environmental and Experimental Botany* 57: 270–277.
- NOVEMBRE, A.D.L.C., CHAMMA, H.M.C.P. & GOMES, R.B.R. 2006. Viabilidade das sementes de braquiária pelo teste de tetrazólio. *Rev. Bras. de Sementes* 28(2): 147-151.
- OKON, Y. & KAPULNIK, Y. 1986. Development and function of *Azospirillum* – inoculated roots. *Plant and Soil* 90: 3-26.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: Oliveiras, P.S. & Marquis, R.J. eds., *The Cerrados of Brazil*, pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- ORROCK, J.L. & CHRISTOPHER, C.C. 1997. Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. *American Journal of Botany* 97(4): 694–699.
- PARSONS, J.J. 1972. Spread of African pasture grasses to the American tropics. *Journal of Range Management* 25(1): 12-17.
- PEARCY, R. W. & EHLERINGER, J. 1984. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell and Environment* 7:1-13.
- PIRES NETO, A.G., DA ROCHA, H.R., COOPER, M. & SHIDA, C.N. 2005. Caracterização física do cerrado Pé-de-Gigante e uso das terras na região. In: Pivello, V.R. & Varanda, E.M. eds., *O Cerrado Pé-de-Gigante*, pp. 16-28. SMA, SP. São Paulo.

- PIVELLO, V.R., SHIDA, C.N. & MEIRELLES, S.T. 1999-a. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 8: 1281-1294.
- PIVELLO, V.R., CARVALHO, V.M.C., LOPES, P.F., PECCININI A.A. & ROSSO, S. 1999-b. Abundance and distribution of native and alien grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) biological reserve. *Biotropica* 31(1): 71-82.
- POORTER, H. 1994. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: ROY, J. & GARNIER, E. eds., *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, pp. 111-127. SPB, The Hague.
- POORTER, H. & EVANS, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37.
- PYSEK, P., PRACH, K., REJMANEK, M. & WADE, M. 1995. *Plant invasions: general aspects and special problems*. SPB, Amsterdam.
- RAUNKIER, C. 1934. Life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford. 632p.
- REES, M., CONDIT, R., CRAWLEY, M., PACALA, S. & TILMAN, D. 2001. Long term studies of vegetation dynamics. *Science* 293 (5530): 650-655.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., ELLSWORTH, D.S. & UHL, C. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazon tree species. *Oecologia* 97(1): 62-72.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad.Sci.*94:13730-13734.
- REICH, P.B., WRIGHT, I.J., CAVENDER-BARES, J., CRAINE, J.M., OLEKSYN, J., WESTOBY, M. &

- WALTERS, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(3): 143-164.
- REIS-JUNIOR, F.B., SILVA, M.F., TEIXEIRA, K.R.S., URQUIAGA, S. & REIS, V.M. 2004. Identificação de isolados de *Azospirillum amazonense* associados a *Brachiaria* spp., em diferentes épocas e condições de cultivo e produção de fitormônio pela bactéria. *Rev. Bras. Ci. Solo* 28: 103-113.
- REJMANEK, M., RICHARDSON, D.M. & PYSEK, P. 2005. Plant invasions and invisibility of plant communities. *Vegetation Ecology*: 332-355.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P eds., *Cerrado: Ambiente e Flora*, pp. 89-166. Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária.
- RICHARDS, A.J. 1990. The implications of reproductive versatility for the structure of grass populations. In: CHAPMAN, G.P. ed., *Reproductive Versatility in the Grasses*, pp. 131-153. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RICHARDSON, D.M., PYSEK, P., REJMANEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- SAGE, R.F. & PEARCY, R.W. 1987. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. Part I. Leaf nitrogen, growth and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology* 84: 954-958.
- SAKAI A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., McCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N. &

- WELLER, S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 32: 305-332.
- SARMIENTO, G. 1983. Patterns of specific and phonological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. *Journal of Biogeography* 10: 373-391.
- SARMIENTO, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.
- SEABLOOM, E.W., HARPOLE, W.S., REICHMAN, O.J. & TILMAN, D. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *PNAS* 100(23): 13384-13389.
- SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE-SP, 2009. <http://www.ambiente.sp.gov.br/>. Acessado em Junho/2010.
- SILVA, J.F. & ATAROFF, M. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Western Venezuela. *Ecol. Plant.* 6(20): 41-51.
- SILVA, J.C.S. & ROCHA FILHO, G.A. 1991. Fisiologia da germinação de espécies dos Cerrados com potencial forrageiro. *Relatório técnico anual do Centro de Pesquisas Agropecuária dos Cerrados*, EMBRAPA : 33-36.
- SILVA, D.A. & KLINK, C.A. 2001. Dinâmica de foliação e perfilhamento de duas gramíneas C₄ e uma C₃ nativas do Cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 24(4): 441-446.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19(11): 605-611.
- SKERMAN, P.J. & RIVEROS, F. 1989. Tropical Grasses. Plant Production and Protection Series No. 23, Roma, Itália, 832p.

- SMITH, M.D. & KNAPP, A.K. 2001. Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic and native plant species in tallgrass prairie. *Int. Journal of Plant Science* 162(4): 785-792.
- SOUZA, A., MORAES, M.G. & RIBERIO, R.C.L.F. 2005. Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos. *Acta bot. bras.* 19(1): 81-90.
- STEENHOUDT, O. & VANDERLEYDEN, J. 2000. *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbiology Reviews* 24: 487-506.
- TILMAN, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, NY, USA.
- TILMAN, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-852.
- TURNER, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- VIEIRA, R.D. & CARVALHO, N.M. 1994. Testes de vigor em sementes. Jaboticabal, SP, FUNEP/UNESP. 164 p.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- VON CAEMMERER, S. 2000. Biochemical models of leaf photosynthesis. Collingwood Publishing, Australia.
- WARDLE, D.A. & PELTZER, D.A. 2003. Interspecific interactions and biomass allocation among grassland plant species. *OIKOS* 100: 497-506.

- WESTOBY, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- WESTOBY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., VESK, P.A. & WRIGHT, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions in variation between species. *Annual Review of Ecology & Systematics* 33: 125-159.
- WILLIAMS, D.G. & BARUCH, Z. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* 2: 123-140.
- WILLIAMSON, M. & FITTER, A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170.
- WILSON, P.J., THOMPSON, K. & HODGSON, J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155-162.
- 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., LUSK, C., MIDGLEY, J.J., NAVAS, M.L., NIINEMETS, U., 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* 428: 821-827.