
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

A PRESENÇA DE *PINUS* SPP. TORNA O AMBIENTE MAIS SUSCEPTÍVEL À
INVASÃO?

GIOVANA LETICIA CHIARI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Meste em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Dezembro
2018

GIOVANA LETICIA CHIARI

**A PRESENÇA DE *PINUS* SPP. TORNA O AMBIENTE MAIS SUSCEPTÍVEL
À INVASÃO?**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia do campus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista, como
parte dos requisitos para obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas
(Biologia Vegetal).

Orientadora: Prof^a. Dra. Alessandra Fidelis

Coorientadora: Dra. Lara Souza

Dezembro

2018

C532p Chiari, Giovana
A presença de Pinus spp. torna o ambiente mais susceptível a invasão? / Giovana Chiari. -- Rio Claro, 2018
68 p. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Alessandra Fidelis
Coorientadora: Lara Souza

1. Invasão biológica. 2. Invasibilidade. 3. Legado de invasão. 4. Cerrado. 5. Competição. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: A PRESENÇA DE PINUS ELLIOTTI TORNA O AMBIENTE MAIS SUSCEPTÍVEL À INVASÃO?


AUTORA: GIOVANA LETICIA CHIARI

ORIENTADORA: ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS

COORIENTADORA: LARA SOUZA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:


Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP


Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal/ UNESP

Prof. Dr. RODOLFO CESAR REAL DE ABREU
Divisão de Florestas e Estacoes Experimentais, Seção de Assis / Instituto Florestal do Estado de São Paulo

Rio Claro, 31 de outubro de 2018

Alterado o título para: A PRESENÇA DE PINUS SPP. TORNA O AMBIENTE MAIS SUSCEPTIVEL À INVASÃO?

Agradecimentos

Agradeço primeiramente aos meus pais, Dona Cleide e Seu Arnaldo, por todo o esforço de vocês para que eu pudesse estudar em uma Universidade pública. Na verdade não existem palavras suficientes para demonstrar minha gratidão. Muito obrigada.

À Estação Ecológica de Itirapina e todos os funcionários pela disponibilidade sempre que necessário.

Ao Seu João, técnico do Jardim Experimental pela ajuda e paciência comigo durante a realização dos experimentos.

À CAPES pela bolsa de mestrado concedida através do Programa de Pós-graduação. Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), ao departamento de Botânica, todos os discentes e funcionários.

Agradeço a todos os integrantes do Laboratório de Ecologia da Vegetação (LEVeg). Helô, Vagner, Mari, Gabi, sem vocês nenhum experimento seria possível, muito obrigada!

Chefiva Alessandra, muito obrigada pela paciência, dedicação, ensinamentos e oportunidades! Já falei há anos atrás e repito que foi você quem me fez gostar de ciência! Obrigada pela oportunidade de desenvolver esse trabalho lindo.

Lara, obrigada pelos ensinamentos. Foi muito bom te conhecer e melhor ainda ter a oportunidade de trabalhar com você!

Aos amigos que nunca perderam a paciência e aguentaram todo nervosismo durante a escrita dessa dissertação: Livia, Tulio, Rutinha, Juliana, Kessy, Kalinka, Marcel, Marina, Mariano, Ana Clara, Melato e em especial à Poliana, sem você nenhum experimento teria sido montado e nenhuma página teria sido escrita. Obrigada por me fazer cuidar de mim antes de cuidar da vida!

A todos vocês e a todos que cruzaram meu caminho nos últimos dois anos, meu muito obrigada!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO GERAL

Espécies invasoras são problemáticas em grande parte dos países do mundo. Elas possuem a capacidade de alterar o ambiente, de forma a modificar a disponibilidade de recursos de uma comunidade, o que ameaça a biodiversidade dessa área. O processo de invasão biológica é influenciado pela invasividade (atributos da espécie invasora) e pela invasibilidade (atributos do ambiente). Dessa forma, a susceptibilidade do ambiente à invasão é um importante fator a ser conhecido. Plantas invasoras podem deixar um legado no ambiente mesmo após a sua remoção, alterando características do solo. Somando esse legado a relação entre espécies invasoras (*invasional meltdown*), o presente estudo teve como objetivos descobrir se o legado de invasão deixado por *Pinus* spp. em áreas de Cerrado interferem na germinação, crescimento e competição de espécies de gramíneas invasoras e nativas. Foram utilizadas quatro áreas com diferentes históricos de remoção de *Pinus*, todas inseridas na Estação Ecológica e Experimental de Itirapina, sendo elas: área de Cerrado, onde nunca houve plantio de *Pinus* spp., área onde o plantio de *Pinus* spp. foi removido em 1998, área onde o plantio de *Pinus* spp. foi removido em 2010 e área onde ainda existe o plantio de *Pinus* spp. No primeiro capítulo, são apresentados resultados de experimentos de germinação de quatro espécies de gramíneas: *Urochloa brizantha*, *Melinis minutiflora* (invasoras), *Aristida riparia* e *Aristida megapotamica* (nativas) e experimentos de crescimento com *A. megapotamica* e *M. minutiflora*, em solos coletados nas áreas de legado de *Pinus*. No segundo capítulo, são apresentados os resultados do experimento de competição entre *A. megapotamica* e *M. minutiflora*. O conhecimento sobre o processo de invasão dessas áreas é fundamental para que, após a retirada do plantio de *Pinus*, as áreas possam ser corretamente manejadas, de forma a evitar novas invasões e garantir a regeneração de espécies nativas do Cerrado.

Palavras-chave: Invasão biológica, Legado de invasão, Cerrado, Gramíneas, Competição.

ABSTRACT

Invasive species are problematic in most countries of the world. They have the ability to change the environment in order to modify the availability of a community's resources, which threatens the biodiversity of invaded areas. The biological invasion process is influenced by invasiveness (invasive species attributes) and by invasibility (environmental attributes). In this way, the susceptibility of the environment to the invasion is an important factor to be known. Invasive plants can leave a legacy in the environment even after their removal, altering soil characteristics. Adding this legacy to invasive species (invasion meltdown), the present study aimed to find out if the legacy of invasion left by *Pinus* spp. in Cerrado areas interfere with the germination, growth and competition of invasive and native grass species. Four areas with different *Pinus* removal histories were used, all of them inserted in the Ecological and Experimental Station of Itirapina, being: Cerrado area, where there was never plantation of *Pinus* spp., area where the planting of *Pinus* spp. was removed in 1998, an area where *Pinus* spp. was removed in 2010 and area where there still have a monoculture of *Pinus* spp. In the first chapter, results of germination experiments of four grass species: *Urochloa brizantha*, *Melinis minutiflora* (invasive), *Aristida riparia* and *Aristida megapotamica* (native), and growth experiments with *A. megapotamica* and *M. minutiflora* on collected soils in the legacy areas of *Pinus*. In the second chapter, the results of the competition experiment between *A. megapotamica* and *M. minutiflora* are presented. The knowledge about the process of invasion in these areas is fundamental so that, after the *Pinus* removal, these areas can be properly managed, in order to avoid new invasions and ensure the regeneration of native Cerrado species.

Key-words: Biological invasion, Invasion legacy, Cerrado, Grasses, Competition.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	7
Metodologia geral	11
REFERÊNCIAS	18
Avaliação do estabelecimento e crescimento de espécies invasoras e nativas em áreas de legado de <i>Pinus</i> spp.	23
Resumo	23
Introdução	24
Material e métodos	27
Resultados	29
Discussão	34
Conclusão	36
Referências	37
O legado de <i>Pinus</i> spp. interfere na competição entre gramíneas nativas e invasoras?	41
Resumo	41
Introdução	42
Material e métodos	44
Resultados	46
Discussão	49
Conclusão	52
Referências	52
CONSIDERAÇÕES FINAIS	57
Referências	58
MATERIAL SUPLEMENTAR	60

INTRODUÇÃO GERAL

Grande parte dos ecossistemas globais enfrentam problemas relacionados a espécies de plantas invasoras (Cronk & Fuller 1995; Williamson 1996; Pimentel et al. 2001; Parker et al. 2013). Nos ecossistemas campestres, o controle de espécies invasoras representa um grande desafio, pela dificuldade em se encontrar um método não prejudicial às espécies nativas (Keeley 2015). Espécies invasoras possuem capacidade de alterar a composição do solo (nutrientes), bem como a produtividade e, conseqüentemente, a disponibilidade de recursos de uma comunidade, impactando uma área e ameaçando a biodiversidade (D'Antonio & Vitousek 1992; Hughes & Vitousek 1993; Mack et al. 2000). A invasão biológica é uma antiga consequência da transposição de barreiras geográficas pelo homem (D'Antonio & Vitousek 1992). Conforme o fluxo de pessoas torna-se global, o transporte (intencional ou acidental) de animais e plantas força o contato imediato de espécies que evoluíram isoladamente ao longo de milhares de anos (D'Antonio & Vitousek 1992). Para tornarem-se invasoras, espécies precisam enfrentar barreiras como diferentes condições geográficas, ambientais, reprodutivas e de dispersão (Richardson et al. 2000) e, por isso, apenas 1% de espécies introduzidas por humanos fora do seu local de origem se tornam invasoras (Williamson & Fitter 1996).

O processo de invasão biológica é influenciado pela invasividade (*invasiveness*), ou seja, os atributos das plantas que as tornam mais “invasoras” (Richardson & Pysek 2006), como por exemplo: dispersão rápida e eficiente com sementes pequenas, em grande número e de longa viabilidade, além de um período curto de regeneração e longo tempo de frutificação (Baker 1974; Reichard & Hamilton 1997). Também faz parte do processo de invasão a invasibilidade, ou seja, a susceptibilidade de uma comunidade à invasão (*invasibility*, Richardson & Pysek 2006). Ela depende dos recursos existentes e da retirada desses recursos por espécies residentes, o que pode variar ao longo dos anos (Davis et al. 2000). Além disso, o distúrbio pode facilitar a invasão pela eliminação ou redução da cobertura, ou mesmo pelo aumento do nível de recursos (D'Antonio 1993). Desta forma, um ambiente ser mais susceptível à invasão ou não pode ser determinante no processo de invasão biológica. Se um ambiente tem várias espécies invasoras, deve-se questionar qual papel as invasoras anteriores tiveram na facilitação das invasões posteriores (Kuebbing et al. 2013).

Existem quatro processos principais que resultam em interações positivas entre espécies invasoras: i) relações de polinização e dispersão de plantas por animais; ii) modificação de habitat por animais; iii) modificação de habitats por plantas; iv) e efeitos indiretos, que são definidos como uma espécie causando modificações no impacto de uma

segunda espécie sobre uma terceira espécie (Simberloff & Von Holle 1999). Plantas podem modificar o habitat de tal maneira, que as propriedades e funções em determinado local facilitam a sobrevivência e aumento populacional de outras espécies invasoras (Philbrick 1972; Vitousek 1986; Vitousek & Walker 1989; Hughes et al. 1991). Além disso, a relação entre espécies invasoras pode acelerar os distúrbios no ambiente invadido causando um "colapso invasivo" (*invasional meltdown*) (Simberloff & Von Holle 1999, Simberloff 2006). Mudanças causadas por plantas invasoras na comunidade microbiana do solo podem perturbar o funcionamento do ecossistema, causando um efeito positivo para outras espécies invasoras, deixando um legado de invasão (Reinhart & Callaway 2006, Felker-Quinn et al. 2011). Portanto, a presença de espécies invasoras pode levar a alterações no sistema, mesmo após a sua remoção.

O legado de invasão deixado no ambiente pode alterar relações entre plantas e microorganismos (fungos e bactérias), reduzindo por exemplo a riqueza de microorganismos no solo, afetando a relação de plantas com estes (Smith & Read 1997, Grove 2014). Vários estudos têm corroborado essa hipótese (Parker et al. 1999; Richardson et al. 2000; Mooney & Cleland 2001; Bruno et al. 2003; Brooker et al. 2008). Interações entre populações invasoras também levam a transformações (bióticas e abióticas) com o tempo, deixando assim um legado de invasão (Corbin & D'Antonio 2004)

Um exemplo de invasora que ocupa grandes áreas em diversos países é o gênero *Pinus* (Fig. 1), que está presente na Austrália, África do Sul, Nova Zelândia, Argentina, Chile e Brasil (Simberloff et al. 2009). Existem 105 espécies com grande diversidade ecológica no gênero *Pinus*. As plantações de coníferas foram estabelecidas recentemente na América do Sul (Richardson et al. 2008), sendo que no Brasil, principalmente no estado de São Paulo, a introdução de espécies de *Pinus* remota à década de 60, sendo cultivada em grande escala com o intuito da extração de resina para a indústria química, além da sua utilização para reflorestamento (Kronka et al. 2005). Em 2004, o Brasil já possuía cerca de 5,5 milhões de hectares de florestas plantadas distribuídas pelo território nacional. Deste total, cerca de 36% (197.000 ha) eram florestas plantadas de *Pinus* (ABRAF 2004).

Após a introdução, árvores do gênero *Pinus* tornaram-se invasoras de áreas de Mata Atlântica e Mata Ombrófila (Simberloff et al. 2009). Muitas dessas espécies podem ser pouco exigentes, podendo se adaptar a ambientes diferentes do natural (Richardson & Bond 1991). No Cerrado, a introdução do gênero pode interferir na capacidade de captação de nutrientes pelas espécies da flora nativa deste (Wilcke & Lilienfein 2002), sendo que a substituição da fisionomia por uma densa floresta de *Pinus* pode, também, alterar a composição da comunidade, devido principalmente à competição por luz já em menos de uma década (Abreu & Durigan 2011). Além disso, em florestas de *Pinus*, há uma maior

quantidade de biomassa do que em regiões com vegetação típica de Cerrado, o que pode gerar mudanças na produtividade e intensidade de incêndio nessas áreas (Wilcke & Lillienfein 2002).

Além do gênero *Pinus*, o Cerrado é ameaçado pela invasão de espécies de gramíneas que foram introduzidas no Brasil, acidentalmente ou para compor pastagens, principalmente espécies de origem africana, e que se tornaram invasoras de diferentes ecossistemas (Pivello et al. 1999 a, b). Entre elas, estão diversas espécies do gênero *Urochloa* spp. (capim-braquiária) e *Melinis minutiflora* (capim-gordura, Parsons 1972) (Fig. 1). Existe a hipótese de que *Melinis minutiflora* chegou ao Brasil no período colonial, em navios negreiros que aportaram no país, para que fossem utilizadas como cama para escravos (Parsons 1972; Filgueiras 1990). Apesar de existirem divergências quanto a introdução de *Melinis minutiflora* no Brasil, para Morosini e Klink (1997) a espécie foi introduzida por programas agropecuários de substituição de pastagens.

Uma vez introduzidas, estas gramíneas encontraram no Cerrado condições ecológicas semelhantes as de seus habitats de origem, as savanas africanas, o que facilitou sua disseminação (Pivello et al. 1999 a). Além disso, fatores da sua própria biologia como: grande produção e disseminação de sementes, rápido ciclo reprodutivo, altas taxas de crescimento, alta capacidade de rebrotamento e regeneração, entre outras, contribuíram para seu sucesso como invasoras no Cerrado (Coutinho 1982; Pivello et al. 1999 b). Há indícios de que essas espécies exóticas exercem grande pressão nas espécies nativas, uma vez que não foram encontradas associadas em um mesmo espaço essas gramíneas (Pivello et al. 1999 a).

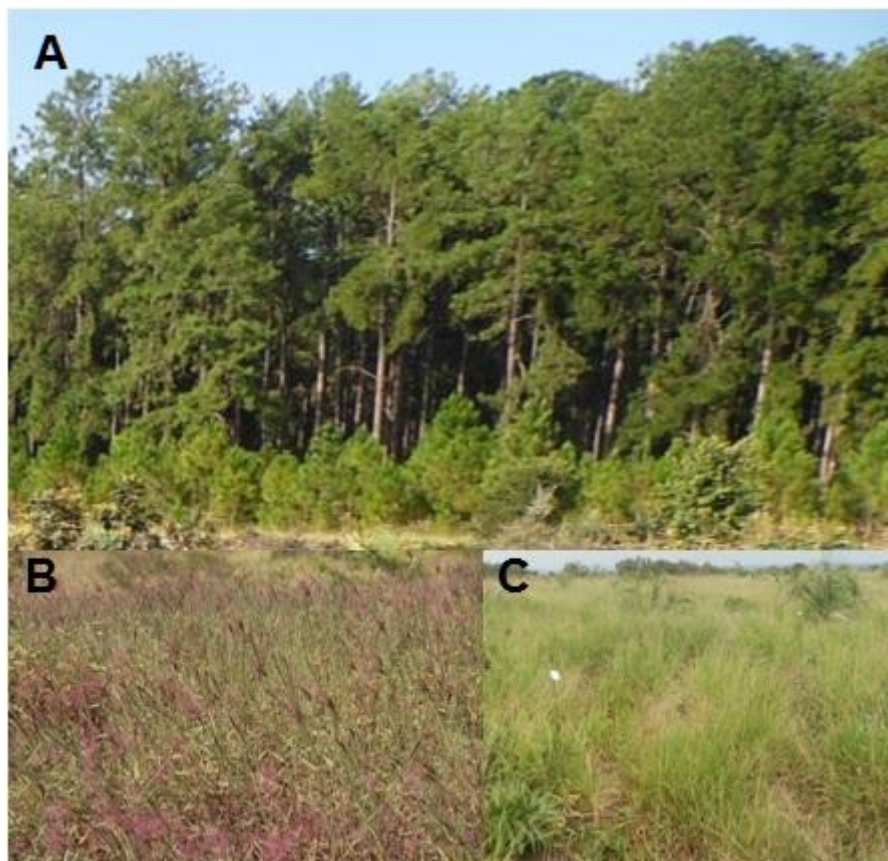


Figura 1. A: *Pinus* spp.; B: *Melinis minutiflora* e C: *Urochloa brizantha*. Fotos: Vagner Zanzarini (A) e Alessandra Fidelis (B, C).

O Cerrado é formado por um complexo de formações vegetais que apresentam fisionomias e flora variáveis, compostas por formações campestres (campo limpo), savânicas (campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto*) e formações florestais (cerradão, Coutinho 1978). Originalmente, o Cerrado cobria 2 milhões de km², ou seja, 23% do território nacional (Ratter et al. 1997). É a maior região savânica e segundo maior domínio fitogeográfico da América do Sul, e também o mais ameaçado do continente (Silva & Bates 2002). Segundo Furley (1999), os fatores condicionantes da estrutura vegetal do Cerrado são o fogo, a topografia, a drenagem, a umidade e a disponibilidade de nutrientes do solo. Atualmente, as invasoras e o fogo descontrolado são considerados importantes fatores que ameaçam a conservação e diversidade do Cerrado (Durigan et al. 2007) e portanto, torna-se fundamental entender a dinâmica e impactos das invasões biológicas no Cerrado, considerando sua complexidade e ocupação histórica por pastagens e monoculturas de *Pinus* (Cavassan 1990). Portanto, entender a dimensão das modificações no ambiente causadas pela invasão biológica, e se isso interfere ou não na colonização futura dessas áreas por outras invasoras é de extrema importância para a conservação do de áreas com histórico de invasão.

Diante da crescente pressão sofrida pelo Cerrado e dos complexos fatores determinantes de sua composição e estrutura, o presente trabalho propõe-se a avaliar como a presença dos plantios de *Pinus* spp. pode ter modificado o solo e portanto, a invasibilidade do sistema, a ponto de facilitar a entrada de outras invasoras, como as gramíneas africanas e analisar se este efeito se modifica com o passar dos anos da retirada de *Pinus* (legado).

O objetivo do trabalho foi avaliar as mudanças causadas pelos plantios de *Pinus* spp. na invasibilidade do sistema com diferentes históricos de retirada dos pinheiros, avaliando desta forma, o efeito do legado de *Pinus*. Além disso, pretende-se fazer avaliar se a invasibilidade em áreas com diferentes históricos de presença do *Pinus*, de acordo com o tempo de retirada da invasora. Para isso, pretende-se responder duas perguntas:

1. O legado de invasão gerado pelo plantio de *Pinus* spp. interfere na porcentagem de germinação de sementes e no crescimento de gramíneas nativas e invasoras?
2. O legado deixado pelo plantio de *Pinus* spp. interfere na competição entre gramíneas nativas e invasoras?

Os capítulos da presente dissertação foram elaborados em forma de manuscrito e os resultados serão apresentados na seguinte divisão:

Capítulo I: **“Avaliação do estabelecimento e crescimento de espécies invasoras e nativas em áreas de legado de *Pinus* spp.”**.

Capítulo II: **“O legado de *Pinus* spp. interfere na competição, intra e interespecífica, entre gramíneas nativas e invasoras?”**

Cada capítulo conta com material suplementar, Apêndice I e Apêndice II, respectivamente.

Metodologia geral

As coletas foram realizadas na Estação Ecológica e Experimental de Itirapina (EEI, Fig. 2), onde existem grandes áreas de plantio de *Pinus* spp., devido ao importante papel que a EEI teve na silvicultura do país a partir de 1957 (Zanchetta & Pinheiro 2007). Dos indivíduos de *Pinus* spp. plantados na estação, 97% são da espécie *P. elliottii* (Zanchetta & Diniz 2006).

Devido à políticas de remoção dos pinheiros nas áreas de conservação, muitas áreas onde existiam o plantio destes estão, atualmente, sob regeneração natural do Cerrado campo sujo. Dentre elas, quatro áreas foram selecionadas nesse estudo: área de Cerrado (Cerrado), sendo essa o controle, onde nunca houve plantio de *Pinus*, área onde o plantio de *Pinus* foi removido entre 1998-2000 (20 anos de regeneração), área onde o plantio de *Pinus* foi removido em 2010-2012 (8 anos de regeneração) e área de monocultura de *Pinus*, onde ainda está presente o pinheiro há aproximadamente 50 anos (*Pinus*) (Fig. 3).

Localização das Estações Ecológica e Experimental de Itirapina, São Paulo, Brasil

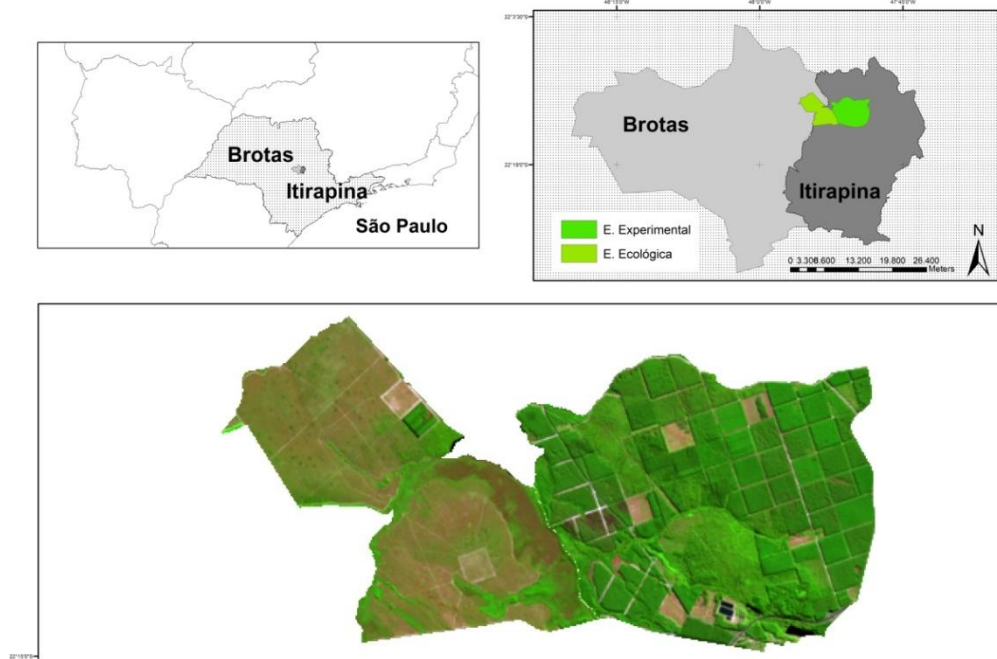


Figura 2. Mapa de localização das Estações Ecológica e Experimental de Itirapina.

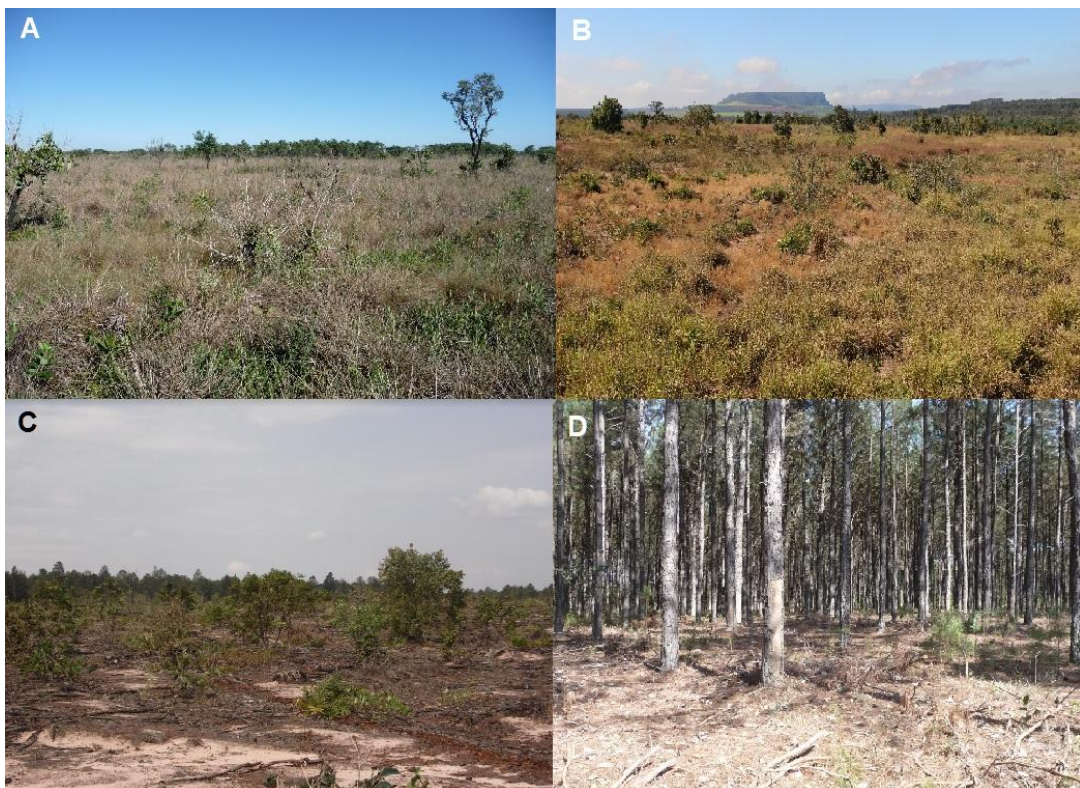


Figura 3. Áreas com diferentes históricos de plantio e retirada de *Pinus* spp.. A: área de Cerrado, onde nunca houve plantio do pinheiro. B: área de Cerrado sob regeneração natural há 20 anos desde a remoção do plantio de *Pinus*. C: área de Cerrado sob regeneração natural há 8 anos desde a remoção do *Pinus*. D: área com plantio atual de *Pinus*. Fotos: Alessandra Fidelis (A, B, D) e Vagner Zanzarini (C).

Coletas de solo e sementes

Foram coletadas amostras de solo em quatro áreas com diferentes históricos de remoção de *Pinus* spp. (Cerrado, 20 anos, 8 anos e Pinus). As amostras foram coletadas na camada mais superficial do solo, com retirada da serapilheira, de 0 à 2 centímetros de profundidade. Para os experimentos de germinação, 30 amostras de 800cm³ da camada mais superficial do solo foram coletadas em cada área aleatoriamente. Da mesma forma, para os experimentos de crescimento, 90 amostras de 800cm³ foram coletadas em cada área. O mesmo número de amostras foram coletadas para o experimento de competição. As coletas de solo foram feitas na semana em que os experimentos foram montados, para evitar perdas de características importantes para o estudo.

Além do solo, sementes de três espécies foram coletadas na EEI: *Aristida riparia* e *Aristida megapotamica* (gramíneas nativas) e *Melinis minutiflora* (gramíneas exóticas invasoras da EEI). Sementes de *Urochloa brizantha* também foram utilizadas, entretanto, devido a diferença na época de pico de produção de sementes e ao grande número de sementes vazias encontradas na coleta, as sementes desta espécie foram compradas. A produção e sementes de *Urochloa brizantha* varia a cada ano, e muitas vezes, pode-se encontrar sementes ao longo de todo o ano na EEI, com maior produção de sementes de julho a outubro (Gorgone-Barbosa et al., em preparação). As sementes foram coletadas durante o pico de dispersão observado, em julho de 2016. As sementes foram triadas, e apenas as visivelmente cheias foram utilizadas nos experimentos. Foram também acondicionadas em sacos metálicos para evitar a entrada de luz e diminuição da viabilidade das mesmas.

Análise de solo

Para análise da fertilidade dos solos foram considerados os parâmetros: acidez total e teores de Nitrogênio, Fósforo e Carbono orgânico, na camada superficial (0-2 cm de profundidade). Os solos foram coletados em 15 pontos aleatórios, em cada área de estudo (Pinus, 8 anos, 20 anos, Cerrado), formando 3 amostras compostas de solos por área. As amostras coletadas foram homogeneizadas e secadas em estufa de circulação forçada de ar a 40-45°C, até atingirem peso constante. Após secagem as amostradas foram peneiradas (malha 2 mm) e encaminhadas para o Laboratório de Análise Química – Departamento de Ciência dos Solos ESALQ/USP. Os resultados podem ser vistos na fig. S1, material suplementar.

As análises foram realizadas segundo descrito por Raij *et al.* (2001). A análise de acidez consistiu na determinação da acidez ativa do solo determinada pelo pH em CaCl₂

(0,01 mol/L); da acidez residual, determinada pela mesma suspensão de solo em 0,01 M de CaCl_2 acrescida da solução tampão SMP, provocando a hidrólise do alumínio ($\text{Al}^{3+} + \text{H}^+$), ambas obtidas através de peagâmetro; e da acidez trocável (teor de Al^{+3}), a qual foi obtida pela extração em KCl (1M) por troca iônica e determinada na titulação com NaOH (0,025 M).

A análise de fertilidade englobou a determinação do Carbono Orgânico Total (COT), realizada pelo método Walkley-Black modificado para solos tropicais, que consiste na oxidação da matéria orgânica por íons dicromato em meio fortemente ácido, medida por espectrofotômetro; do Fósforo lábil extraído com resina trocadora de íons (transferência de íons ortofosfato para a resina pela degradação dos compostos fosfatados) e determinado por espectrofotometria; e do Nitrogênio total pelo método Micro Kjeldahl: conversão do Nitrogênio orgânico em NH_4^+ por digestão com H_2SO_4 , posterior destilação por arraste de vapor através da adição de NaOH concentrada, seguida por retrotitulação da mistura com ácido bórico através da adição do ácido sulfúrico.

Experimento de germinação

O solo coletado foi acondicionado em bandejas de 500ml em casa de vegetação com irrigação automática 3 vezes ao dia. Foram colocadas 20 sementes de cada espécie por bandeja, nos diferentes tipos de solo (4 espécies x 4 tipos de solo x 5 réplicas, 20 sementes/réplica – Fig. 4 e 5). As observações foram realizadas 3 vezes por semana durante um mês, contando o número de sementes germinadas. As sementes germinadas eram retiradas das bandejas após cada contagem. A partir disso, foi calculada a porcentagem de germinação de cada espécie em cada tipo de solo (tratamentos).



Figura 4. Delineamento experimental de germinação com as espécies *Urochloa brizantha*, *Melinis minutiflora*, *Aristida riparia* e *Aristida megapotamica* para experimento de germinação nos tratamentos: Cerrado- controle (sem histórico de plantio de *Pinus* spp.); 20 anos - solo de retirada de *Pinus* spp. há 20 anos; 8 anos - solo de retirada de *Pinus* spp. há 8 anos; e Pinus - solo de cultivo atual de *Pinus* spp. com remoção da camada de acículas.



Figura 5. Bandejas contendo sementes e solo dos tratamentos para experimento de germinação em casa de vegetação. Foto: Giovana Chiari.

Experimentos de crescimento e competição

Para os experimentos de crescimento e competição (Fig. 6 e 7), foram utilizados vasos de 8 litros para acondicionar o solo de cada réplica ($n=3$ tratamento por espécie/combinção). O experimento foi duplicado com solo coletado de cada tratamento misturado na proporção de 1:1 com areia estéril para diminuição dos efeitos abióticos, ou seja, a textura do solo. Os resultados apresentados nos capítulos são referentes aos experimentos com solo misturado a areia estéril, para enfoque nos efeitos bióticos do legado de *Pinus*. Os resultados dos experimentos realizados com solo sem areia estão disponíveis no material suplementar. As combinações foram: vasos com 6 plântulas de *Aristida megapotamica*, vasos com 6 plântulas de *Melinis minutiflora* e vasos com 3 plântulas de *Aristida megapotamica* e 3 de *Melinis minutiflora* (para experimento de competição, Fig. 6). Para confecção das plântulas, sacos próprios para mudas foram preparados com uma mistura de 2:1 de terra vegetal com areia estéril. Uma semente foi colocada em cada saco, e o dobro de mudas (total de 864) necessárias para a montagem dos experimentos foram produzidas. 30 dias após a germinação das sementes, as plântulas foram transplantadas para os vasos e foi dado início aos experimentos. Esses procedimentos foram realizados em casa de vegetação com irrigação automática 3 vezes ao dia.

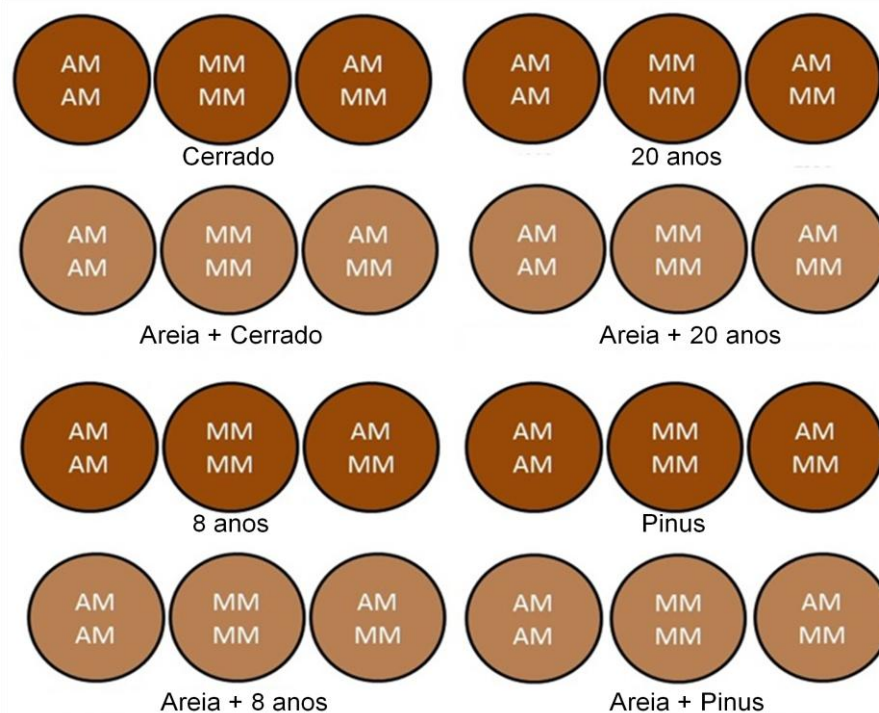


Figura 6. Delineamento amostral do experimento. Os círculos em marrom escuro representam vasos preenchidos apenas com solo de cada tratamento e os círculos em marrom claro representam os vasos preenchidos com solo + areia estéril. AM representa três indivíduos da espécie *Aristida megapotamica* e MM representa três indivíduos da espécie *Melinis minutiflora*. Cada círculo representa três vasos (réplicas). Os tratamentos são: Cerrado (controle – onde nunca houve plantio de *Pinus* spp.), 20 anos (retirada do plantio de *Pinus* spp. há 20 anos), 8 anos (retirada do plantio de *Pinus* spp. há 8 anos) e Pinus (área atualmente com plantio de *Pinus* spp.).



Figura 7. Vasos com tratamentos/combinções de espécies dispostos aleatoriamente em casa de vegetação. Foto: Giovana Chiari.

Semanalmente, cada planta foi medida em número de folhas e altura durante o tempo máximo de 4 meses. Os vasos que atingiram sua capacidade (raízes saíram pelos furos dos vasos) antes do tempo de 4 meses foram desmontados. No final do período de 4 meses, ou no momento que os vasos atingiram sua capacidade, as plantas foram coletadas inteiras (Fig. 8). Foi realizada a pesagem da biomassa (g) aérea e subterrânea, e para isso os indivíduos foram acondicionados individualmente em sacos de papel e deixados em estufa a 80°C por 48 horas. Para as medidas de área específica foliar, foi utilizado o aparelho LI-COR LI-3000 com a medida de 3 folhas de cada indivíduo.



Figura 8. Vaso de *Melinis minutiflora* sendo desmontado após atingir sua capacidade. Foto: Poliana Arantes.

REFERÊNCIAS

- ABRAF. Associação brasileira de produtores de florestas plantadas. Anuário estatístico da ABRAF: ano base 2006. Brasília: ABRAF, 2007.
- Abreu RCR & Durigan G. (2011) Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity*.
- Baker H. (1974) The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5:1-24.
- Brooker RW et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.

- Cavassan O. (1990) Florística e Fitossociologia da Vegetação Lenhosa em Um Hectare de Cerrado no Parque Ecológico Municipal de Bauru (SP). Tese de Doutorado. Campinas: IB/UNICAMP.
- Corbin JD & D'Antonio CM. (2004) Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology* 85: 1273–1283.
- Coutinho LM. (1978) O conceito de cerrado. *Revista brasileira de Botânica*, São Paulo, 1:17 – 23.
- Coutinho LM. (1982) Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. *Ecology of Tropical Savannas* 273–291.
- Cronk QCB & Fuller JL. (1995) *Plant invaders*. London: Chapman & Hall.
- D'Antonio CM & Vitousek PM. (1992) Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*.
- D'Antonio CM. (1993) Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*. 74: 83-95.
- Durigan G et al. (2007) Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola*, 64: 355-363.
- Felker-Quinn E, Bailey JK, Schweitzer JA. (2011) Soil biota drive expression of genetic variation and development of population-specific feedbacks in an invasive plant. *Ecology* 92: 1208-1214.
- Filgueiras TS. (1990) Africanas no Brasil: Gramíneas introduzidas da África. *Caderno de Geociências*. 5:57-63.
- Furley PA. (1999) The nature and diversity of Neotropical Savanna vegetation with particular reference to the Brazilian Cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223–241.
- Grove SE. (2014) Development and Persistence of Soil Legacy Effects of an Invasive Shrub and Implications for Reforestation. Tese de doutorado em Ecology and Evolutionary Biology, University of California.
- Hughes R, Vitousek PM, Tunison T (1991). Alien grass invasion and fire in the seasonal submontane zone of Hawai'i. *Ecology* 72: 743–746.
- Hughes RF & Vitousek PM. (1993) Barriers to shrub reestablishment following fire in the seasonal submontane zone of Hawai'i. *Oecologia*.
- Keeley JE. (2015) Attacking invasive grasses. *Applied Vegetation Science* 18: 541-542.

- Kronka FJN, Bertolani F, Ponce RH. (2005) A cultura do *Pinus* no Brasil. Sociedade Brasileira de Silvicultura.
- Kuebbing SE, Nuñez MA, Simberloff D. (2013) Current mismatch between research and conservation efforts: The need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation*. 160: 121-129.
- Mack RN et al. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*.
- Mooney HA & Cleland EE. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 98: 5446-5451.
- Morosini IB & Klink CA. (1997) Interferência do capim-gordura (*Melinis minutiflora* Beauv) no desenvolvimento de plântulas de embaúba (*Cecropia pachystachya* Trécul) In: LEITE, L.L. & SAITO, C.H. (Eds). Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado. Brasília: Universidade de Brasília/Dep. de Ecologia, 82-86.
- Parker LM et al. (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.
- Parker JD et al. (2013) Do invasive species perform better in their new ranges? *Ecology* 94: 985-994.
- Parsons JJ. (1972) Spread of African pasture grasses to the American Tropics. *Journal of Rangeland Management*. 25:12-17.
- Philbrick RN. (1972) The plants of Santa Barbara Island. *Madroño* 21: 329–393.
- Pimentel D et al. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 84:1–20.
- Pivello VR, Shida CN, Meirelles ST. (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*. 8:1281-1294.
- Pivello VR, Carvalho VMC, Lopes PF, Peccinini AA, Rosso S. (1999) Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*. 31: 71-82.
- Ratter JA et al. (1997) The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80:223–230.

- Reichard SH & Hamilton CW. (1997) Predicting Invasions of Woody Plants Introduced into North America. *Conservation Biology*, 11:193-203.
- Richardson DM & Bond JW. (1991) Determinantes of plant distribution: evidence from Pine invasions. *The American Naturalist* 137: 639-668.
- Richardson DM et al. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. 6: 93-107.
- Richardson DM & Pysek P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.
- Richardson DM, Van Wilgen BW, Nuñez MA. (2008) Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biological Invasions*. 10:573–7.
- Reinhart KO & Callaway RM. (2006) Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170: 445-457.
- Silva JMC & Bates JM. (2002) Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savannah Hotspot. *BioScience* 52: 225-234.
- Simberloff D & Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Simberloff D. (2006) Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9:912-919.
- Simberloff D. et al. (2009) Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere region, *Austral Ecology – A journal of ecology in the Southern Hemisphere*. 35:489–504, 2009.
- Smith SE & Read DJ. (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. Book. Terceira edição. ISBN: 978-0-12-370526-6.
- Vitousek PM. (1986) Biological invasions and ecosystem properties: can species make a difference? *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. 163–176
- Vitousek PM & Walker LR. (1989) Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247–265.
- Wilcke W & Lilienfein J. (2002) Biogeochemical consequences of the transformation of native Cerrado into *Pinus caribea* plantations in Brazil. *Plant and Soil*. 238:175–189.
- Williamson MH. (1996) *Biological invasions*. London: Chapman & Hall.

Williamson MH & Fitter A. (1996) The Characters of Successful Invaders. *Biological Conservation*, 78: 163-170.

Zanchetta D & Diniz F. (2006) Estudo da contaminação biológica por *Pinus* spp. Em três diferentes áreas na Estação Ecológica de Itirapina - SP. *Revista do Instituto Florestal, São Paulo*, 18:1-14.

Zanchetta D & Pinheiro LS. (2007) Análise biofísica dos processos envolvidos na invasão biológica de sementes de *Pinus elliottii* na Estação Ecológica de Itirapina - SP e alternativas de manejo. *Climatologia e Estudo da Paisagem*.

Avaliação do estabelecimento e crescimento de espécies invasoras e nativas em áreas de legado de *Pinus* spp.

Giovana Chiari^{1*}, Lara Souza², Alessandra Fidelis¹

¹Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Avenida 24A 1515, 13506-900, Rio Claro – SP, Brasil.

²University of Oklahoma, Oklahoma Biological Survey & Department of Microbiology and Plant Biology, Norman, OK 73019, USA.

* chiarigiovana@gmail.com

Resumo

Espécies exóticas podem tornar-se invasoras após passarem por diversas barreiras, estabelecendo-se em um novo ambiente. Para que isso ocorra, tanto características da espécie (invasividade) quanto características do ambiente a ser invadido (invasibilidade) devem ser consideradas para a compreensão da dinâmica de invasão biológica. Espécies invasoras podem alterar o sistema que invadem, esgotando os nutrientes ou modificando a acidez do solo e as relações entre plantas e fungos presentes no solo, deixando assim um legado de invasão que pode permanecer no ambiente mesmo após sua retirada. O presente estudo teve como objetivo avaliar se a invasão por *Pinus* spp. deixa um legado que aumenta a invasibilidade do ambiente e se esse legado diminui ao longo do tempo após a sua remoção. Para isso, quatro áreas com diferentes históricos de invasão foram utilizadas: área de Cerrado (Cerrado, onde nunca houve plantio de *Pinus*), área sob regeneração natural há 20 anos (remoção do *Pinus* há 20 anos), área sob regeneração natural há 8 anos (remoção do *Pinus* há 8 anos) e área onde ainda há monocultura do pinheiro (*Pinus*). Experimentos de germinação foram realizados com quatro espécies de gramíneas, duas invasoras (*Melinis minutiflora* e *Urochloa brizantha*) e duas nativas (*Aristida megapotamica* e *Aristida riparia*). Para cada espécie, 5 bandejas com solo coletado de cada área foram dispostas em casa de vegetação com 20 sementes em cada (5 réplicas/tratamento). Quanto ao crescimento, duas espécies (*A. megapotamica* e *M. minutiflora*) foram testadas; 6 plântulas de uma espécie foram plantadas e medidas foram feitas semanalmente (3 réplicas/tratamento/espécie). A germinação de *A. riparia* e *M. minutiflora* não foi afetada pelos tratamentos. *U. brizantha* mostrou maior germinação onde a invasibilidade seria menor (C e 20 anos) do que nos demais tratamentos. *A. megapotamica* teve menor porcentagem de germinação em 8 anos. Em relação ao crescimento, a espécie nativa não mostrou efeito do legado de invasibilidade que possivelmente foi deixado pelo *Pinus*. Já a espécie invasora teve melhor desempenho quanto à taxa de crescimento em tratamentos

com legado de invasibilidade (20 anos e 8 anos). Portanto, esse estudo fornece subsídios para afirmar que após a retirada de uma invasora, o ambiente pode estar mais susceptível a invasão por outras exóticas, sendo necessário o acompanhamento e manejo para que as espécies nativas consigam se reestabelecer, regenerando assim a vegetação do Cerrado.

Palavras-chave: invasão biológica, invasibilidade, legado de invasão, Cerrado.

Introdução

A invasão biológica é um dos mais graves problemas globais de origem antrópica atualmente (D'Antonio & Vitousek 1992; McNeely et al. 2001, Pimentel et al. 2001; Parker et al. 2013). Para tornar-se invasora, uma espécie exótica necessita vencer barreiras geográficas e ambientais presentes na área em que foi introduzida. Estas barreiras podem ser o relevo e a hidrografia em larga escala, características climáticas e pedológicas locais, mas também, as características reprodutivas e de dispersão necessárias para a sua perpetuação populacional (Richardson et al. 2000). Portanto, as espécies que vencem barreiras espaciais, geográficas e biológicas e, então se estabelecem em um dado local, possuem determinados atributos que as permitem manter e expandir suas populações no novo ambiente, que passa a ser considerado um ambiente invadido por estas (Williamson & Fitter 1996a; Richardson & Pysek 2006). Isto acontece com apenas 1% das espécies introduzidas (Williamson & Fitter 1996b).

A compreensão da dinâmica das invasões passa pelo entendimento dos atributos das espécies invasoras (invasividade) e das características ambientais das áreas invadidas (invasibilidade) (Richardson & Pysek 2006). A invasividade é o conjunto de atributos da espécie que favorece seu estabelecimento, crescimento e sucesso reprodutivo em uma área diferente de sua área de origem, como características reprodutivas e de alocação de nutrientes, entre outras. A invasibilidade é caracterizada pelas características físicas, químicas ou biológicas do ambiente que podem favorecer, por exemplo, o estabelecimento de plântulas de espécies exóticas (Richardson & Pysek 2006). As invasões biológicas têm gerado grandes mudanças na composição das espécies, na estrutura das comunidades (Pivello et al. 1999; Vilà et al. 2011; Damasceno et al. no prelo). Elas levam a impactos negativos nos processos e funções ecológicas do sistema e desencadeiam uma série de problemas de manejo e conservação para os ambientes em que há invasão (D'Antonio & Meyerson 2002; Cassey et al. 2005). Em ecossistemas campestres, por exemplo, existe grande dificuldade em encontrar métodos de controle de espécies de plantas invasoras que não sejam prejudiciais ou que não eliminem também a comunidade nativa (Keeley 2015).

Casos em que espécies introduzidas facilitam o estabelecimento, disseminação e estabelecimento de outras espécies exóticas são cada vez mais notados (Simberloff & Von Holle 1999, Simberloff 2006) e vários estudos experimentais têm corroborado a hipótese da *invasional meltdown*, onde interações entre invasoras aceleram os impactos causados nos sistemas nativos (por exemplo: Parker et al. 1999; Richardson et al. 2000; Mooney & Cleland 2001; Bruno et al. 2003; Simberloff & Von Holle 1999; Brooker et al. 2008). No entanto, um colapso invasivo completo, em que a facilitação interespecífica acelera a invasão e acentua os seus impactos, ainda não foi conclusivamente demonstrado, carecendo esforços da ecologia da invasão neste sentido (Simberloff 2006).

É comum supor que, ao se remover a espécie invasora, o impacto dessa espécie na comunidade também seja eliminado (Grove 2014). Entretanto, efeitos como a alelopatia, alterações na disponibilidade de nutrientes no solo e na microbiota deste podem surgir como um resultado da invasão e, assim, afetar a restauração do ambiente, muitas vezes aumentando a sua invasibilidade (Grove 2014). Este legado no solo por invasoras pode alterar, por exemplo, as interações entre plantas e fungos micorrízicos, reduzindo a riqueza e abundância de micorrizas localmente e afetando as interações simbióticas entre plantas e fungos associados (Smith & Read 1997; Grove 2014). Espécies do gênero *Pinus* têm sido apontadas como geradoras de um importante legado no solo, pois a presença destas espécies pode levar ao esgotamento de nutrientes na camada mineral superior do solo, aumentar sua acidez e, conseqüentemente, alterar os processos de mineralização da matéria orgânica e a composição biótica do solo (Scholes & Nowicki 1998). Por outro lado, interações positivas também podem ocorrer entre populações de espécies invasoras (Simberloff & Von Holle 1999). Tais interações podem levar a transformações bióticas e abióticas ao longo do tempo, ou seja, o legado destas espécies (Corbin & D'Antonio 2004). Estes fenômenos de interações e transformações entre espécies invasoras dificultam a previsão dos impactos ecológicos da invasão em longo prazo, tornando a invasão biológica possivelmente irreversível (Coblentz 1990).

A introdução de *Pinus* no Cerrado afetou, como em outras invasões globais, fatores bióticos e abióticos do ecossistema. A introdução desse gênero no sudeste do Brasil remota à década de 60, sendo plantados principalmente as espécies *Pinus elliottii* e *Pinus taeda* (Kronka et al. 2005). Desde então, espécies de *Pinus* spp. têm invadido e se estabelecido com facilidade em áreas abertas de Cerrado (Abreu & Durigan 2011), causando diminuição de riqueza de espécies nativas (Brewer et al. 2018). A invasão por *Pinus* spp. no Cerrado pode interferir na capacidade de captação de nutrientes pelas espécies da flora nativa (Wilcke & Lilienfein 2002). Além de espécies de *Pinus* spp., o Cerrado é ameaçado pela invasão de espécies de gramíneas africanas que foram introduzidas no Brasil,

acidentalmente ou para compor pastagens, e que se tornaram invasoras de diferentes ecossistemas (Pivello et al. 1999ab). Entre elas, estão diversas espécies do gênero *Urochloa* spp. (capim-braquiária) e *Melinis minutiflora* (capim-gordura, Parsons 1972). Estratégias que facilitam o estabelecimento dessas invasoras, como grande acúmulo de biomassa e altas taxas reprodutivas (Richardson & Pysek 2006) podem ter facilitado a sua entrada no sistema. Porém, dentro do processo de invasão biológica, a invasibilidade também exerce um importante papel (Richardson & Pysek 2006) sendo, então, de grande importância a investigação do histórico de invasão do ambiente e se o legado de uma invasora anterior pode afetar a invasibilidade deste ambiente.

Dada a complexidade do Cerrado (Furley 1999), torna-se fundamental entender a dinâmica e impactos das invasões biológicas para sua conservação. Atualmente, as invasoras e o fogo descontrolado são considerados importantes fatores que ameaçam a conservação e diversidade do Cerrado (Durigan et al. 2007), tornando-se fundamental entender a dinâmica e impactos das invasões biológicas. Portanto, entender a dimensão das modificações no ambiente causadas pela invasão biológica, e se isso interfere ou não na colonização futura dessas áreas por outras invasoras é de extrema importância para a conservação do Cerrado. Devido a remoção dos plantios de *Pinus* recente em áreas de conservação, os pinheiros vêm sendo removidos e as áreas deixadas para regeneração natural do Cerrado. Entretanto, muitas dessas áreas estão sendo invadidas por espécies de gramíneas exóticas, dificultando assim a regeneração de espécies nativas do Cerrado.

O presente estudo teve como objetivo responder a duas perguntas: I) O legado de *Pinus* aumenta a germinação de espécies invasoras e afeta as nativas? Tem-se como hipótese que, quanto mais recente a retirada do pinheiro (assim como na área de plantio), maior será a germinação de espécies invasoras, enquanto que as nativas terão sua germinação afetada negativamente; II) O legado de *Pinus* afeta o estabelecimento e crescimento de espécies invasoras e nativas? As espécies invasoras apresentarão maior estabelecimento e crescimento quanto mais recente for a retirada do pinheiro e espécies nativas apresentarão maior estabelecimento em áreas onde não houve presença do *Pinus* ou o pinheiro foi removido há mais tempo. Desta maneira, temos como hipótese principal que a presença do *Pinus* altera as características bióticas e abióticas do solo, deixando um legado de invasão por um período de tempo, facilitando assim a entrada e crescimento de outras espécies invasoras nessas áreas.

Material e métodos

Área de estudo

A Estação Ecológica e Experimental de Itirapina localiza-se no sudeste brasileiro (20° 00' 22" S e 47° 45' 48" W). O clima, segundo o sistema Köppen, é mesotérmico com inverno seco, com precipitação média anual de 1459 mm e temperatura média anual de 21,9°C. NA EEcl são encontradas, principalmente, fisionomias campestres (campo limpo) e savânicas (cerrado *sensu stricto*, campo cerrado e campo sujo). As áreas de cerradão existem em menor frequência, em fragmentos relacionados a solos mais férteis. Predominam na região Neossolos Quartzarênicos e ocorrem, em menor escala, Latossolos Vermelho-Amarelos e Latossolos Vermelhos (Zanchetta et al. 2006).

Nas Estações Ecológica e Experimental de Itirapina existem atualmente áreas com florestas plantadas de *Pinus* spp (*Pinus elliottii* e *Pinus taeda*) (Zanchetta & Diniz 2006), e áreas onde talhões de *Pinus* foram retirados e estão, desde então, sob regeneração natural. A partir de sua criação, em 1957, a EEI teve importante papel na silvicultura do país, se dedicando ao plantio de espécies de *Pinus*, tendo como objetivo, juntamente com outras estações experimentais do estado, estimular a pinocultura (Zanchetta & Pinheiro 2007). Na Estação Experimental de Itirapina existem aproximadamente 130 talhões de plantio de *Pinus*, sendo que 97% dos indivíduos de *Pinus* plantados são da espécie *Pinus elliottii* (Zanchetta & Diniz 2006).

Coleta de solo

Para os experimentos descritos abaixo, coletas de amostras de solo foram realizadas em áreas com diferentes históricos de retirada de *Pinus*: não retirada, com monocultura de *Pinus* (*Pinus*), remoção de *Pinus* em 2010 (8 anos), remoção de *Pinus* em 1998 (20 anos) e Cerrado, onde nunca houve o plantio da exótica (Cerrado). Antes da coleta de solo na área de plantio atual de *Pinus*, as acículas foram removidas.

Análises de solo foram realizadas para a quantificação de fósforo, nitrogênio, carbono orgânico, pH, acidez potencial e alumínio trocável. Para as análises, foram coletadas três amostras de 800cm³ de cada área, da camada mais superficial (2cm de profundidade, com retirada de serapilheira). As amostras de cada área foram misturadas (amostra composta de 3 sub amostras) antes das análises (resultados na Fig. S1).

Germinação

Foram selecionadas duas espécies de gramíneas africanas invasoras, *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora* e duas gramíneas nativas, *Aristida riparia* e *Aristida*

megapotamica. As sementes das espécies selecionadas foram coletadas na Estação Ecológica de Itirapina, triadas em laboratório e acondicionadas em sacos metálicos para evitar a entrada de luz e diminuição da viabilidade das mesmas. Apenas sementes visivelmente cheias foram utilizadas nos experimentos. O solo das quatro áreas (Pinus, 8 anos, 20 anos e Cerrado) coletado foi homogeneizado e acondicionado em bandejas de alumínio de 500ml, sendo utilizadas 5 réplicas para cada tratamento, com 20 sementes de cada espécie por bandeja (20 sementes x 4 espécies x 4 tratamentos). As bandejas foram dispostas em casa de vegetação com irrigação automática três vezes ao dia. O experimento teve duração de dezembro de 2016 a janeiro de 2017 (total de 8 semanas). Três vezes por semana, eram contadas e removidas as sementes germinadas.

Crescimento

Para realização desse experimento, foram produzidas mudas de uma espécie nativa, *Aristida megapotamica*, e uma espécie invasora, *Melinis minutiflora* em sacos plásticos próprios, com uma mistura de areia e terra vegetal (2:1). Elas foram mantidas nos sacos plásticos durante um mês. Ao final desse período, as mudas foram transplantadas para vasos de 8 litros, contendo amostras de solo das quatro áreas já homogeneizadas e peneiradas, misturadas com areia estéril (1:1) para diminuição dos efeitos abióticos. Foram utilizadas 3 réplicas por tratamento, sendo que cada vaso continha 6 plântulas (6 plântulas x 3 réplicas x 4 tratamentos, N=72). O mesmo experimento com o solo sem mistura de areia foi montado (resultados em Figs. S2, S3 e S4). Os vasos foram dispostos de maneira aleatória em casa de vegetação com irrigação automática três vezes ao dia. Semanalmente, os vasos eram aleatorizados novamente. Ao longo de quatro meses, foram feitas medidas semanais da altura e número de folhas das plântulas. Ao final do experimento, todas as plantas foram retiradas dos vasos para avaliação final. Os vasos onde alguma planta atingiu a capacidade limite, ou seja, quando raízes de algum indivíduo começaram a sair pelo buraco de escoamento de água do vaso, também tiveram todas as plantas removidas para as próximas etapas. A biomassa aérea foi acondicionada em sacos de papel, enquanto que as raízes foram lavadas, e posteriormente colocadas em sacos de papel. O material foi colocado em estufa com circulação de ar forçado por 48 horas a 80°C e pesado em seguida. Além disso, antes da secagem, três folhas de cada indivíduo foram usadas para medir a área foliar, utilizando-se LI-COR LI-3000 e as folhas foram secas e pesadas separadamente, para posterior cálculo da área específica foliar. A seleção das folhas e cálculos de área específica foliar seguiram os protocolos descritos em Cornelissen et al. (2003). A taxa de crescimento (TC) foi calculada com a altura final da planta (h_f), altura inicial (h_i) e o número de dias (nd) do experimento, com a fórmula $(h_f - h_i) / nd$. Também foi feito o cálculo do

tamanho de efeito (*effect size*), que calcula efeitos positivos ou negativos de cada tratamento em relação ao controle (Hedges et al. 1999) para as variáveis biomassa aérea, biomassa subterrânea, biomassa total, altura final, número de folhas final e área específica foliar.

Análises estatísticas

Para verificar as diferenças entre os tratamentos das porcentagens de germinação e taxas de crescimento foram realizados MLGs (modelos lineares generalizados) com família de distribuição quasibinomial e testes *post hoc* glht do tipo *Tukey*. Para as demais variáveis, foi realizado o cálculo de tamanho de efeito com o índice D de Cohen, comparando as variáveis respostas nos tratamentos com histórico de invasão com o tratamento controle, onde não há histórico de invasão por *Pinus*. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team 2016) com os pacotes *vegan* (Oksanen et al. 2016), *ggplot2* (Wickham 2009), *multcomp* (Hothorn et al. 2008), *stats* (R Core Team 2016).

Resultados

Germinação

As espécies invasoras responderam de formas distintas aos tratamentos. Para *Urochloa brizantha*, a porcentagem de germinação variou de 67±4% (P) a 85±2% (C). Para essa espécie, os tratamentos Cerrado e 20 anos mostraram uma maior porcentagem de germinação do que as sementes germinadas nos tratamentos 8 anos e *Pinus* ($p \leq 0,05$, Fig. 1). Para *Melinis minutiflora*, a porcentagem de germinação não foi afetada pelos tratamentos ($p > 0,05$), variando de 64±6% (2010) a 72±4% (P, Fig. 1).

As espécies nativas também tiveram respostas diferentes aos tratamentos. *Aristida megapotamica* teve variação de porcentagem de germinação de 97±2% (em Cerrado) a 80±4% (em 8 anos). As menores porcentagens foram encontradas no tratamento 8 anos em relação ao controle e solo sob plantio de *Pinus* ($p = 0,02$ e $p = 0,05$, respectivamente, Fig. 1). Já a germinação de *Aristida riparia* não foi afetada pelo histórico de retirada de *Pinus* ($p > 0,05$), com porcentagens de germinação variando de 74±4% (20 anos) a 83±7% (8 anos e *Pinus*, Fig. 1).

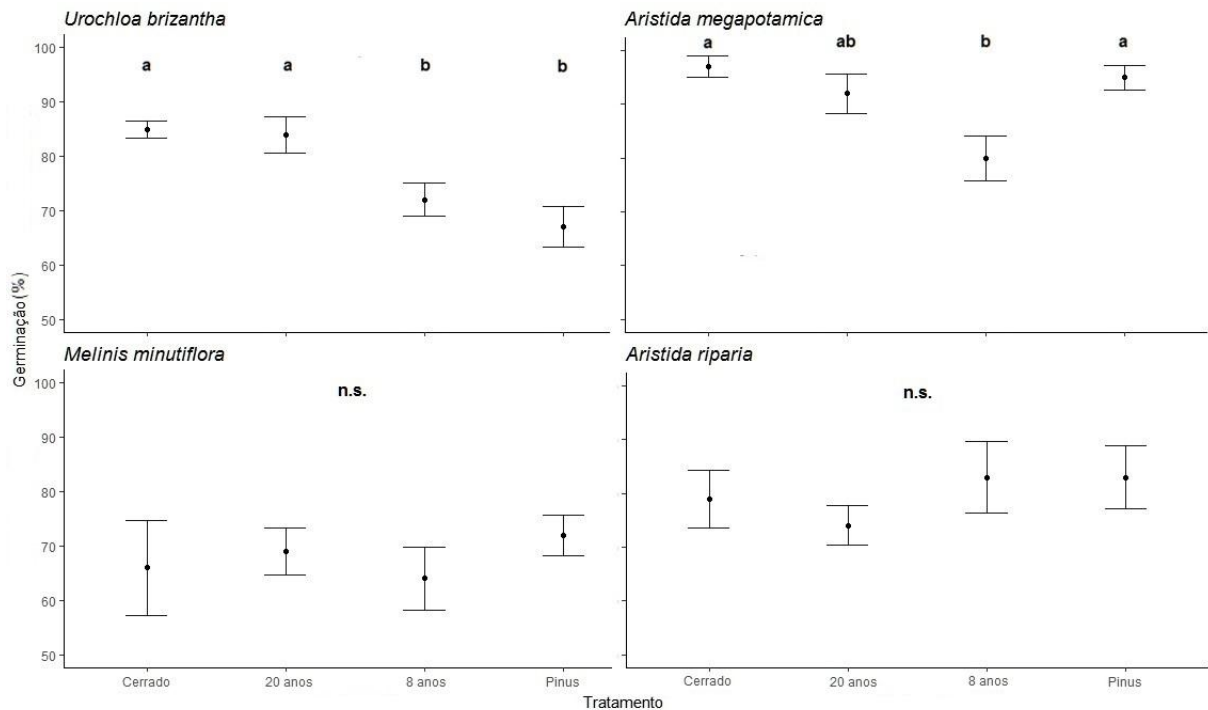


Figura 1. Porcentagem de germinação (média \pm erro padrão) nos tratamentos: Cerrado (controle – área de Cerrado onde nunca houve plantio de *Pinus*), 20 anos (área sob regeneração natural há 20 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido), 8 anos (área sob regeneração há 8 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido) e Pinus (área onde atualmente ainda existe plantio de *Pinus*) das espécies de gramíneas africanas invasoras: *Urochloa brizantha*, *Melinis minutiflora*, e das espécies de gramíneas nativas: *Aristida megapotamica* e *Aristida riparia*. Diferentes letras significam diferenças estatísticas significativas entre os tratamentos ($p \leq 0,05$) e n.s. = não significativo.

Crescimento

No geral, os tratamentos não tiveram influência na espécie nativa, mas sim na invasora. *Aristida megapotamica* teve a mesma taxa de crescimento em todos os tratamentos ($p > 0,05$), porém uma tendência ao aumento da taxa de crescimento quanto mais próximo da presença do plantio de *Pinus* pode ser observada (Fig. 2). Entretanto, *Melinis minutiflora* apresentou taxas de crescimento menores em vasos com solo de Cerrado e de plantio de *Pinus* do que nos tratamentos 20 anos e 8 anos ($p = 0,003$ e $p = 0,001$, respectivamente. Fig. 2, Tabela S1).

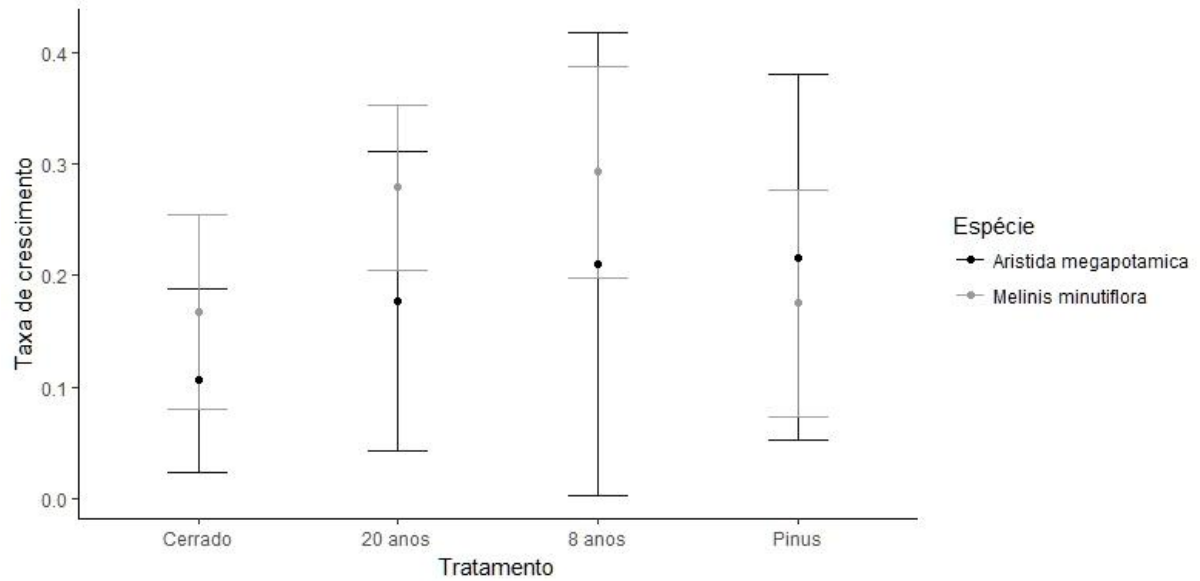


Figura 2. Taxas de crescimento (média±desvio padrão) para a espécie nativa *Aristida megapotamica* e invasora *Melinis minutiflora* nos tratamentos: Cerrado (controle - área onde nunca houve plantio de *Pinus*), 20 anos (área sob regeneração natural há 20 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido), 8 anos (área sob regeneração há 8 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido) e Pinus (área onde atualmente ainda existe plantio de *Pinus*).

Em relação ao tamanho de efeito (*effect size*), *Aristida megapotamica* apresentou efeito positivo apenas para a variável altura no tratamento 20 anos em relação ao controle. Todas as demais variáveis nos demais tratamentos não apresentaram efeito em relação ao controle (Fig. 3). *Melinis minutiflora* sofreu efeito negativo de todos os tratamentos em relação ao controle e a biomassa área sofreu efeito negativo dos tratamentos 20 anos e 8 anos em relação ao controle. As demais variáveis não apresentaram efeitos de nenhum dos tratamentos em relação ao controle (Fig. 4).

Aristida megapotamica

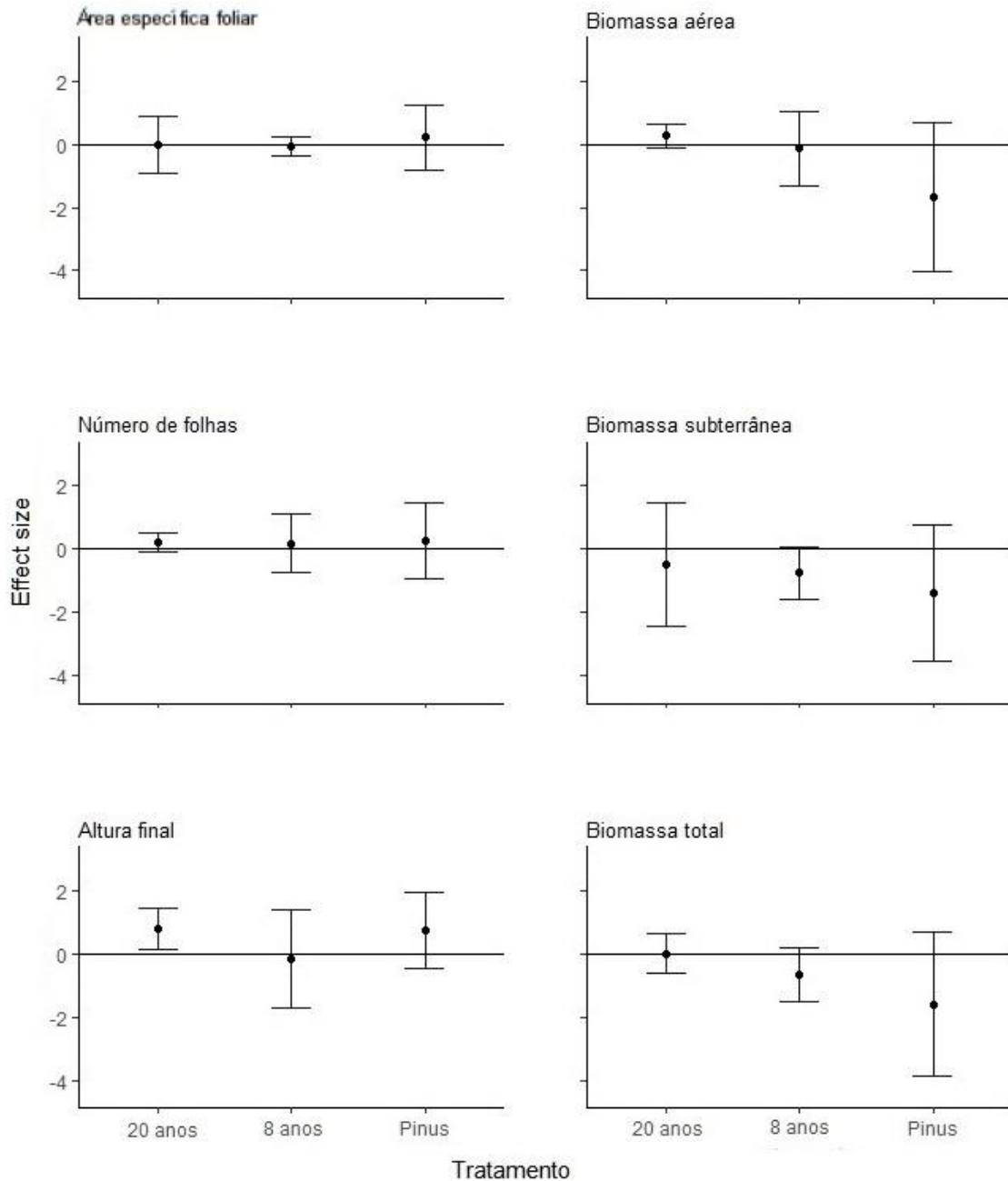


Figura 3. Tamanho de efeito (TDE – *Effect size*) \pm desvio padrão nos tratamentos: Cerrado (controle - área onde nunca houve plantio de *Pinus*), 20 anos (área sob regeneração natural há 20 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido), 8 anos (área sob regeneração natural há 8 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido) e Pinus (área onde atualmente ainda existe plantio de *Pinus*), para as variáveis: área específica foliar, número de folhas, altura, biomassa aérea, biomassa subterrânea e biomassa total para a espécie nativa *Aristida megapotamica*. Pontos representam as médias e as barras de erro, os erros padrão. Quando as barras estão acima da linha do 0 no eixo y, demonstram efeito positivo do tratamento em relação ao controle e quando estão abaixo, demonstram efeito negativo. Barras de erro que cruzam a linha do 0 significam efeito pequeno/nulo.

Melinis minutiflora

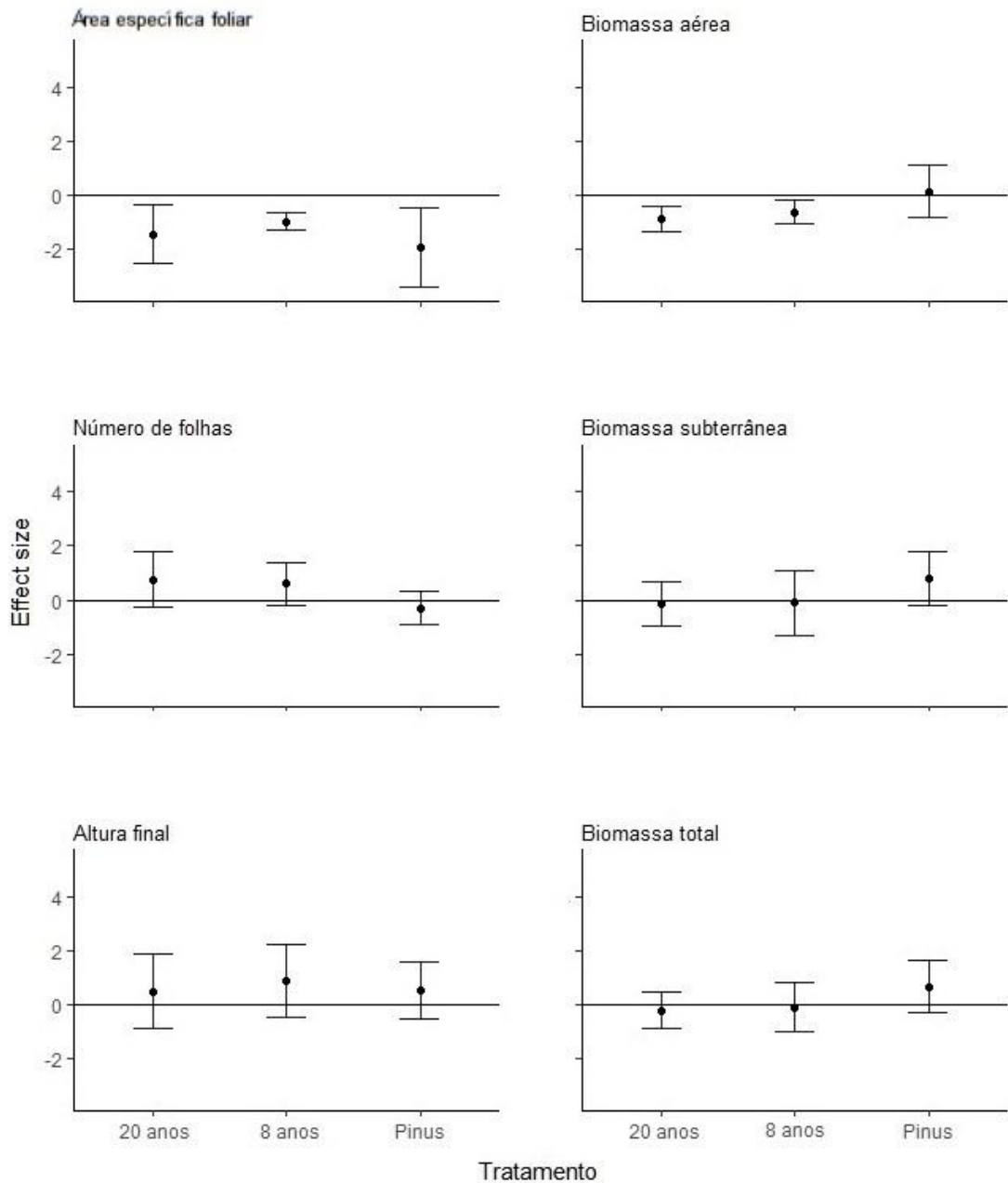


Figura 4. Tamanho de efeito (TDE – *Effect size*) \pm desvio padrão nos tratamentos: Cerrado (controle - área onde nunca houve plantio de *Pinus*), 20 anos (área sob regeneração natural há 20 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido), 8 anos (área sob regeneração natural há 8 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido) e Pinus (área onde atualmente ainda existe plantio de *Pinus*), para as variáveis: área específica foliar, número de folhas, altura, biomassa aérea, biomassa subterrânea e biomassa total para a espécie invasora *Melinis minutiflora*. Pontos representam as médias e as barras de erro, os erros padrão. Quando as barras estão acima da linha do 0 no eixo y, demonstram efeito positivo do tratamento em relação ao controle e quando estão abaixo, demonstram efeito negativo. Barras de erro que cruzam a linha do 0 significam efeito pequeno/nulo.

Discussão

Espécies exóticas possuem alta capacidade competitiva (Baker 1974; Davidson et al 2011). Fisher et al. (2009) mostraram que espécies invasoras podem germinar muito mais rapidamente do que espécies nativas, dando a estas a capacidade de dominar primeiro um ambiente. As porcentagens de germinação encontradas para *Urochloa brizantha* mostram que a espécie possui maior germinação onde não há legado de *Pinus* e onde o pinheiro foi removido há mais tempo, mostrando que a invasibilidade, ao menos para esta espécie, não foi aumentada após a retirada do *Pinus*. A espécie nativa *Aristida megapotamica* teve germinação menor onde o *Pinus* foi recém removido, indicando um desfavorecimento no estabelecimento para a espécie nativa, já que esta teve sua maior porcentagem de germinação em solo onde nunca houve o plantio de *Pinus*. A presença de sementes de espécies invasoras no banco de sementes de solo pode ser persistente e influenciar a invasão de um local. Dairel (2018) mostrou que em áreas onde houve retirada de *Pinus* em 20 anos, mesmo em manchas sem a presença de gramíneas invasoras na vegetação aérea, o banco de sementes já possui a presença de espécies invasoras sendo assim uma potencial fonte de propágulos no ambiente.

Plantas invasoras lenhosas tendem a transformar ambientes savânicos de maneira mais drástica, uma vez que a presença de árvores em um ambiente mais aberto transforma a estrutura do sistema, influenciando, sobretudo, na competição por luz (Richardson et al. 1994; Abreu & Durigan 2011). Para o Cerrado, em que gramíneas africanas estão presentes em grande área (Pivello et al. 1999b), esse processo torna-se especialmente importante, pois elas podem aproveitar estas áreas modificadas por outra exótica para colonização. A taxa de crescimento de *M. minutiflora* foi maior nos tratamentos 20 anos e 8 anos quando comparada aos demais (Cerrado e *Pinus*), indicando não somente o legado da espécie invasora deixado anteriormente, mas também a importância do período de regeneração após a remoção do pinheiro. Se a gramínea invasora apresenta melhor desempenho em áreas sob regeneração, ações de manejo se mostram necessárias para que as espécies nativas do Cerrado consigam se reestabelecer nesses locais. Além disso, a taxa de crescimento de *A. megapotamica*, apesar de não apresentar diferenças estatísticas, apresentou uma tendência a aumentar nos tratamentos onde o *Pinus* foi retirado mais recentemente ou onde ainda está presente. Quando observamos os experimentos sem adição de areia, ou seja, com efeito também abiótico do solo (Figura S2), temos um efeito ainda maior da presença de *Pinus* na taxa de crescimento da espécie nativa, demonstrando a capacidade desta espécie de se estabelecer nestes locais, sendo então uma boa opção para restauração de ambientes onde indivíduos de *Pinus* foram recém removidos.

A substituição de ambientes com predominância de estrato herbáceo por formações florestais de *Pinus* podem provocar mudanças substanciais nos estoques e fluxos de nutrientes, condicionadas ao tempo de conversão do uso do solo e o regime de chuvas (Scholes & Nowicki 1998 apud Simberloff et al. 2010). A composição química, física e biológica dos solos e a disponibilidade de nutrientes pode ser afetada (Simberloff et al. 2010), acelerando a acidificação e podzolização dos mesmos, dependendo das características da vegetação original e da matriz de solo (Scholes & Nowicki 1998 apud Simberloff et al. 2010). Além disso, a introdução de *Pinus* tende a esgotar os nutrientes da camada mineral superior do solo, acumulando estes nas camadas orgânicas e o aumento da acidez diminui a mineralização e nitrificação do nitrogênio, sendo estas mudanças nutricionais responsáveis por importantes mudanças na composição das comunidades bióticas dos solos (Scholes & Nowicki 1998 apud Simberloff et al. 2010). As análises de solo mostraram que a presença de *Pinus*, assim como seu legado afetou as características do solo: o pH se tornou mais ácido, assim como os valores de H+Al (acidez potencial) e Al⁺³ (alumínio trocável) foram maiores na presença dos pinheiros e nas áreas onde sua remoção foi mais recente (Fig. S1). Desta forma, a invasibilidade dos sistemas foi afetada pelo legado de *Pinus* através de mudanças do solo.

Tais mudanças afetaram conseqüentemente algumas variáveis estudadas, uma vez que padrões distintos foram observados entre os experimentos com adição de areia (Figs. 2, 3, e 4) e sem (Figs. S2, S3 e S4), mostrando desta forma que a comunidade biótica do solo interferiu também no processo de invasão e regeneração destas áreas. O processo de invasão é complexo e, nele, diversos fatores estão envolvidos. Alguns são bem conhecidos, como distúrbio e pressão de propágulo. Outros, entretanto, têm poucas informações (Simberloff et al. 2010). Considerando as respostas diferentes que foram obtidas pelos experimentos de germinação e crescimento, e ainda as obtidas pelo replicamento do experimento com solo puro, é notável a importância de entender cada uma das etapas do processo de regeneração/invasão, como o estabelecimento, crescimento e quais são exatamente os fatores que interferem em cada uma delas, uma vez que os fatores abióticos (experimentos com mistura de areia) se mostraram influentes de forma diferente dos fatores bióticos (experimentos sem mistura de areia).

A remoção da cobertura de árvores expõe o solo à luz, abrindo espaço para espécies pioneiras e, com o tempo, as que possuem maiores habilidades competitivas podem se tornar dominantes (Cuevas & Zalba 2010). A chegada de uma ou mais espécies invasoras em um novo local pode gerar interações positivas entre estas e, pelo menos para uma delas, aumentar a probabilidade de sobrevivência e tamanho populacional (Simberloff & Von Holle 1999). Simberloff e Von Holle (1999) sugerem o uso do termo “*invasional meltdown*”

para este fenômeno, ou seja, quando um conjunto de espécies exóticas facilita a invasão no ambiente por outras. Embora o tamanho do efeito (*effect size*) tenha se mostrado pequeno ou nulo para ambas as espécies aqui estudadas, pode-se notar uma tendência da espécie invasora *Melinis minutiflora* a apresentar efeito negativo relacionado ao legado de *Pinus* para algumas das variáveis estudadas, como por exemplo, a formação de biomassa aérea (Fig. 4). Espécies invasoras geram um grande acúmulo de biomassa sobre o solo impedindo a entrada de luz no local, e dificultando o crescimento de espécies nativas (Brooks et al. 2010) podendo, assim, dificultar a regeneração natural por espécies nativas. Considerando isto junto ao bom desempenho da espécie quanto a taxa de crescimento em áreas com histórico de invasão, podemos sugerir que a presença dos pinheiros modificou a invasibilidade do sistema, tornando-o mais vantajoso para o estabelecimento e crescimento da espécie invasora.

Conclusão

Apesar do histórico de remoção de *Pinus* nas áreas desse estudo, a germinação de espécies invasoras responderam contrariamente a hipótese inicial, ou seja, apresentou melhor desempenho nos tratamentos sem invasão prévia e naqueles onde a invasora foi retirada há mais tempo. Já as espécies nativas são desfavorecidas, apresentando menor germinação em áreas onde *Pinus* foi recém removido. Considerando a diminuição da germinação da espécie nativa nas áreas com histórico de invasão e o aumento da taxa de crescimento de espécie invasora nestas mesmas áreas, fica claro que o processo de regeneração após a retirada de uma invasora deve ser ativo, ou seja, a regeneração natural pode não ser suficiente para a recuperação do Cerrado, e nesse caso as espécies nativas seriam substituídas por outras espécies invasoras. Desta forma, a presença de *Pinus* em áreas que eram previamente Cerrado alteram o sistema de tal maneira, aumentando sua invasibilidade e tornando-o assim, mais susceptível a ser invadido. Nos históricos de retirada de invasora aqui analisados, não existem indícios de que essas mudanças ficam mais brandas com o passar do tempo e, sendo assim, estudos posteriores com maior período pós remoção do pinheiro devem ser realizados com o intuito de averiguar a possibilidade de diminuição desse favorecimento ao estabelecimento de espécies invasoras em locais previamente invadidos, bem como ações de controle dessas espécies em áreas que estão sob regeneração após a retirada de outra espécie invasora.

Agradecimentos

Agradecemos a P. Arantes, V. Zanzarini, H. Zironi, G. Damasceno e L. Teco pela ajuda na coleta de solo e montagem dos experimentos. G. Chiari teve bolsa de estudos da CAPES.

Referências

- Abreu RCR & Durigan G. (2011) Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity* 4: 269-278.
- Baker H. (1974) The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5:1-24.
- Brewer JS, Souza FM, Callaway RM, Durigan G. (2018) Impact of invasive slash pine (*Pinus elliottii*) on groundcover vegetation at home and abroad. *Biological Invasions*.
- Brooker RW et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.
- Brooks KJ, Setterfield SA, Douglas MM. (2010) Exotic Grass Invasions: Applying a Conceptual Framework to the Dynamics of Degradation and Restoration in Australia's Tropical Savannas. *Restoration Ecology* 18: 188 - 197.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Cassey P, Blackburn TM, Duncan RP, Chown SL. (2005) Concerning invasive species: Reply to Brown and Sax. *Austral Ecology* 30: 475-480.
- Coblentz BE. (1990) Exotic Organisms: A Dilemma for Conservation Biology. *Conservation Biology*. 4: 261-265.
- Corbin JD & D'Antonio CM. (2004) Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology* 85: 1273–1283.
- Cornelissen JHC et al. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cuevas YA & Zalba SM. (2010) Recovery of Native Grasslands after Removing Invasive Pines. *Restoration Ecology* 18: 711-719.
- Dairel MC. (2018) Dinâmica do banco de sementes e germinação de gramíneas nativas e invasoras do Cerrado. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, UNESP.
- D'Antonio CM & Meyerson LA. (2002) Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration: A Synthesis. *Restoration Ecology* 10: 703-713.
- D'Antonio CM & Vitousek PM. (1992) Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*.23: 63-87.

- Damasceno G, Souza L, Pivello VR, Gorgone-Barbosa E, Girollo P, Fidelis A. (2018) Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions* [no prelo].
- Durigan G, Siqueira MF, Franco GA. (2007) Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Sci. Agric.* 64: 355-363.
- Fisher JL et al. (2009) Soil seed bank compositional change constrains biodiversity in an invaded species-rich woodland. *Biological Conservation* 142: 256-269.
- Furley PA. (1999) The Nature and Diversity of Neotropical Savanna Vegetation with Particular Reference to the Brazilian Cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223-241.
- Grove SE. (2014) Development and Persistence of Soil Legacy Effects of an Invasive Shrub and Implications for Reforestation. Tese de doutorado em Ecology and Evolutionary Biology da University of California.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50: 346-363.
- Keeley JE. (2015) Attacking invasive grasses. *Applied Vegetation Science* 18: 541-542.
- Kronka FJN, Bertolani F, Ponce RH. (2005) A cultura do Pinus no Brasil. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura.
- McNeely JM et al. (2001) Global strategy on invasive alien species. IUCN, Gland, SW.
- Mooney HA & Cleland EE. (2001) The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 98: 5446-5451.
- Oksanen J et al. (2017). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parker LM et al. (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.
- Parker JD et al. (2013) Do invasive species perform better in their new ranges? *Ecology* 94: 985-994.
- Parsons J. (1972) Spread of African pasture grasses to the American tropics. *Journal of Range Management*, 25:12-17.

- Pimentel D, McNair S, Janecka J, Wightman J, Simmonds C, O'Connell C, Wong E, Russel L, Zern J, Aquino T, Tsomondo T. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20.
- Pivello VR, Shida CN, Meirelles ST. (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 8: 1281-1294.
- Pivello VR et al. (1999) Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica* 31: 71-82.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Richardson DM, Williams PA, Hobbs RJ. (1994) Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- Richardson DM, Pysek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD & West CJ. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Richardson DM & Pysek P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.
- Scholes MC, Nowicki TE (1998) Effects of pines on soil properties and processes. In 'Ecology and biogeography of Pinus'. Ed. DM Richardson, Cambridge University Press: Cambridge, UK. pp. 341-53.
- Simberloff D & Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Simberloff D. (2006) Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9:912-919.
- Simberloff D, Nunes MA, Ledgard NJ, Pauchard A, Richardson DM, Sarasola M, Van Wilgen BW, Zalba SM, Zenni RD, Bustamante R, Pena E, Ziller SR. (2010) Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* 35: 489-504.

- Smith SE & Read DJ. (1997) Mycorrhizal Symbiosis. Book. Terceira edição. ISBN: 978-0-12-370526-6.
- Vila M et al. (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702-708.
- Wickham H. (2009) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wilcke W & Lilienfein J. (2002) Biogeochemical consequences of the transformation of native Cerrado into *Pinus caribaea* plantations in Brazil. *Plant and Soil* 238: 175-189.
- Williamson MH & Fitter A. (1996a) The Characters of Successful Invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170.
- Williamson MH & Fitter A. (1996b) The Varying Success of Invaders. *Ecology* 77: 1661-1666.
- Zanchetta et al. (2006) Plano de Manejo Integrado - Estação Ecológica e Experimental de Itirapina - 1a Revisão.
- Zanchetta D & Diniz FV. (2006) Estudo da contaminação biológica por *Pinus* spp. em três diferentes áreas na Estação Ecológica de Itirapina (SP, Brasil). *RevInst Flor* 18: 1-14.
- Zanchetta D & Pinheiro LS. (2007) Análise biofísica dos processos envolvidos na invasão biológica de sementes de *Pinus elliottii* na Estação Ecológica de Itirapina - SP e alternativas de manejo. *Climatologia e Estudos da paisagem* 2:72-90.

O legado de *Pinus* spp. interfere na competição, intra e interespecífica, entre gramíneas nativas e invasoras?

Giovana Chiari^{1*}, Lara Souza², Alessandra Fidelis¹

¹Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Avenida 24^a 1515, 13506-900, Rio Claro – SP, Brasil.

²University of Oklahoma, Oklahoma Biological Survey & Department of Microbiology and Plant Biology, Norman, OK 73019, USA.

* chiarigiovana@gmail.com

Resumo

Espécies de gramíneas invasoras competem efetivamente com espécies nativas, sobretudo em fisionomias com estrato herbáceo predominante. Essas invasoras, em geral, exercem alta pressão competitiva nas espécies da comunidade nativa, podendo essa competição se dar diretamente ou indiretamente. Espécies nativas podem ter sua performance reduzida em solos modificados por invasoras, assim como espécies invasoras podem ter suas performances aumentada. Além disso, interações entre invasoras podem aumentar os impactos nos ecossistemas através de um legado de mudanças e remover indivíduos por si só pode ser insuficiente para a regeneração das espécies nativas. O presente estudo teve como objetivo avaliar quais impactos uma espécie invasora (*Melinis minutiflora*) exerce sobre uma espécie nativa (*Aristida megapotamica*) quando são submetidas à competição entre si (interespecífica) em comparação a quando são submetidas à competição intraespecífica. Além disso, pretende-se avaliar se a presença atual e passada de *Pinus* pode alterar o desempenho competitivo dessas mesmas espécies. Para isso, quatro áreas com diferentes históricos de invasão foram utilizadas: área de Cerrado (Cerrado, onde nunca houve plantio de *Pinus*), área sob regeneração natural desde 1998 (20 anos, tempo desde a remoção do *Pinus*), área sob regeneração natural desde 2010 (8 anos, tempo desde a remoção do *Pinus*) e área onde ainda há monocultura do pinheiro (*Pinus*). Vasos com três plântulas de cada espécie preenchidos com uma mistura de 1:1 de areia estéril e solo coletado em cada uma das áreas (tratamentos) foram montados, além de vasos com 6 plântulas da mesma espécie para comparação dos efeitos da competição intra e interespecífica. A espécie nativa demonstra desempenho pior quando submetida à competição com a invasora, porém não é afetada pelos tratamentos de solo. Já a invasora apresentou melhor desempenho quando submetida à competição com a nativa e, nesse tipo de competição, também demonstrou melhor desempenho nos tratamentos onde existiu a presença de *Pinus*.

Palavras-chave: competição, gramíneas, invasão biológica, Cerrado, legado de invasão.

Introdução

A invasão biológica é uma das mais graves alterações antropogênicas que afetam o ambiente (D'Antonio & Vitousek 1992; McNeely et al. 2001). O estabelecimento e dispersão das espécies invasoras podem gerar grandes mudanças na abundância de indivíduos e na composição de espécies em comunidades, assim como nas principais funções de ecossistemas (Vitousek 1990; Pivello et al. 1999; D'Antonio & Meyerson 2002; Vilà et al. 2011; Damasceno et al., no prelo). Desta maneira, tal mudança em ambientes invadidos pode modificar características físicas do sistema, como por exemplo a composição dos solos e disponibilidade de nutrientes, disponibilidade de luz e alterar o regime de fogo (Richardson et al. 1994; Abreu & Durigan 2011; Simberloff et al. 2010; D'Antonio & Vitousek 1992). As invasões levam também à emergência de novas relações ecológicas locais, funcionando como filtros ecológicos no recrutamento de espécies (Abreu et al. 2014).

Espécies de gramíneas invasoras competem efetivamente com espécies nativas, sobretudo em fisionomias com estrato herbáceo predominante (D'Antonio & Vitousek 1992; Damasceno et al., no prelo), exercendo uma alta pressão competitiva nas espécies da comunidade nativa (Zupo 2010; Schwinning et al. 2017; Damasceno et al., no prelo; Goodale & Wisley 2018). A competição entre organismos pode se dar diretamente (competição por espaço físico) ou indiretamente (competição por recursos) (Van Mareel & Franklin 2013), afetando desta forma, a performance das espécies da comunidade como um todo.

Uma espécie invasora não necessariamente é superior a uma espécie nativa. Entretanto, a invasora pode apresentar melhor desempenho de crescimento a um recurso ou a um conjunto de recursos disponíveis na área em que estão presentes (Chesson 2000, Davis et al. 2000). Efeitos causados por invasoras na comunidade e no ecossistema podem ser duradouros se permanecerem no ambiente após a sua remoção, gerando um legado que pode continuar afetando esse sistema por algum tempo (Simberloff et al. 2013; Corbin & D'Antonio 2012).

Mudanças na composição química e física do solo causadas por espécies invasoras podem ser importantes para o crescimento de outras espécies invasoras (Capítulo 1, Kuebbing et al. 2015). Espécies nativas podem ter sua performance reduzida em solos modificados por invasoras, assim como espécies invasoras podem ter suas performances aumentada (Capítulo 1, Kuebbing & Nunez 2016). Além disso, interações entre invasoras podem aumentar os impactos nos ecossistemas nativos (*invasional meltdown*), acelerando processos de modificação do ambiente causado por estas, sejam essas interações de qualquer tipo entre duas ou mais espécies invasoras (Simberloff & Von Holle 1999). Dessa forma, se espécies invasoras auxiliam no estabelecimento de outras invasoras através de um

legado de mudanças, principalmente nas características do solo, remover indivíduos por si só pode ser insuficiente para a regeneração do local (Corbin & D'Antonio 2012; Kuebbing et al. 2015), pois este pode novamente ser invadido por outras espécies exóticas.

Introduzida na década de 60, a conífera *Pinus* spp. também é uma importante espécie invasora do Cerrado (Zenni & Ziller 2011). Muitas dessas espécies podem ser pouco exigentes, podendo se adaptar a ambientes diferentes do natural (Richardson & Bond 1991). No Cerrado, a introdução do gênero pode interferir na capacidade de captação de nutrientes pelas espécies da flora nativa deste (Wilcke & Lilienfein 2002), sendo que a substituição da fisionomia por uma densa floresta de *Pinus* pode, também, alterar a composição da comunidade, devido principalmente à competição por luz já em menos de uma década (Abreu & Durigan 2011). Estas espécies substituem rapidamente a fisionomia herbáceo-arbustiva do Cerrado (Abreu & Durigan 2011), interferindo na capacidade de capturar nutrientes das espécies nativas pelas alterações provocadas no solo (Wilcke & Lilienfein 2002), sugerindo um aumento da invasibilidade do sistema após sua retirada (ver Capítulo 1).

O Cerrado, que é a savana tropical mais rica em espécies vegetais do mundo, assim como um *hotspot* de biodiversidade (Myers et al. 2000), tem nas invasoras e no fogo descontrolado as maiores ameaças à biodiversidade conservação (Durigan et al. 2007). No Cerrado, *Melinis minutiflora* é uma gramínea africana considerada uma das principais espécies invasoras, e tem-se tornado um problema efetivo para a conservação nas unidades de conservação (Pivello et al. 1999). Características reprodutivas da espécie, como elevada produção de sementes, dormência e alta capacidade de estabelecimento em ambientes adversos explicam seu alto potencial invasivo (Martins et al. 2009). A invasão por *Melinis minutiflora* pode aumentar quando a presença de gramíneas nativas estabelecidas diminui, por ações antrópicas ou causas naturais em um ambiente já invadido (Barger et al. 2003).

Para compreender a interação entre o legado de *Pinus* e entre espécies nativas e invasoras durante a regeneração do Cerrado (pós remoção de *Pinus*), o presente estudo teve como objetivos: *I*) avaliar quais impactos uma espécie invasora (*Melinis minutiflora*) exerce sobre uma espécie nativa (*Aristida megapotamica*) quando submetidas à competição entre si (interespecífica) em comparação à competição intraespecífica. Tem-se como hipótese que a espécie invasora pode diminuir o desempenho da nativa quando estas são submetidas a competição interespecífica; *II*) avaliar se a presença atual e passada de *Pinus* spp. deixa um legado que pode alterar o desempenho competitivo dessas mesmas espécies. Tem-se como hipótese de que o legado de *Pinus* pode aumentar o desempenho da gramínea invasora em competição intra e interespecífica.

Material e métodos

Área de estudo

Na Estação Ecológica e Experimental de Itirapina (EEcl) e a Estação Experimental de Itirapina (EEExI) o clima, segundo o sistema Köppen, é mesotérmico com inverno seco, com precipitação média anual de 1459 mm e temperatura média anual de 21,9°C. NA EEcl são encontradas, principalmente, as formações fisionômicas campestres (campo limpo) e savânicas (cerrado *sensu stricto*, campo cerrado e campo sujo). As áreas de cerrado existem em menor frequência, em fragmentos relacionados a solos mais férteis. Predominam na região Neossolos Quartzarênicos e ocorrem, em menor escala, Latossolos Vermelho-Amarelos e Latossolos Vermelhos (Zanchetta et al. 2006).

A partir de sua criação, em 1957, a EEI teve importante papel na silvicultura do país, dedicando-se ao plantio de espécies de *Pinus* (Zanchetta & Pinheiro 2007). Na Estação Experimental de Itirapina existem aproximadamente 130 talhões de plantio de *Pinus*, sendo que 97% pertencem à espécie *Pinus elliottii* (Zanchetta & Diniz 2006). Na Estação Ecológica e Experimental de Itirapina existem atualmente áreas com florestas plantadas de *Pinus* spp., e áreas onde talhões de *Pinus* foram retirados em diferentes datas e estão, desde então, sob regeneração natural.

Coleta de solo

Para o experimento de competição, coletas de amostras de solo foram realizadas em cada uma das quatro áreas (tratamentos) desse estudo: área de monocultura de *Pinus*, área de remoção de *Pinus* há 8 anos, área de remoção de *Pinus* há 20 anos e área de Cerrado, onde nunca houve o plantio da exótica. Noventa amostras de 800cm³ foram coletadas em cada área, nos primeiros 15 centímetros de solo com remoção da serapilheira. As coletas de solo foram feitas na semana em que o experimento seria montado, para evitar perdas de características bióticas importantes para o estudo.

Coleta de sementes

Sementes de *Aristida megapotamica* (Poaceae, C4, perene, nativa) e *Melinis minutiflora* (Poaceae, C4, perene, invasora) foram coletadas na Estação Ecológica de Itirapina, triadas em laboratório e acondicionadas em sacos metálicos que evitara entrada de luz e diminuição da viabilidade das mesmas. Apenas sementes visivelmente cheias foram utilizadas para produção de mudas que foram utilizadas no experimento de competição.

Competição

Para realização desse experimento, foram produzidas mudas da espécie nativa (*Aristida megapotamica*) e invasora (*Melinis minutiflora*), em sacos plásticos próprios, com uma mistura de terra vegetal e areia (2:1). Elas foram mantidas nos sacos plásticos durante um mês. Ao final desse período, as mudas foram transplantadas para vasos de 8 litros, contendo amostras de solo das quatro áreas já homogêneas e peneiradas e misturadas com areia estéril (1:1), sendo três vasos (réplicas) por tratamento, contendo seis plântulas cada. O mesmo experimento com o solo sem mistura de areia foi montado (resultados em Fig. S5, Tabela S4 e S6). Foi estabelecido um experimento aninhado com dois fatores: legado do *Pinus* (área de monocultura de *Pinus* - *Pinus*, área de remoção de *Pinus* em 2010 – 8 anos, área de remoção de *Pinus* em 1998 – 20 anos e área de Cerrado – Cerrado) e tipo de competição (intraespecífica x interespecífica). Os vasos de competição intraespecífica tinham seis plântulas da mesma espécie, enquanto que no tratamento de competição interespecífica, cada vaso continha metade das plântulas de espécies nativas (três) e a outra metade com plântulas da espécie invasora (três). Os vasos foram dispostos aleatoriamente em casa de vegetação com irrigação automática três vezes ao dia. Medidas de altura foram feitas semanalmente por um período máximo de 4 meses. Ao final do experimento, todas as plantas foram retiradas dos vasos e tiveram suas biomassas aéreas e subterrâneas separadas, secas em estufa a 80°C por 48 horas e pesadas. Além disso, mediu-se a área foliar para três folhas de cada indivíduo com o uso do aparelho LI-COR LI-3000 e, posteriormente, foi realizado o cálculo da área específica foliar. Também foi calculada a taxa de crescimento, sendo esta a altura final subtraída da altura inicial e dividida pelo número de dias de duração do experimento para cada indivíduo.

Análises estatísticas

Para verificar as diferenças entre competição intra e interespecífica e a influência do legado de *Pinus* nessa competição, os atributos taxa crescimento (altura final subtraída da altura inicial e dividida pelo número de dias), biomassa aérea, subterrânea e total foram realizados MLGs (ou GLMs, modelos lineares generalizados) e testes *post hoc* glht do tipo *Tukey*. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team 2016) com os pacotes *vegan* (Oksanen et al. 2016), *ggplot2* (Wickham 2009), *multcomp* (Hothorn et al. 2008), *stats* (R Core Team 2016).

Resultados

Efeito do legado de Pinus e competição na taxa de crescimento das espécies

Em relação às taxas de crescimento, a espécie nativa *Aristida megapotamica* teve melhor desempenho quando em competição apenas entre seus indivíduos (competição intraespecífica) em comparação a quando foi submetida à competição com a espécie invasora (competição interespecífica). Esse padrão de desempenho foi encontrado independente do legado de *Pinus* (Fig. 1). Entretanto, as diferenças entre as taxas de crescimento da espécie na competição intra e interespecífica foram significativas apenas nos tratamentos 20 anos ($p=0,01$) e 8 anos ($p=0,02$, Tabela S5), com taxas de crescimento 68% e 88% maiores quando submetidas à competição intraespecífica em relação à interespecífica..

A espécie *Melinis minutiflora* apresentou padrões contrários à espécie nativa: teve taxas de crescimento maiores quando submetida à competição interespecífica (Fig. 1). Em 20 anos, a taxa foi 19% maior em competição interespecífica do que em intraespecífica ($p=0,05$). Em *Pinus*, a taxa de crescimento na competição interespecífica foi 43% maior ($p=0,003$). Entretanto, a diferença entre as taxas de crescimento entre os tipos de competição não foi observada quando cresceram em vasos com solo do Cerrado ($p=0,39$, Tabela S5), assim como 8 anos ($p=0,09$, Fig. 1). A taxa de crescimento da espécie *A. megapotamica* em competição intraespecífica foi a mesma independente do legado do *Pinus* ($p>0,05$, Tabela S3). Já quando crescendo em vasos com a espécie invasora, ela teve uma taxa de crescimento 76% maior quando em vasos com solo de plantio de *Pinus* do que 8 anos ($p=0,002$). Entre os demais tratamentos, não houve diferença significativa ($p>0,05$, Fig. 1).

Quando as plântulas de *M. minutiflora* cresceram no mesmo vaso, houve um efeito do legado de *Pinus* ($p\leq 0,05$), exceto entre os tratamentos Cerrado e *Pinus* ($p>0,05$) e 20 anos e 8 anos ($p>0,05$, Tabela S3). Quando colocadas para crescer com as plântulas da espécie nativa, houve um melhor desempenho (ca. 40%) em todos os tratamentos de legado de *Pinus* em comparação com o Cerrado ($p\leq 0,05$). Quando comparados entre si, estes tratamentos (20 anos, 8 anos e *Pinus*) não apresentaram diferença significativa ($p>0,05$, Fig. 1).

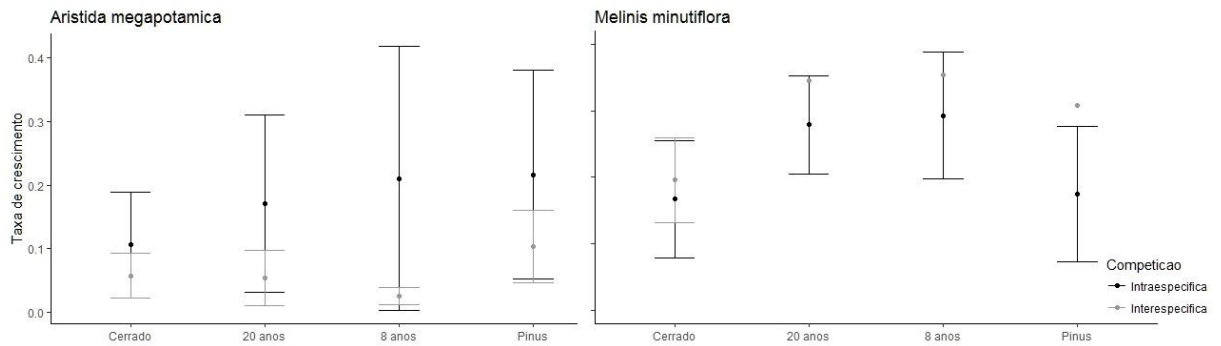


Figura 1. Taxa de crescimento (média \pm desvio padrão) entre os tratamentos Cerrado (nunca houve plantio de *Pinus*), 20 anos (retirada do plantio de *Pinus* há 20 anos), 8 anos (retirada do plantio de *Pinus* há 8 anos) e Pinus (área atualmente com plantio de *Pinus*) das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora*.

Efeito do legado de *Pinus* e competição na biomassa das espécies

A espécie nativa mostrou desempenho em média 89% maior na competição intraespecífica do que na competição interespecífica ($p \leq 0,05$) em todos os tratamentos com exceção de 8 anos, onde os tipos de competição não mudaram a resposta de biomassa subterrânea e total ($p > 0,05$, Fig. 2, Tabela S5). Entretanto, as três medidas de biomassa de *A. megapotamica* não foram influenciadas pelos tratamentos quando em competição intraespecífica ($p > 0,05$, Fig. 2). Já em competição interespecífica, a biomassa aérea foi maior em Cerrado ($0,02 \pm 0,01g$) e Pinus ($0,03 \pm 0,01g$) em relação ao tratamento 8 anos ($0,01 \pm 0,001g$) ($p \leq 0,05$). A biomassa total foi maior em Pinus ($0,06 \pm 0,01g$) do que em 20 anos ($0,03 \pm 0,01g$) e 8 anos ($0,02 \pm 0,001g$) ($p \leq 0,05$, Fig. 2) e a biomassa subterrânea não foi diferente nos tratamentos ($p > 0,05$, Tabela S3).

A espécie invasora, por outro lado, foi afetada positivamente pelo legado recente do *Pinus*. Apresentou biomassa aérea, subterrânea e total 91% maior nos tratamentos 8 anos e Pinus ($p \leq 0,05$) quando submetidas a competição interespecífica do que quando colocadas para crescer em vasos de monocultura de invasoras. Nos tratamentos não houve diferença em relação a estas variáveis entre os diferentes tipos de competição (Fig. 2, Tabela S5). Quando submetidas à competição intraespecífica, os indivíduos de *M. minutiflora* apresentaram biomassa aérea nos vasos com solo de Cerrado em média 95% maior em relação aos demais tratamentos ($p \leq 0,05$). A biomassa subterrânea foi maior nos tratamentos Cerrado ($2,17 \pm 1,1g$) e Pinus ($1,11 \pm 0,25g$) em relação a 8 anos ($0,13 \pm 0,03g$, $p \leq 0,05$), enquanto que a biomassa total foi maior no tratamento Cerrado quando comparada a 20 anos e 8 anos ($p \leq 0,05$) e maior em Pinus do que em 8 anos ($p \leq 0,05$, Fig. 2, Tabela S3).

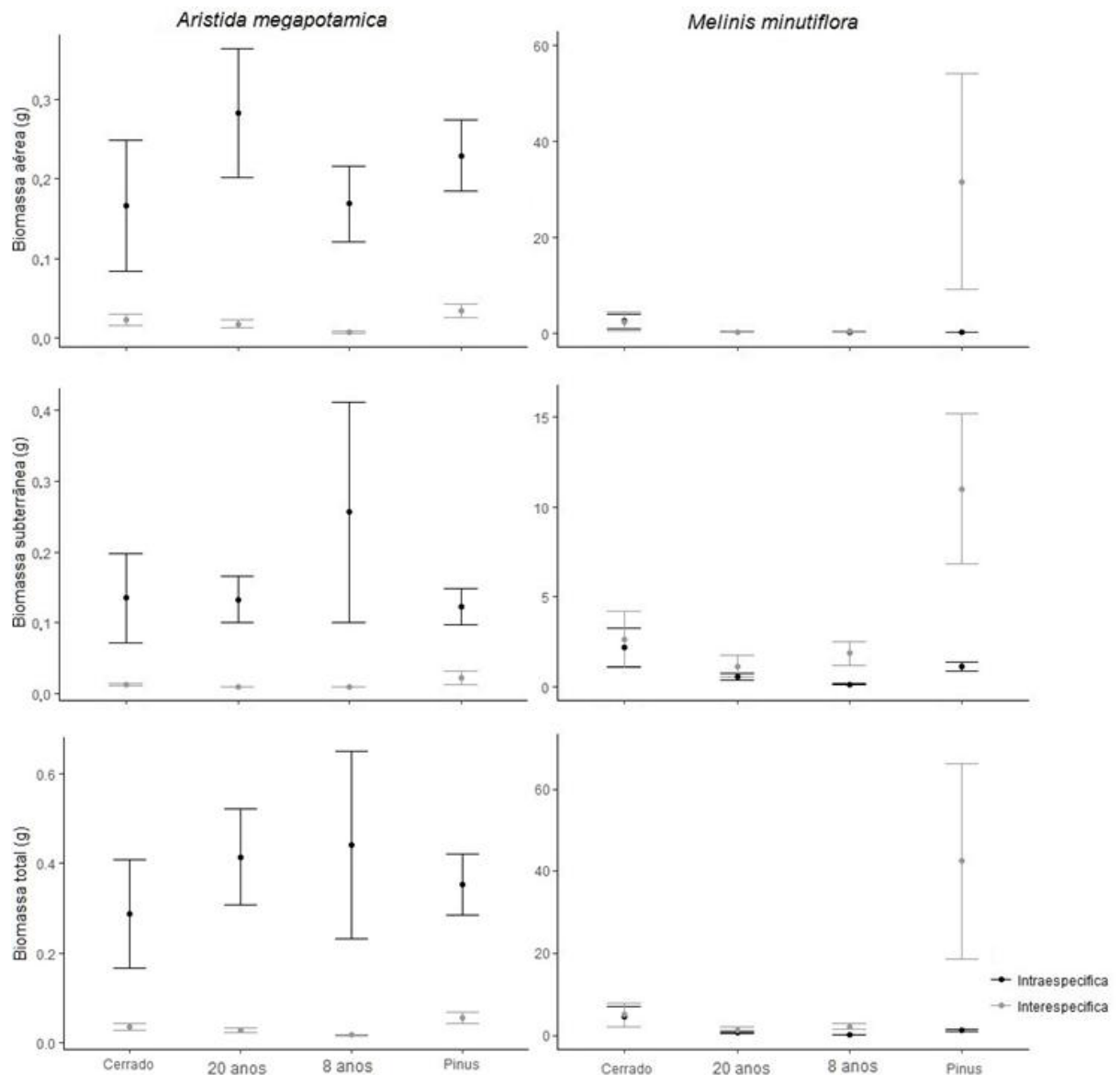


Figura 2. Biomassa aérea, subterrânea e total (média±erro padrão, em gramas) das espécies *Aristida megapotamica* (nativa) e *Melinis minutiflora* (invasora) nos tratamentos: Cerrado (controle - área onde nunca houve plantio de *Pinus*), 20 anos (área sob regeneração natural há 20 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido), 8 anos (área sob regeneração natural há 8 anos, quando o plantio de *Pinus* foi removido) e Pinus (área onde atualmente ainda existe plantio de *Pinus*).

Efeito do legado de Pinus e competição na área específica foliar e altura das espécies

A área foliar específica (AEF) de *A. megapotamica* foi maior quando submetida à competição intraespecífica apenas no tratamento 8 anos ($p < 0,001$, Tabela S5). Porém, os tratamentos não afetaram a espécie nativa quando em competição intra ou interespecífica (Tabela S3). *M. minutiflora* também não mostrou variação entre as competições, exceto em Pinus, onde a AEF foi maior em competição interespecífica ($p < 0,001$). Entre os tratamentos, a AEF da invasora em competição intraespecífica foi maior em Cerrado ($p \leq 0,05$) do que nos demais tratamentos. A AEF em competição interespecífica não foi afetada pelos tratamentos ($p > 0,05$) (Fig. 3).

A altura da espécie nativa foi maior em competição intra do que interespecífica ($p \leq 0,05$) em todos os tratamentos e, no geral, em nenhum dos dois tipos de competição variou entre os tratamentos ($p > 0,05$). Já a altura da invasora foi igual entre as competições intra e interespecífica. Entre os tratamentos, em competição interespecífica, a altura da invasora foi maior em Pinus do que nos demais tratamentos ($p < 0,001$, Fig. 3).

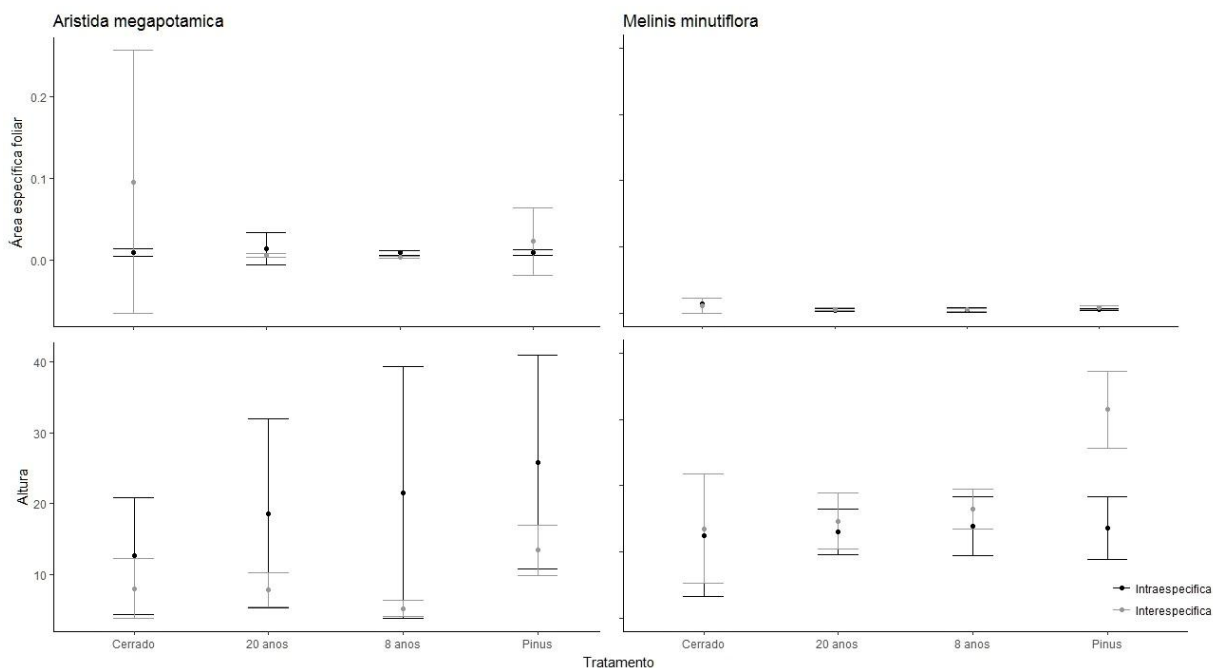


Figura 3. Área específica foliar (média±desvio padrão) e altura (média±desvio padrão, em centímetros) para as espécies *Aristida megapotamica* (nativa) e *Melinis minutiflora* (invasora) nos tratamentos: Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*).

Discussão

A constituição da comunidade vegetais parece ser determinada nos estágios iniciais do desenvolvimento dos indivíduos. Além disso, o parâmetro de maior interferência nessa fase para determinação da estrutura da comunidade é a restrição ao crescimento imposta pela presença, características e arranjo da vizinhança (Ross & Harper 1972). Ou seja, a competição interespecífica nas fases iniciais de recrutamento das espécies é determinante na composição e estrutura de espécies da comunidade. Como demonstrado neste estudo, *Melinis minutiflora* apresenta características favoráveis ao seu crescimento e acúmulo de biomassa nos estágios iniciais de recrutamento, em relação à espécie nativa, sendo ainda positivamente afetada pelo legado de outra espécie invasora. Dessa maneira é possível

supor que essas características se reflitam na maior densidade e dominância desta invasora na comunidade herbáceas de Cerrado.

Tanto a taxa de crescimento, como a biomassa da espécie nativa foi menor quando colocada para crescer junto com a espécie invasora (competição interespecífica) em metade dos tratamentos, indicando o impacto negativo que a competição com invasoras pode exercer nas espécies nativas. Da mesma maneira, em todos os tratamentos com legado de *Pinus*, as taxas de crescimento em competição interespecífica da espécie invasora foram maiores do que quando colocadas para crescer em vasos com solo do Cerrado, mostrando que, para esse parâmetro, existe um favorecimento da espécie invasora sobre a nativa devido ao legado de *Pinus*, quando elas são submetidas a competição entre si. A maior taxa de crescimento e o maior acúmulo de biomassa de espécies invasoras em comparação a espécies nativas também foi observado em outros estudos com gramíneas nativas e invasoras como competidoras (Baruch et al. 1989; Callaway & Josselyn 1992; Carino & Daehler 2002; Grman & Suding 2009). Callaway e Josselyn (1992), comparando a espécie invasora *Spartina alterniflora* com a nativa *Spartina foliosa* em taxa de crescimento, biomassa aérea e biomassa subterrânea, encontraram melhor desempenho da espécie invasora do que a nativa em todos os atributos, mostrando a maior chance de estabelecimento da invasora em novas áreas. Este maior acúmulo de biomassa poderia futuramente levar a mudanças no regime de fogo, principalmente no período seco, tanto em frequência quanto em intensidade (D'Antonio et. al. 2002, Gorgone-Barbosa et al. 2015).

A maior taxa de crescimento da *Melinis minutiflora* pode ser explicada pela maior eficiência fotossintética e na alocação de subprodutos para constituição de novas folhas da espécie (Baruch et al. 1989; Aduan 1998). Entretanto, os resultados de área específica foliar da espécie não variou da mesma forma que a taxa de crescimento. A alta pressão de propágulos desta espécie aliada ao rápido crescimento em relação à nativa proporciona a espécie invasora o acesso primário aos recursos (Barger et al 2003). A competição por recursos nas fases iniciais de estabelecimento das espécies é um dos fatores determinantes na estrutura da comunidade, tanto pelo melhor aproveitamento destes quanto pelo uso do espaço (Ross & Harper 1972; D'Antonio et al. 2001). Assim sendo, se a espécie invasora se beneficia do ambiente modificado por outra invasora, ela terá vantagens no estabelecimento neste sistema, afetando assim desde o princípio, a comunidade de espécies nativas locais.

A taxa de crescimento, junto a outros atributos morfofisiológicos da espécie reflete, também, no acúmulo de biomassa da planta, ou seja, se a taxa de crescimento for maior, a planta poderá ter a capacidade de acumular maior quantidade de biomassa (Baruch 1996). Para a espécie nativa, o desempenho em biomassa aérea, subterrânea e total é melhor em competição intraespecífica quando comparada a interespecífica, independente do legado de

Pinus, mostrando então que a presença de outra invasora no passado não afetará as relações de competição entre seus indivíduos. Sendo assim, a espécie nativa é afetada negativamente pela invasora *Melinis minutiflora*. A espécie invasora foi no geral favorecida pela competição interespecífica, mostrando melhor desempenho nesse tipo de competição em metade dos tratamentos aplicados.

Alterações na quantidade de biomassa de um ambiente podem gerar alterações na disponibilidade de nutrientes do local, já que a decomposição da serapilheira da vegetação possui papel fundamental na disponibilidade de nutrientes no solo (Swift et al. 1999). A espécie invasora, em especial, pode apresentar uma dinâmica de nitrogênio diferente das gramíneas neotropicais (Asner & Beatty 1996; Mack & D'antonio 2003; Lannes et al. 2012). Segundo Asner & Beatty (1996) a substituição das espécies arbustivas do Havaí por *Melinis minutiflora* aumentou a disponibilidade de nitrogênio no ambiente, tanto em épocas de chuva como em épocas de seca. O mesmo processo em áreas de floresta, também no Havaí, gerou a aceleração da ciclagem do nitrogênio em 3,4 vezes (Mack & D'antonio, 2003). Lannes et al. (2012), em estudo no Cerrado, observou que *M. minutiflora* apresenta adaptações para lidar com a baixa disponibilidade de nitrogênio, beneficiando-se mais do que as espécies nativas nestas condições, produzindo mais biomassa por unidade de nitrogênio adquirida. Análises de solo do local mostraram que há uma tendência a menores quantidades de nitrogênio em áreas com *Pinus* e remoção recente do mesmo (Fig. S1). Assim sendo, nestas condições, a gramínea invasora levaria vantagem, sendo um competidor superior à gramínea nativa.

Acredita-se, portanto, que este seja um parâmetro importante da interferência do *Pinus* no solo que favoreça o sucesso competitivo da espécie de gramínea invasora. Entretanto, é importante ressaltar que os efeitos da competição podem sobrepor os efeitos de legado (Grman & Suding 2010), assim como os indícios que apontam para características de *invasional meltdown* entre espécies invasoras devem ser mais intensamente analisados, para que as reais proporções desta teoria sejam corretamente corroboradas (Simberloff 2006). Desta forma, mudanças no solo causada pela presença de *Pinus* spp. não afetaram a performance da espécie nativa quando submetida à competição intraespecífica, mas afetaram de maneira positiva a invasora quando esta está na presença da espécie nativa (competição interespecífica), sugerindo que o legado deixado por uma espécie invasora anterior pode existir, interferindo na competição entre espécies nativas e invasoras.

Conclusão

A gramínea nativa estudada teve seu crescimento afetado quando submetida à competição com uma gramínea invasora, e esta relação foi potencializada pelo legado de *Pinus*. Porém, quando a gramínea nativa cresce competindo com ela mesma, não foram encontrados indícios que a presença anterior do *Pinus* interferiu no seu desenvolvimento. A espécie invasora tem tendência a ter melhor desempenho quando em competição com uma espécie nativa. A presença anterior do *Pinus* favorece o desenvolvimento de espécie invasora quando essa é submetida a competição com espécie nativa. Isso mostra que a relação entre o legado deixado pelo *Pinus* e a competição entre gramínea nativa e invasora favorece novas invasões, principalmente em áreas, como as desse estudo, onde a pressão de propágulos dessas gramíneas invasoras é alta. Portanto, apenas a remoção do *Pinus* pode não ser suficiente para a regeneração natural do Cerrado, pois as áreas podem ser novamente invadidas por outras espécies, como a invasora utilizada nesse estudo, já que a presença anterior do pinheiro favorece ainda mais a capacidade competitiva da gramínea invasora.

Agradecimentos

Agradecemos a P. Arantes, V. Zanzarini, H. Zironi, G. Damasceno e L. Teco pela ajuda na coleta de solo e montagem dos experimentos. G. Chiari teve bolsa de estudos da CAPES.

Referências

- Abreu RCR, Santos FFM, Durigan G. (2014) Changes in plant community of Seasonally Semideciduous Forest after invasion by *Schizolobium parahyba* at southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 54: 57-64.
- Abreu RCR & Durigan G. (2011) Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity* 4: 269-278.
- Aduan RE. (1998) Relações hídricas de duas gramíneas nativas e uma introduzida no Cerrado e sua conexão com as consequências da substituição do estrato herbáceo. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.
- Asner GP & Beatty SW. (1996). Effects of an African grass invasion on Hawaiian shrubland nitrogen biogeochemistry. *Plant&Soil*, 186: 205-211.

- Barger NN, D'Antonio CM, 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. (1996). Ecophysiological aspects of the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of neotropical savannas. *Biodiversity and savannas ecosystem process Ecological Studies* 121:79-93.
- Baruch Z, Hernandez AB, Montilla MG. (1989) Growth dynamics, phenology and biomass allocation in native and introduced grasses in a neotropical savanna. *Ecotropicos* 2: 1-13.
- Callaway JC & Josselyn MN. (1992) The Introduction and Spread of Smooth Cordgrass (*Spartina alterniflora*) in South San Francisco Bay. *Estuaries* 15: 218-226.
- Carino DA, Daehler CC. (2002) Can inconspicuous legumes facilitate alien grass invasions? Partridge peas and fountain grass in Hawai'i. *Ecography* 25:33-41.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343-366.
- Corbin JD & D'Antonio CM. (2012) Gone but Not Forgotten? Invasive Plants' Legacies on Community and Ecosystem Properties. *Invasive Plant Science and Management* 51:117-124.
- Dairel MC. (2018) Dinâmica do banco de sementes e germinação de gramíneas nativas e invasoras do Cerrado. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, UNESP.
- Damasceno G, Souza L, Pivello VR, Gorgone-Barbosa E, Giroldo P, Fidelis A. (2018) Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions* [no prelo].
- D'Antonio CM & Meyerson LA. (2002) Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration: A Synthesis. *Restoration Ecology* 10: 703-713.
- D'Antonio CM & Vitousek PM. (1992) Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*.23: 63-87.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88: 528–534.
- Durigan G, Siqueira MF, Franco GA. (2007) Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Sci. Agric.* 64: 355-363.

- Goodale KM & Wisley BJ. (2018) Priority effects are affected by precipitation variability and are stronger in exotic than native grassland species. *Plant Ecology*.
- Gorgone-Barbosa et al. (2015) How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. *Biological Invasions* 17: 423-431.
- Grman E & Suding KN. (2010) Within-Year Soil Legacies Contribute to Strong Priority Effects on Exotics on Native California Grassland Communities. *Restoration Ecology* 18: 664-670.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P. (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50: 346-363.
- Kuebbing SE et al. (2015) Plant-soil interactions promote co-occurrence of three nonnative woody shrubs. *Ecology*, 96: 2289-2299.
- Kuebbing SE & Nuñez MA. (2016) Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nature Plants* 10:1-7.
- Lannes LS, Bustamante MMC, Edwards PJ, Venterink HO. (2012). Alien and Endangered plants in the Brazilian Cerrado exhibit contrast in relationships with vegetation biomass and Nitrogen. *The New Phytologist* 196: 816–823.
- Mack MC & D'Antonio CM. (2003) Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian Woodland. *Ecological Applications* 13: 154-166.
- Martins CR, Hay JDV, Carmona R. (2009) Potencial invasor de duas cultivares de *Melinis minutiflora* no cerrado brasileiro - características de sementes e estabelecimento de plântulas. *Sociedade de Investigações Florestais* 33: 713-722.
- McNeely JM et al. (2001) Global strategy on invasive alien species. IUCN, Gland, SW.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Oksanen J et al. (2017).vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pivello VR et al. (1999) Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica* 31: 71-82.

- Pivello VR, Shida CN, Meirelles ST. (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 8: 1281-1294.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Richardson DM & Bond JW. (1991) Determinants of plant distribution: evidence from Pine invasions. *The American Naturalist* 137: 639-668.
- Richardson DM, Williams PA, Hobbs RJ. (1994) Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- Ross MA & Harper JL. (1972) Occupation of Biological Space During Seedling Establishment. *Journal of Ecology* 60: 77-88.
- Schwinning S, Meckel H, Reichmann LG, Polley HW, Fay PA. (2017) Accelerated development in Johnsongrass seedlings (*Sorghum halepense*) suppresses the growth of native grasses through size-asymmetric competition. *PLoS ONE*.
- Simberloff D & Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Simberloff D et al. (2010) Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* 35: 489-504.
- Simberloff D et al. (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58-66.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. (1979) The influence of resource quality on decomposition processes. Berkeley, University of California Press, 118-166.
- Van Maarel E & Frankling J. (2013) *Vegetation Ecology*. Book.
- Vila M et al. (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702-708.
- Vitousek PM. (1990) *Biological Invasions and Ecosystem Processes: Towards an Integration of Population Biology and Ecosystem Studies*. Ecosystem Management.
- Wickham H. (2009) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wilcke W & Lilienfein J. (2002) Biogeochemical consequences of the transformation of native Cerrado into *Pinus caribaea* plantations in Brazil. *Plant and Soil* 238: 175-189.

Zanchetta et al. (2006) Plano de Manejo Integrado - Estação Ecológica e Experimental de Itirapina - 1a Revisão.

Zanchetta D & Diniz FV. (2006) Estudo da contaminação biológica por *Pinus* spp. em três diferentes áreas na Estação Ecológica de Itirapina (SP, Brasil). RevInst Flor 18: 1-14.

Zanchetta D & Pinheiro LS. (2007) Análise biofísica dos processos envolvidos na invasão biológica de sementes de *Pinus elliottii* na Estação Ecológica de Itirapina - SP e alternativas de manejo. Climatologia e Estudos da paisagem 2:72-90.

Zenni RD & Ziller SR. (2011) An overview of invasive plants in Brazil. Revista Brasil. Bot. 34:431-446.

Zupo TM. (2010) Invasão, competição e uso de recursos por uma gramínea nativa e uma gramínea invasora do cerrado. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, USP.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A invasão biológica é uma antiga consequência da transposição de barreiras geográficas pelo homem (D'Antonio & Vitousek 1992). Este processo é influenciado pela invasividade (*invasiveness*), que são os atributos das plantas que as tornam mais invasoras (Richardson & Pysek 2006), e a invasibilidade, que é a susceptibilidade de uma comunidade à invasão (*invasibility*, Richardson & Pysek 2006). A invasibilidade é determinada pelo balanço entre recursos existentes no ambiente e pela sua retirada pelas espécies presentes (Davis et al. 2000), além disso, distúrbios podem facilitar a invasão, como por exemplo pela retirada ou redução da cobertura (D'Antonio 1993). Espécies invasoras possuem capacidade de alterar a composição do solo (nutrientes), bem como a produtividade e, conseqüentemente, a disponibilidade de recursos de uma comunidade, impactando uma área e ameaçando a biodiversidade (D'Antonio & Vitousek 1992; Mack et al. 2000). Desta forma, se um ambiente tem várias espécies invasoras, deve-se questionar qual papel as invasoras anteriores tiveram na facilitação das invasões posteriores (Kuebbing et al. 2013).

O Cerrado é ameaçado pela invasão de espécies do gênero *Pinus*, introduzido para silvicultura, e de gramíneas asiáticas e africanas que foram introduzidas acidentalmente ou para compor pastagens (Pivello et al. 1999ab). A ocupação do solo pelo gênero *Pinus* pode interferir na capacidade de captação de nutrientes pelas espécies da flora nativa (Wilcke & Lilienfein 2002), sendo que a substituição da fisionomia campestre por uma densa floresta de *Pinus* pode, também, alterar a composição da comunidade, devido principalmente à competição por luz já em menos de uma década (Abreu & Durigan 2011).

Esta pesquisa teve por objetivo avaliar a interferência da presença de *Pinus* e do legado de sua retirada na invasibilidade do Cerrado. No capítulo 1 foram avaliadas a germinação de 2 espécies de gramíneas invasoras (*Melinis minutiflora* e *Urochloa brizantha*) e 2 espécies de gramíneas nativas (*Aristida riparia* e *Aristida megapotamica*). Foi avaliado, também, o crescimento das espécies *Melinis minutiflora* e *Aristida megapotamica*, em tratamentos de solos sob *Pinus*, Cerrado e em que houve a retirada do *Pinus* há 20 e 8 anos. No capítulo 2 foi avaliado o desempenho competitivo entre estas espécies nos mesmos tratamentos.

Quanto à germinação, a espécie invasora *Melinis minutiflora* e a espécie nativa *Aristida riparia* não apresentaram respostas aos tratamentos, não havendo diferenças significativas entre as porcentagens de germinação por tratamento. A outra espécie invasora, *Urochloa brizantha*, apresentou melhor desempenho nos tratamentos sem nos tratamentos sem invasão prévia e naqueles onde a invasora foi retirada há mais tempo. Desta forma, para este parâmetro não é possível identificar influência positiva do legado de

Pinus nas espécies de gramíneas invasoras. Entretanto, a espécie nativa *Aristida megapotamica* apresentou uma diminuição da germinação nas áreas com histórico de retirada da espécie invasora, embora os tratamentos não tenham afetado a sua taxa de crescimento. Para a *Melinis minutiflora* o legado de *Pinus* afetou positivamente a sua taxa de crescimento. Assim sendo, é possível inferir que a presença preterita do *Pinus* além de interferir negativamente na germinação da espécie nativa *Aristida megapotamica*, interfere positivamente no estabelecimento da espécie invasora *Melinis minutiflora*. Em competição a gramínea invasora apresentou melhor desempenho competitivo quando em crescimento com a gramínea nativa (competição interespecífica). Da mesma forma, a gramínea nativa teve um desempenho competitivo menor na presença da gramínea invasora, sendo que o legado de *Pinus* potencializou este fenômeno.

Os efeitos do legado do *Pinus* não parecem abrandar com o tempo, considerando os históricos de remoção estudados. Isto indica que estudos posteriores com períodos maiores de retirada do *Pinus* devem ser realizados, objetivando entender a extensão temporal do legado deixado por esta invasora. No período de tempo estudado, fica claro que a presença de indivíduos de *Pinus* é capaz de alterar o sistema de tal forma que facilita a invasão por gramíneas, ou seja, aumentando a invasibilidade do Cerrado. Tal resultado vem a acrescentar esforços que corroboram a teoria da *invasional meltdown* (Simberloff & Von Holle 1999).

Esta pesquisa indica que o processo de regeneração após a retirada das coníferas invasoras deve ser ativo, posto que os processos naturais de germinação e estabelecimento das nativas podem não ser suficientes para recuperação do Cerrado. Se a regeneração acontecer naturalmente é possível que o ambiente sofra nova invasão por gramíneas africanas. Portanto, além do enriquecimento com espécies nativas, medidas de controle das gramíneas invasoras em áreas de retirada de *Pinus* devem ser adotadas.

Referências

- Abreu RCR & Durigan G. (2011) Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity* 4: 269-278.
- D'Antonio CM. (1993) Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*. 74: 83-95.
- D'Antonio CM & Vitousek PM. (1992) Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*.23: 63-87.

- Davis MA, Grime JP, Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*. 88: 528-534.
- Kuebbing SE, Nuñez MA, Simberloff D. (2013) Current mismatch between research and conservation efforts: The need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation*. 160: 121-129.
- Mack RN et al. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*.
- Pivello VR, Shida CN, Meirelles ST. (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*. 8:1281-1294.
- Pivello VR, Carvalho VMC, Lopes PF, Peccinini AA, Rosso S. (1999) Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*. 31: 71-82.
- Richardson DM & Pysek P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.
- Simberloff D & Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Wilcke W & Lilienfein J. (2002) Biogeochemical consequences of the transformation of native Cerrado into *Pinus caribaea* plantations in Brazil. *Plant and Soil* 238: 175-189.

MATERIAL SUPLEMENTAR

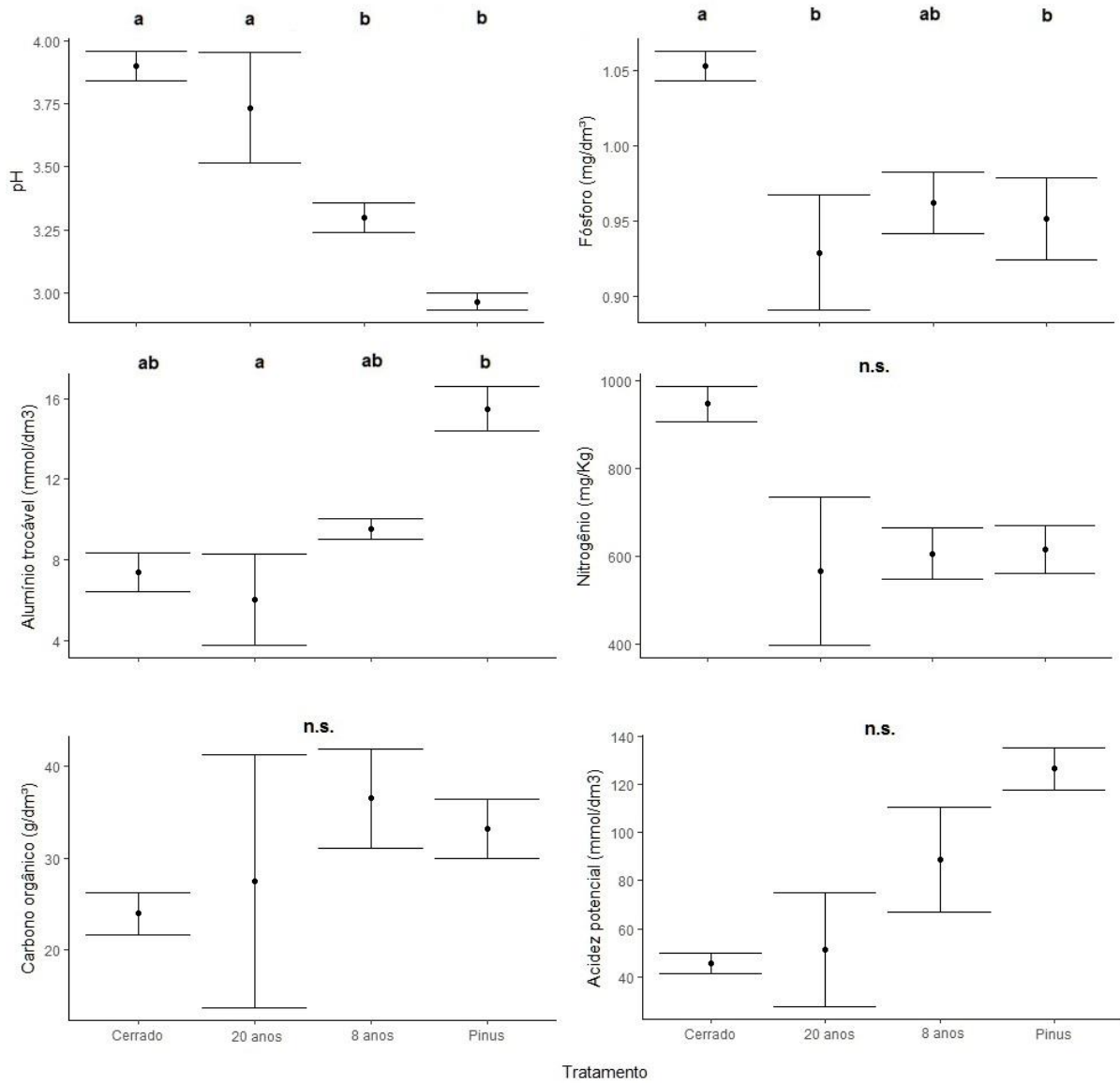


Figura S1. Valores de pH, fósforo (mg/dm³), alumínio trocável (mmol/dm³), nitrogênio (mg/Kg), carbono orgânico (g/dm³) e acidez potencial (mmol/dm³) médios±erro padrão para os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*).

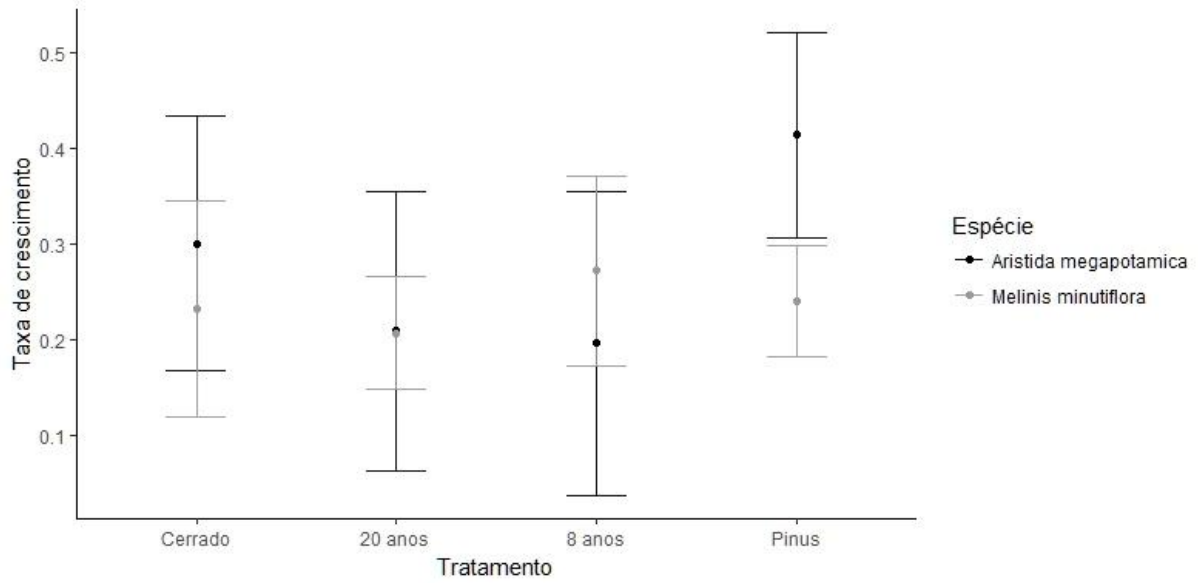


Figura S2. Taxa de crescimento média e erro padrão entre os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora*. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

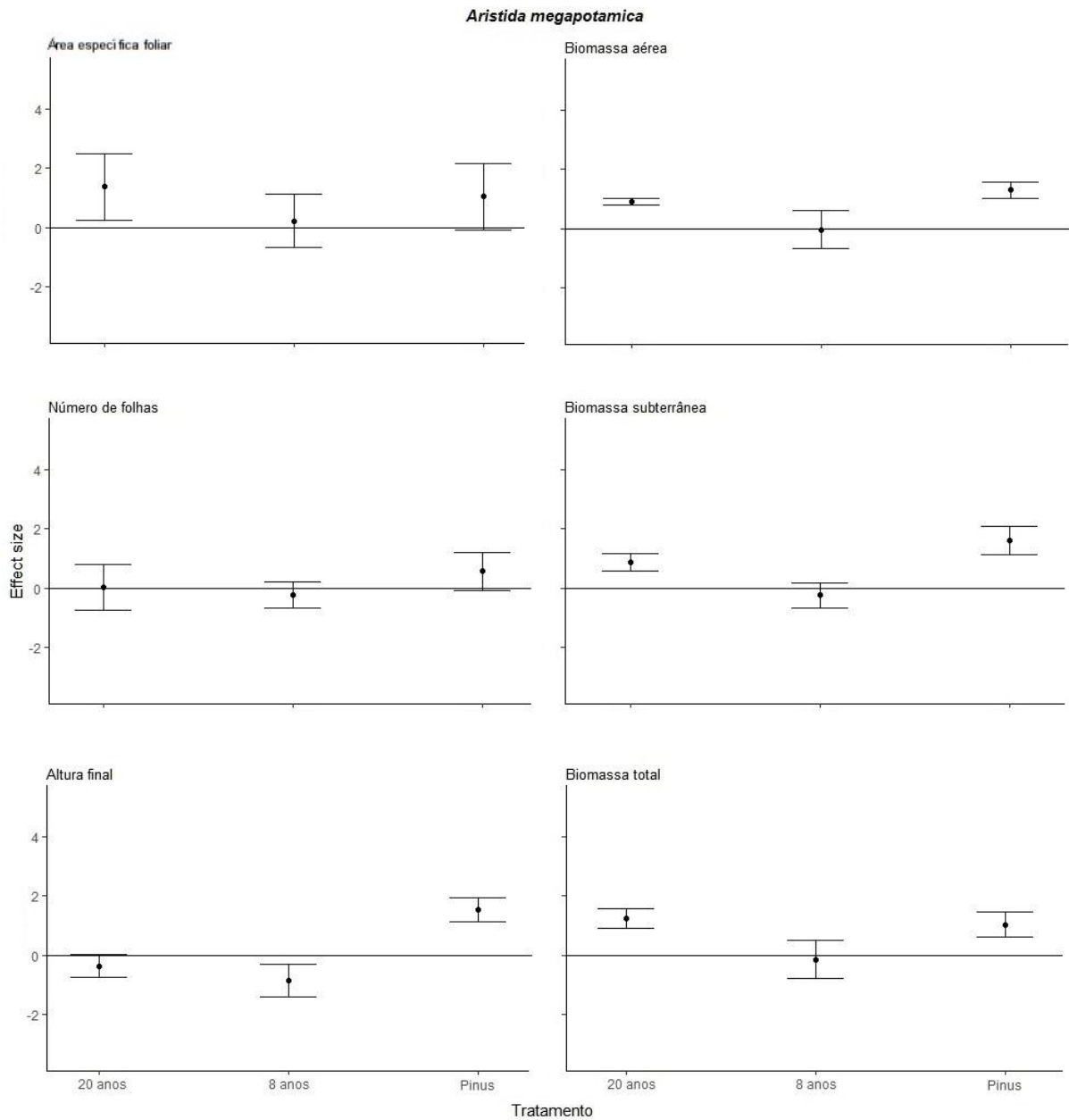


Figura S3. Tamanho do efeito (*effect size*) - versus tratamentos para as variáveis: área específica foliar, número de folhas, altura, biomassa aérea, biomassa subterrânea e biomassa total para a espécie nativa *Aristida megapotamica*. Pontos representam as médias e as barras de erro, os erros padrão. Quando as barras estão totalmente acima da linha do 0 no eixo y, demonstram efeito positivo do tratamento em relação ao controle e quando estão abaixo, demonstram efeito negativo. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

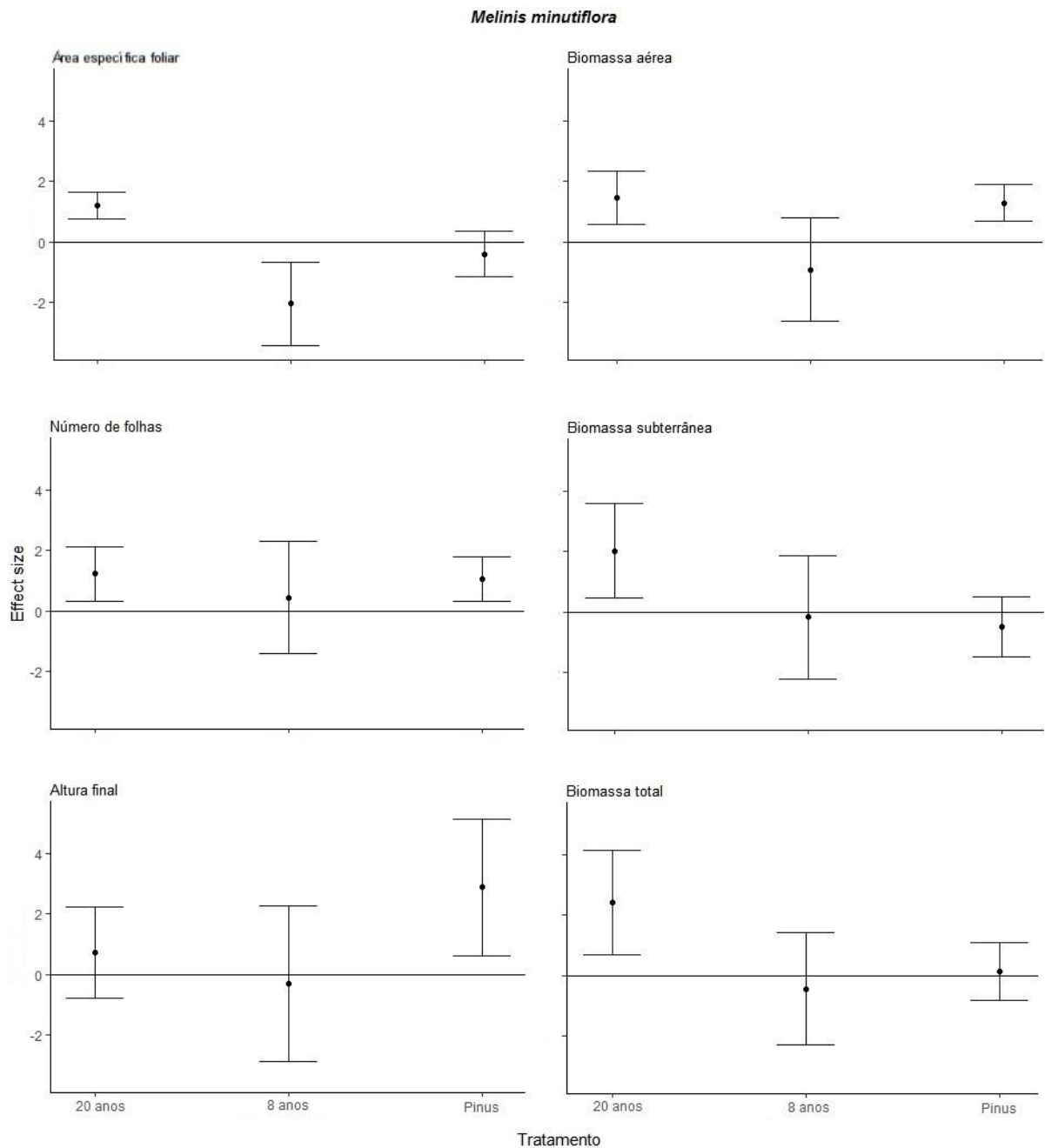


Figura S4. Tamanho de efeito (*effect size*) - versus tratamentos para as variáveis: área específica foliar, número de folhas, altura, biomassa aérea, biomassa subterrânea e biomassa total para a espécie invasora *Melinis minutiflora*. Pontos representam as médias e as barras de erro, os erros padrão. Quando as barras estão totalmente acima da linha do 0 no eixo y, demonstram efeito positivo do tratamento em relação ao controle e quando estão abaixo, demonstram efeito negativo. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

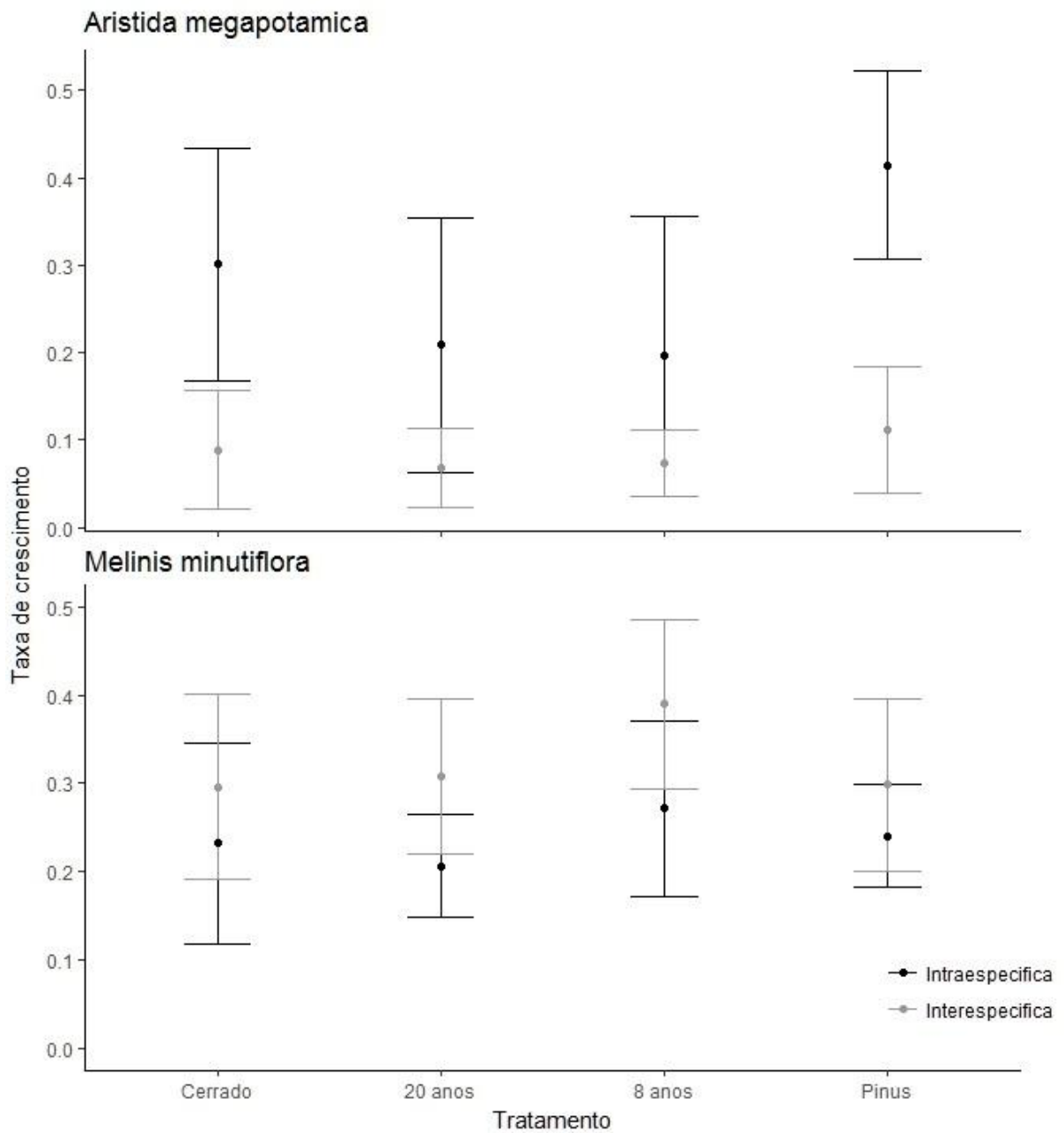


Figura S5. Taxa de crescimento média e desvio padrão entre os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*). das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* quando submetidas a competição intraespecífica e interespecífica. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

Tabela S1. Valores de p das análises estatísticas comparando par a par os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* quanto ao atributo taxa de crescimento. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado misturado com areia estéril.

	Taxa de crescimento	
	<i>Aristida megapotamica</i>	<i>Melinis minutiflora</i>
Cerrado x 20 anos	p=0,61	p=0,003
Cerrado x 8 anos	p=0,34	p<0,001
Cerrado x Pinus	p=0,27	p=0,99
20 anos x 8 anos	p=0,94	p=0,98
20 anos x Pinus	p=0,89	p=0,01
8 anos x Pinus	p=1,00	p=0,001

Tabela S2. Valores de p das análises estatísticas comparando par a par os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* quanto ao atributo taxa de crescimento. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

	Taxa de crescimento	
	<i>Aristida megapotamica</i>	<i>Melinis minutiflora</i>
Cerrado x 20 anos	p=0,31	p=0,8
Cerrado x 8 anos	p=0,13	p=0,63
Cerrado x Pinus	p=0,16	p=0,99
20 anos x 8 anos	p=0,99	p=0,19
20 anos x Pinus	p=0,002	p=0,62
8 anos x Pinus	p<0,001	p=0,78

Tabela S3. Valores de p das análises estatísticas comparando par a par os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* quando submetidas a competição intraespecífica e interespecífica nos atributos TC = taxa de crescimento, AEF= área específica foliar, BT= biomassa total, BA= biomassa aérea, BS= biomassa subterrânea e H= altura. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado misturado com areia estéril.

	TC	AEF	BT	BA	BS	H
<i>Aristida megapotamica</i> - Intraespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,67	p=0,71	p=0,9	p=0,65	p=1,00	p=0,56
Cerrado x 8 anos	p=0,35	p=0,99	p=0,86	p=1,00	p=0,78	p=0,32
Cerrado x Pinus	p=0,28	p=1,00	p=0,99	p=0,9	p=0,99	p=0,12
20 anos x 8 anos	p=0,91	p=0,49	p=0,99	p=0,56	p=0,72	p=0,94
20 anos x Pinus	p=0,85	p=0,49	p=0,98	p=0,9	p=0,99	p=0,55
8 anos x Pinus	p=1,00	p=0,99	p=0,96	p=0,87	p=0,53	p=0,88
<i>Aristida megapotamica</i> - Interespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,99	p=0,09	p=0,73	p=0,84	p=0,9	p=0,99
Cerrado x 8 anos	p=0,18	p=0,1	p=0,06	p=0,05	p=0,91	p=0,08
Cerrado x Pinus	p=0,13	p=0,29	p=0,29	p=0,71	p=0,22	p=0,02
20 anos x 8 anos	p=0,27	p=0,72	p=0,31	p=0,15	p=1,00	p=0,11
20 anos x Pinus	p=0,08	p=0,28	p=0,05	p=0,29	p=0,07	p=0,02
8 anos x Pinus	p=0,001	p=0,18	p=0,002	p=0,02	p=0,09	p<0,001
<i>Melinis minutiflora</i> - Intraespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,003	p=0,004	p=0,05	p=0,01	p=0,1	p=0,99
Cerrado x 8 anos	p<0,001	p=0,004	p=0,02	p=0,01	p=0,01	p=0,91
Cerrado x Pinus	p=0,99	p=0,01	p=0,13	p=0,02	p=0,5	p=0,95
20 anos x 8 anos	p=0,98	p=0,99	p=0,12	p=0,77	p=0,07	p=0,98
20 anos x Pinus	p=0,005	p=0,98	p=0,62	p=0,92	p=0,46	p=0,99
8 anos x Pinus	p=0,001	p=0,98	p=0,04	p=0,45	p=0,03	p=0,99
<i>Melinis minutiflora</i> - Intraespecífica						
Cerrado x 20 anos	p<0,001	p=0,15	p=0,43	p=0,39	p=0,67	p=0,96
Cerrado x 8 anos	p<0,001	p=0,06	p=0,7	p=0,43	p=0,95	p=0,64
Cerrado x Pinus	p=0,02	p=0,75	p=0,25	p=0,37	p=0,38	p<0,001
20 anos x 8 anos	p=0,99	p=0,95	p=0,88	p=0,99	p=0,9	p=0,9
20 anos x Pinus	p=0,81	p=0,62	p=0,18	p=0,3	p=0,22	p<0,001
8 anos x Pinus	p=0,69	p=0,32	p=0,19	p=0,3	p=0,29	p=0,003

Tabela S4. Valores de p das análises estatísticas comparando par a par os tratamentos Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) das espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* quando submetidas a competição intraespecífica e interespecífica nos atributos TC = taxa de crescimento, AEF= área específica foliar, BT= biomassa total, BA= biomassa aérea, BS= biomassa subterrânea e H= altura. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

	TC	AEF	BT	BA	BS	ALT
<i>Aristida megapotamica</i> - Intraespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,31	p=0,08	p=0,12	p=0,24	p=0,09	p=0,54
Cerrado x 8 anos	p=0,13	p=0,99	p=0,85	p=0,82	p=0,89	p=0,06
Cerrado x Pinus	p=0,16	p=0,39	p=0,18	p=0,13	p=0,29	p=0,18
20 anos x 8 anos	p=0,99	p=0,14	p=0,04	p=0,08	p=0,05	p=0,71
20 anos x Pinus	p=0,002	p=0,79	p=0,98	p=0,95	p=0,66	p=0,02
8 anos x Pinus	p<0,001	p=0,56	p=0,06	p=0,04	p=0,13	p<0,001
<i>Aristida megapotamica</i> - Interespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,9	p=0,097	p=0,97	p=0,99	p=0,59	p=0,99
Cerrado x 8 anos	p=0,96	p<0,001	p=0,27	p=0,24	p=0,56	p=0,72
Cerrado x Pinus	p=0,91	p=0,89	p=0,21	p=0,72	p=0,03	p=0,48
20 anos x 8 anos	p=0,99	p<0,001	p=0,43	p=0,26	p=1,00	p=0,49
20 anos x Pinus	p=0,41	p=0,99	p=0,05	p=0,5	p=0,001	p=0,46
8 anos x Pinus	p=0,5	p<0,001	p=0,01	p=0,06	p<0,001	p=0,03
<i>Melinis minutiflora</i> - Intraespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,8	p=0,04	p=0,02	p=0,22	p=0,03	p=0,88
Cerrado x 8 anos	p=0,63	p<0,001	p=0,01	p=0,002	p=0,01	p=0,05
Cerrado x Pinus	p=0,99	p=0,99	p=0,04	p=0,05	p=0,06	p=0,01
20 anos x 8 anos	p=0,19	p<0,001	p=0,004	p<0,001	p=0,01	p=0,01
20 anos x Pinus	p=0,62	p=0,02	p=0,98	p=0,81	p=0,96	p=0,08
8 anos x Pinus	p=0,78	p<0,001	p=0,01	p<0,001	p=0,01	p<0,001
<i>Melinis minutiflora</i> - Interespecífica						
Cerrado x 20 anos	p=0,99	p=0,32	p=0,86	p=0,98	p=0,86	p=0,8
Cerrado x 8 anos	p=0,23	p<0,001	p=0,08	p=0,05	p=0,09	p=0,48
Cerrado x Pinus	p=1,00	p=0,99	p=0,44	p=0,27	p=0,48	p=0,42
20 anos x 8 anos	p=0,32	p<0,001	p=0,09	p=0,06	p=0,1	p=0,08
20 anos x Pinus	p=0,99	p=0,39	p=0,23	p=0,15	p=0,26	p=0,91
8 anos x Pinus	p=0,2	p<0,001	p=0,06	p=0,02	p=0,08	p=0,01

Tabela S5. Valores de p das análises estatísticas comparando competição intraespecífica *versus* interespecífica para as espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* nos tratamentos: Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) dos atributos: TC = taxa de crescimento, AEF= área específica foliar, BT= biomassa total, BA= biomassa aérea, BS= biomassa subterrânea e H= altura. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado misturado com areia estéril.

	TC	AEF	BT	BA	BS	H
<i>Aristida megapotamica</i> – Intraespecífica vs Interespecífica						
Cerrado	p=0,09	p=0,06	p=0,01	p=0,05	p=0,02	p=0,12
20 anos	p=0,01	p=0,2	p=0,001	p=0,01	p<0,001	p=0,01
8 anos	p=0,02	p<0,001	p=0,06	p=0,002	p=0,14	p=0,002
Pinus	p=0,06	p=0,08	p=0,002	p=0,003	p=0,02	p=0,01
<i>Melinis minutiflora</i> – Intraespecífica vs Interespecífica						
Cerrado	p=0,39	p=0,75	p=0,91	p=0,98	p=0,80	p=0,79
20 anos	p=0,05	p=0,08	p=0,29	p=0,07	p=0,24	p=0,29
8 anos	p=0,09	p=0,78	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p=0,12
Pinus	p=0,003	p<0,001	p<0,001	p=0,001	p<0,001	p<0,001

Tabela S6. Valores de p das análises estatísticas comparando competição intraespecífica *versus* interespecífica para as espécies *Aristida megapotamica* e *Melinis minutiflora* nos tratamentos: Cerrado (controle - onde nunca houve plantação de *Pinus*), 20 anos (plantação de *Pinus* removida há 20 anos), 8 anos (plantação de *Pinus* removida há 8 anos) e Pinus (área onde ainda permanece plantação de *Pinus*) dos atributos: TC = taxa de crescimento, AEF= área específica foliar, BT= biomassa total, BA= biomassa aérea, BS= biomassa subterrânea e H= altura. Resultados referentes ao experimento onde o solo de cada área foi utilizado puro.

	TC	AEF	BT	BA	BS	ALT
<i>Aristida megapotamica</i> – Intraespecífica e Interespecífica						
Cerrado	p=0,001	p=0,17	p=0,05	p=0,05	p=0,06	p=0,002
20 anos	p=0,01	p=0,98	p=0,03	p=0,01	p=0,05	p=0,01
8 anos	p=0,02	p<0,001	p=0,04	p=0,03	p=0,07	p=0,01
Pinus	p<0,001	p=0,38	p=0,002	p=0,002	p=0,01	p<0,001
<i>Melinis minutiflora</i> – Intraespecífica e Interespecífica						
Cerrado	p=0,21	p=0,72	p=0,01	p=0,01	p=0,02	p=0,28
20 anos	p<0,001	p=0,3	p=0,21	p=0,15	p=0,25	p=0,01
8 anos	p=0,01	p=0,3	p<0,001	p=0,001	p<0,001	p=0,01
Pinus	p=0,05	p=0,94	p=0,004	p=0,002	p=0,01	p=0,23