

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE ENGENHARIA
CÂMPUS DE ILHA SOLTEIRA**

MATHEUS ROBERTO LEITE

**A IMPORTÂNCIA DE FILTROS BIÓTICOS E ABIÓTICOS PARA O SUCESSO DE
GRAMÍNEAS EXÓTICAS NO CERRADO**

Ilha Solteira
2023

MATHEUS ROBERTO LEITE

**A IMPORTÂNCIA DE FILTROS BIÓTICOS E ABIÓTICOS PARA O SUCESSO DE
GRAMÍNEAS EXÓTICAS NO CERRADO**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentada à Faculdade de Engenharia de
Ilha Solteira – UNESP como parte dos
requisitos para obtenção do título de Bacharel
em Engenharia Agrônômica

Lucíola Santos Lannes
Orientadora

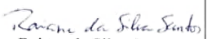
FICHA CATALOGRÁFICA
Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

L533i Leite, Matheus Roberto.
A importância de filtros bióticos e abióticos para o sucesso de gramíneas exóticas no cerrado / Matheus Roberto Leite. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2023
97 f. : il.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Engenharia Agrônômica) -
Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, 2023

Orientador: Lucíola Santos Lannes
Inclui bibliografia

1. Andropogon gayanus. 2. Hyparrhenia rufa. 3. Invasões biológicas. 4.
Melinis minutiflora. 5. Urochloa decumbens.


Raiane da Silva Santos
Supervisora Técnica de Seção
Seção Técnica de Referência, Atendimento ao usuário e Documentação
Diretoria Técnica de Biblioteca e Documentação
CRB/8 - 9999

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"

FACULDADE DE ENGENHARIA - CAMPUS DE ILHA SOLTEIRA

CURSO DE ENGENHARIA AGRONÔMICA

ATA DA DEFESA – TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

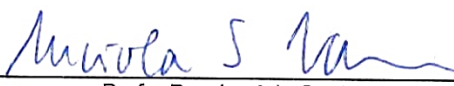
**TÍTULO: "A IMPORTÂNCIA DE FILTROS BIÓTICOS E ABIÓTICOS
PARA O SUCESSO DE GRAMÍNEAS EXÓTICAS NO
CERRADO"**

ALUNO: MATHEUS ROBERTO LEITE - RA: 161050255

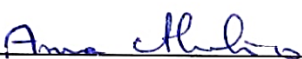
ORIENTADORA: Profa. Dra. LUCÍOLA SANTOS LANNES

Aprovado (x) – Reprovado () pela Comissão Examinadora com a Nota: 9,0

Comissão Examinadora:



Prof. Dra. Luciola Santos Lannes
Presidente (Orientadora)



Prof. Dra. Anna Abrahão



Prof. Dr. Sérgio Luís de Carvalho



Aluno: Matheus Roberto Leite

Ilha Solteira(SP), 12 de janeiro de 2023.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora Lucíola Santos Lannes por me guiar ao longo dessa jornada e incentivar a minha própria autonomia. Todos os apontamentos, elogios e críticas construtivas foram fundamentais para que eu conseguisse enxergar novas perspectivas.

Aos membros da banca, Prof^a Anna Abrahão e Prof^o Sérgio Luís de Carvalho, por todas as observações e considerações.

Aos meus colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal, que além de todo o auxílio prestado nos últimos anos, também me ensinaram como do trabalho colaborativo podem nascer as ideias mais incríveis.

À minha família, em especial à minha mãe, Maria de Fátima, por acreditar no meu potencial e nas minhas escolhas, tendo enfrentado inúmeras adversidades para que hoje eu consiga ocupar a universidade.

Ao Rafael e à Dayane, que me acompanharam nos momentos de dificuldade e sucesso, tornando a minha trajetória mais leve.

À Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira - FEIS e todo o corpo docente e técnico, por ter me permitido ter um ensino de excelência.

A todas as pessoas que direta ou indiretamente fizeram parte deste percurso e contribuíram com o meu crescimento pessoal.

RESUMO

O Cerrado contém as savanas mais ricas em biodiversidade do planeta, entretanto, as mesmas vêm sendo ameaçadas por gramíneas exóticas. Diante disso, foi realizada uma revisão de literatura narrativa, investigando a influência de filtros abióticos (perturbação, eventos de fogo, disponibilidade nutricional e disponibilidade hídrica) e bióticos (germinação, facilitação e comunidade microbiana) no sucesso das gramíneas invasoras *Urochloa decumbens* (Capim Braquiária) e *Melinis minutiflora* (Capim Gordura) e das gramíneas naturalizadas *Hyparrhenia rufa* (Capim Jaraguá) e *Andropogon gayanus* (Capim Gamba). Dentre os filtros abióticos, a perturbação tem sido associada à ação antrópica e/ou ocorrência de eventos de fogo, existindo evidências de que áreas perturbadas estão mais suscetíveis à invasão, especialmente por *M. minutiflora*. Por outro lado, a ocorrência de eventos de fogo pode beneficiar fortemente as gramíneas exóticas *U. decumbens*, *M. minutiflora*, *H. rufa* e *A. gayanus*, as quais apresentam diferentes estratégias para lidar com a adversidade, como a capacidade de rebrota e resistência do banco de sementes. Tendo em vista que baixa disponibilidade de recursos (água e nutrientes) pode ser um fator limitante às gramíneas exóticas, há evidências de que *M. minutiflora* e *A. gayanus* recorram ao uso econômico de recursos e modificações na ciclagem de nutrientes, favorecendo a sua absorção. Em relação aos filtros bióticos, é relatado que enquanto espécies nativas possuem elevada produção de sementes inviáveis, as gramíneas exóticas *M. minutiflora*, *U. decumbens*, *H. rufa* e *A. gayanus* apresentam elevadas taxas de germinação e produção de sementes viáveis. Tais espécies também podem se beneficiar de associações com outras plantas ou microrganismos, havendo evidências que *U. decumbens* e *Melinis minutiflora* apresentam relações com fungos micorrízicos, rizobactérias e plantas leguminosas que se associam com bactérias diazotróficas. Este estudo reforça que embora as gramíneas naturalizadas *H. rufa* e *A. gayanus* não sejam motivo atual de preocupação, o fato destas apresentarem estratégias semelhantes às gramíneas invasoras pode sinalizar futura tendência à invasão.

Palavras-chave: *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia rufa*, Invasões biológicas, *Melinis minutiflora*, *Urochloa decumbens*.

ABSTRACT

The Cerrado contains the richest savannas on the planet, however, such diversity is being threatened by exotic grasses. Therefore, a literature review was carried out, investigating the influence of abiotic (disturbance, fire events, nutrient availability and water availability) and biotic (germination, facilitation and microbial community) filters on the success of invasive grasses *Urochloa decumbens* (Signal Grass) and *Melinis minutiflora* (Molasses Grass) and the naturalized grasses *Hyparrhenia rufa* (Giant Thatching Grass) and *Andropogon gayanus* (Gamba Grass). Among the abiotic filters, disturbance has been associated with anthropic action and/or occurrence of fire events, and there is evidence that disturbed areas are more susceptible to invasion, especially by *M. minutiflora*. On the other hand, the occurrence of fire events can strongly benefit the exotic grasses *U. decumbens*, *M. minutiflora*, *H. rufa* and *A. gayanus*, which have different strategies to deal with adversity, such as the capacity for regrowth and resistance of the seed bank. Considering that the low availability of resources (water and nutrients) can be a limiting factor for exotic grasses, there is evidence that *M. minutiflora* and *A. gayanus* resort to the economical use of resources and modifications in the cycling of nutrients, favoring their absorption. Regarding biotic filters, it is reported that while native species have a high production of unviable seeds, the exotic grasses *M. minutiflora*, *U. decumbens*, *H. rufa* and *A. gayanus* have high rates of germination and production of viable seeds. Such species can also benefit from associations with other plants or microorganisms, with evidence that *U. decumbens* and *M. minutiflora* have relationships with mycorrhizal fungi, rhizobacteria and nitrogen-fixing plants. This study reinforces that although the naturalized grasses *H. rufa* and *A. gayanus* are not a current cause for concern, the fact that they present strategies similar to invasive grasses may signal a future trend towards invasion.

Keywords: *Andropogon gayanus*, Biological invasions, *Hyparrhenia rufa*, *Melinis minutiflora*, *Urochloa decumbens*.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	9
2	OBJETIVOS.....	12
3	MATERIAL E MÉTODOS	13
4	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA - ECOLOGIA DE INVASÃO.....	14
4.1	TERMINOLOGIAS	14
4.2	ORIGEM, VIAS E PADRÕES DE INVASÃO	18
5	FILTROS ABIÓTICOS	21
5.1	PERTURBAÇÃO	21
5.2	EVENTOS DE FOGO	25
5.3	DISPONIBILIDADE NUTRICIONAL	29
5.4	DISPONIBILIDADE HÍDRICA	35
6	FILTROS BIÓTICOS.....	40
6.1	GERMINABILIDADE.....	40
6.2	FACILITAÇÃO	45
6.3	COMUNIDADE MICROBIANA.....	48
7	CONCLUSÃO	54
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
	ANEXO A - ARTIGO " <i>Urochloa decumbens</i> HAS HIGHER MYCORRHIZAL COLONIZATION IN DEGRADED THAN IN PRISTINE AREAS IN THE BRAZILIAN CERRADO"	82
	ANEXO B - ARTIGO "BORON APPLICATION INCREASES GROWTH OF BRAZILIAN CERRADO GRASSES.....	89

1 INTRODUÇÃO

O Cerrado (*lato sensu*) é a segunda maior formação vegetal brasileira, ocupando 23% do território nacional e ficando atrás apenas da Amazônia (RATTER et al., 1997). Este pode ser entendido como um mosaico de ecossistemas, incluindo formações florestais, formações campestres e formações savânicas, não sendo incomum que diferentes fisionomias coexistam em uma mesma área (EITEN, 1997; HARIDASAN, 2000; QUEIROZ, 2009; RIBEIRO; WALTER, 2008). Tais fitofisionomias são determinadas principalmente por interações entre clima, solo e relevo, além de alterações sucessionais, resultantes de impactos como o fogo e o pastoreio (DURIGAN; MELO; BREWER, 2012; LIRA-MARTINS et al., 2022; PINHEIRO; DURIGAN, 2012; SANO, 2011).

Em relação aos solos, estes geralmente apresentam como características: acidez, baixa disponibilidade de nutrientes inorgânicos, altos níveis de alumínio e forte intemperização, sendo os Latossolos e Argissolos as classes mais encontradas dentro do domínio do Cerrado (ADÁMOLI et al., 1987; GOEDERT et al., 1983; RESENDE et al., 2011).

Em termos de biodiversidade, o Cerrado consiste na savana mais rica do planeta, apresentando cerca de 11.627 espécies vasculares, sendo muitas destas espécies endêmicas (MACHADO et al., 2004; MENDONÇA et al., 2008; RATTER et al., 1997). Tal diversidade, no entanto, vem sendo ameaçada por processos de exploração e ocupação humana, tornando o ecossistema mais suscetível à erosão, fragmentação e invasão biológica, o que motivou sua inclusão na lista de *hotspots* mundiais de biodiversidade (KLINK; MACHADO, 2005; MARACAHIPES et al., 2011; MYERS et al., 2000).

As invasões biológicas têm sido relatadas como uma das ameaças mais graves à biodiversidade, levando a alterações na estrutura e composição do estrato herbáceo e, em alguns casos, podendo acarretar na extinção de espécies nativas (D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; MATOS; PIVELLO, 2009; PIVELLO, 2011; SAN-JOSÉ; FARIÑAS, 1991; SIMBERLOFF et al. 2013; VITOUSEK et al., 1996). No mundo todo, estima-se que mais de treze mil espécies tenham sido introduzidas em novas regiões e sofrido processos de naturalização (PYŠEK et al., 2017; VAN KLEUNEN et al., 2015). No Cerrado, tal processo tem sido largamente influenciado pela ação humana, seja mediante introdução de propágulos ou através de modificações no ambiente e na

comunidade vegetal, criando novas oportunidades de nicho (MATOS; PIVELLO, 2009; PIVELLO; SHIDA; MEIRELES, 1999b; ROSSI et al., 2014; VITOUSEK et al., 1997). Além disso, a exploração agrícola tem contribuído para tal processo, sendo relatado que pastagens que eram majoritariamente compostas por espécies nativas foram gradativamente substituídas por espécies exóticas mais produtivas, tornando o ambiente mais suscetível à invasão (BARBOSA, 2009; COLLI; VIEIRA; DIANESE, 2020). Outros fatores, como adventos de novas tecnologias e melhorias no setor de transporte, têm contribuído para tal processo, facilitando a migração de espécies para áreas que não seriam naturalmente acessíveis (BATISTA, 2014).

Nas últimas décadas, diversos esforços foram movidos com o objetivo de se entender quais aspectos são determinantes para que uma espécie exótica se torne invasora (CARBONI et al., 2016; KINLOCK; MUNCH, 2021; LANNES et al., 2020a). Sabe-se que espécies nativas e espécies invasoras frequentemente apresentam características funcionais diferentes, sendo relatado que gramíneas invasoras apresentam vantagens sobre a comunidade nativa, como boa capacidade reprodutiva e de dispersão, elevada produção de biomassa e uso eficiente de recursos (BARUCH; BILBAO, 1999; BRADSHAW et al., 2008; D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; HULME; BERNARD-VERDIER, 2017; LEFFLER et al., 2014; WILLIAMS; BARUCH, 2000).

No Cerrado, ensaios sobre invasões biológicas têm se concentrado em estudar duas espécies de gramíneas exóticas invasoras: o Capim-braquiária (*Urochloa decumbens* Stapf R.D.Webster) e o Capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv), o que ocorre, naturalmente, em função dos seus impactos elevados sobre a biodiversidade nativa (ASSIS, 2017). Todavia, embora a ecologia de invasões tenha evoluído rapidamente, os mecanismos que regem as invasões biológicas apresentam elevada complexidade e necessitam de melhor compreensão (LANNES et al., 2020a). Além disso, há o caso das espécies naturalizadas, que embora sejam capazes de formar comunidades persistentes e possuam estratégias de sobrevivência, ainda são capazes de conviver com a flora nativa sem causar danos mensuráveis ao ecossistema (MATOS; PIVELLO, 2009). Tais espécies representam uma grande incógnita na ecologia de invasões, uma vez que embora a naturalização seja entendida como uma das etapas do processo de invasão, muitas espécies exóticas permanecem naturalizadas por longos períodos de tempo, e talvez nunca se tornem invasoras (HAMILTON et al., 2005; MORO et al., 2012; RICHARDSON et al., 2000). Por exemplo, durante 120 anos, o Capim-gordura (*Melinis minutiflora*) e o Capim-

jaraguá (*Hyparrhenia rufa*) foram as principais gramíneas utilizadas na composição de pastagens no Centro-Oeste, todavia, apenas *M. minutiflora* tem apresentado comportamento invasor (CARMONA; MARTINS, 2010a).

Em um mundo cada vez mais globalizado, pesquisadores têm observado um aumento acentuado no número de espécies sendo introduzidas e naturalizadas em novos ecossistemas (JENKINS, 1996; NI et al; 2021; PERRINGS et al., 2005). Além disso, as mudanças climáticas podem intensificar novos processos de invasão, seja através de modificações no ambiente, levando a perturbações no equilíbrio da comunidade, ou ainda acarretando em gatilhos que abram oportunidades para que espécies naturalizadas apresentem comportamento invasor (THUILLER; RICHARDSON; MIDGLEY, 2007). Embora algumas espécies exóticas apresentem padrões de comportamento facilmente detectáveis, outras requerem um período de tempo maior para demonstrarem danos e efeitos ao ecossistema (CASTRO-DÍEZ et al., 2021; COURCHAMP et al., 2017). Neste sentido, investigar as espécies exóticas naturalizadas e invasoras, assim como entender quais filtros são determinantes para o sucesso de invasões, pode ser fundamental para o correto manejo e conservação de áreas naturais invadidas (DAWSON; SCHRAMA, 2016; ZENNI, 2015).

2 OBJETIVOS

Diante do grande número de espécies exóticas introduzidas no Cerrado brasileiro, assim como o seu impacto sobre a biodiversidade e processos ecossistêmicos, o presente trabalho teve como objetivo principal analisar quais filtros são determinantes para o sucesso de espécies exóticas naturalizadas e invasoras. Para tal, estabeleceu-se como objetivo específico avaliar filtros de caráter abiótico, como perturbação, eventos de fogo, disponibilidade nutricional e disponibilidade hídrica; e de caráter biótico, como germinação, facilitação e interação com a comunidade microbiana, correlacionando-os com algumas das espécies exóticas mais abundantes no Cerrado.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Para o desenvolvimento do estudo, foi realizada uma revisão de literatura narrativa, visando investigar a influência de filtros ambientais no sucesso de gramíneas exóticas no Cerrado. As espécies escolhidas foram as gramíneas invasoras *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster e *Melinis minutiflora* P. Beauv e as gramíneas naturalizadas *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf e *Andropogon gayanus* Kunth. A escolha destas espécies se deu em função de sua ampla distribuição no Cerrado. Além disso, ambas as espécies naturalizadas têm sido alvo de discussões acerca do seu possível potencial invasor em savanas, como discutido em estudos prévios de Filgueiras (1990), Baruch e Fernández (1993), Freitas e Pivello (2005) e Matos e Pivello (2009).

Diante disso, foram determinados filtros abióticos (perturbação, eventos de fogo, disponibilidade nutricional e disponibilidade hídrica) e filtros bióticos (germinabilidade, facilitação e efeito da comunidade microbiana) que aparentam possuir relação com o sucesso destas espécies no Cerrado. Durante a pesquisa, foram utilizadas associações de diferentes palavras-chave como: “*Urochloa decumbens*”, “*Melinis minutiflora*”, “*Hyparrhenia rufa*”, “*Andropogon gayanus*”, “perturbação”, “flutuação de recursos”, “eventos de fogo”, “incêndios”, “ciclagem de nutrientes”, “limitação nutricional”, “nitrogênio”, “fósforo”, “déficit hídrico” “estação seca”, “germinação”, “banco de sementes”, “facilitação”, “colapso invasivo”, “colonização micorrízica”, dentre outras, assim como versões traduzidas destes termos para o inglês. A pesquisa se deu através das principais bases de dados correntes, como o Google Scholar, SciELO, Wiley Online Library e Microsoft Academic Research, sendo examinadas produções científicas na forma de artigos, resumos expandidos, monografias, dissertações, teses, livros e capítulos de livros.

Por fim, os estudos foram examinados e interpretados com base em hipóteses e princípios ecológicos, correlacionando-as com o estabelecimento das gramíneas exóticas no Cerrado brasileiro.

4 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA - ECOLOGIA DE INVASÃO

4.1 TERMINOLOGIAS

As primeiras discussões acerca do impacto de espécies exóticas em ecossistemas naturais se iniciaram ainda no século XIX (OLIVEIRA; MACHADO, 2009). No livro *"The Voyage of the Beagle"*, concebido a partir de um diário de bordo, Darwin (1839) já incluía observações importantes sobre o impacto da introdução de novas espécies (MACHADO, 2009; MORO et al., 2012; VOLTZOW, 2017). Mais de um século depois, Elton (1958) descreveu formalmente o fenômeno, expondo aspectos históricos e biológicos sobre os mecanismos de invasão (OLIVEIRA; MACHADO, 2009).

Desde então, ao mesmo tempo que a Ecologia de Invasões ampliou a discussão, agregando conceitos, modelos e paradigmas de áreas diversas, como a Biogeografia e a Biologia Evolutiva, ela também se estabeleceu como uma área da ciência por si só (MORO et al., 2012; VERMEIJ, 1996). Pela inexistência de uma nomenclatura definida, muitos pesquisadores contribuíram para a proliferação excessiva de termos para definir espécies exóticas (BLACKBURN et al., 2011; ESPÍNOLA; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, 2007; RICHARDSON, 2008). Além disso, com o estabelecimento do inglês como língua primária para publicações científicas, houve a transferência de diferentes termos não-anglófonos para o inglês, tornando a terminologia ainda mais inacessível (MORO et al., 2012). Muitos destes termos foram criticados por serem ambíguos, incorretos ou apresentarem natureza antropocêntrica inerente à interpretação de cada autor, resultando no agrupamento de fenômenos ecologicamente diferentes e na divisão de fenômenos semelhantes (COLAUTTI; MACISAAC, 2004; IANNONE et al., 2021; RICHARDSON et al., 2000).

Publicações de Richardson et al. (2000) e Pyšek et al. (2004) foram importantes para normalizar as definições. Estas baseavam-se em três pilares fundamentais: (1) o status de origem, ou seja, se a espécie em questão é nativa ou estranha à região, sendo consideradas "exóticas" aquelas espécies que não estariam presentes caso não houvessem sido introduzidas pela ação humana; (2) status de residência, ou seja, há quanto tempo uma espécie exótica está presente na região, sendo tal critério justificado pelo fato de algumas espécies invasoras apresentarem uma fase de latência (*lag-phase*), o que poderia acarretar em sua classificação errônea como uma

espécie não-invasora; e (3) status de invasão, considerando o quanto a população da espécie exótica cresceu e se dispersou e o seu potencial invasivo decorrente disso. Posteriormente, estudos de Espínola e Ferreira Júlio Junior (2007) e Moro et al. (2012) reforçaram a adoção destes conceitos para as publicações em Português.

Neste sentido, espécies nativas, também chamadas de espécies indígenas ou espécies autóctones, consistem em espécies que se originaram dentro do ecossistema ou região em que estão inseridas, sofrendo processos de evolução em conjunto com a comunidade vegetal ao longo de centenas ou milhares de anos (MATOS; PIVELLO, 2009; MORO et al., 2012; NORCINI, 2006; WILDE; GANDHI; COLSON, 2015). Nesta classificação também estão incluídas as espécies que embora tenham surgido e evoluído em outros locais, se dispersam sem intervenção humana, ou seja, através de mecanismos próprios ou com auxílio de organismos mutualistas não-humanos (MORO et al., 2012). Estão excluídos dessa classificação, no entanto, produtos de hibridização de espécies nativas com espécies exóticas, uma vez que o envolvimento humano implicará na introdução do genitor exótico (PYŠEK et al., 2004).

Espécies exóticas, também conhecidas como espécies alóctones ou não-indígenas, são espécies que foram introduzidas em um novo local por meio da ação humana, seja de maneira intencional ou acidentalmente (MATOS; PIVELLO, 2009; MORO et al., 2012). A ação humana, no entanto, não inclui influências indiretas, como mudanças no habitat, aquecimento global ou chuva ácida, por exemplo (PYŠEK et al., 2004). Uma vez introduzidas, tais espécies podem apresentar diferentes comportamentos: enquanto algumas são incapazes de se reproduzir ou formar comunidades persistentes sem a intervenção humana, outras podem apresentar diferentes níveis de naturalização ou até mesmo se tornarem invasoras (MORO et al., 2012; RICHARDSON et al., 2000).

Espécies exóticas naturalizadas consistem em espécies exóticas capazes de sustentar comunidades persistentes e autônomas, sem necessariamente provocar danos ao ecossistema através da invasão (MATOS; PIVELLO, 2009; PYŠEK et al., 2004). Considerando que a naturalização consiste em um processo contínuo e que implica na adaptação da espécie às novas condições ambientais, são consideradas espécies plenamente naturalizadas aquelas que persistem por um período de 10 a 25 anos sem necessidade de intervenção humana (PYŠEK et al., 2004; TUTIN et al., 1964 apud RICHARDSON et al., 2000). Outro marcador importante é a presença da espécie em diferentes localidades, todavia, isto não configura uma regra, uma vez que

algumas espécies naturalizadas podem apresentar deficiências na capacidade de dispersão, não conseguindo atingir longas distâncias (MORO et al., 2012; RICHARDSON et al., 2000).

Espécies exóticas invasoras são as espécies exóticas que, além de formarem comunidades persistentes sem a intervenção humana, também apresentam altas taxas de crescimento, reprodução e dispersão, permitindo que estas colonizem áreas mais distantes do local de introdução (MATOS; PIVELLO, 2009; MORO et al., 2012). Embora sua classificação esteja restrita à capacidade de dispersão, muitas espécies invasoras se tornaram objeto de estudo devido à agressividade e capacidade de modificar negativamente o ecossistema, levando à perda da biodiversidade (PYŠEK; KRIVÁNEK; JAROSÍK, 2009; RICHARDSON et al., 2000). Tais espécies frequentemente apresentam múltiplas estratégias ecológicas, tornando-se mais eficientes que a comunidade nativa (BENNETT; THOMSEN; STRAUSS, 2011; CRANDALL; KNIGHT, 2017).

Outros termos encontrados na literatura, como “plantas daninhas” e “espécies ruderais” não são recomendados no contexto da ecologia de invasões, uma vez que podem levar a interpretações errôneas. Por exemplo, os termos “planta daninha” e “erva daninha”, frequentemente encontrados em publicações das ciências agrárias, referem-se a quaisquer tipos de plantas que se desenvolveram em locais onde não são desejadas (MORO et al., 2012; PITELLI, 2015). Tal termo não possui implicações ecológicas ou taxonômicas, uma vez que algumas espécies podem ser consideradas desejadas em alguns contextos e indesejadas em outros (MORO et al., 2012). Um exemplo disto são as plantas cultivadas que nascem espontaneamente após finalizado o ciclo produtivo de sua cultura (plantas tigueras), tornando-se indesejadas no contexto agrícola e sendo consideradas “plantas daninhas”. Tal termo também não deve ser entendido como sinônimo de “espécie invasora” uma vez que embora muitas espécies daninhas também sejam espécies invasoras, também existem espécies daninhas que são nativas (MORO et al., 2012). Além disso, embora tenham recebido menos atenção da pesquisa, existem espécies nativas que podem exibir comportamento invasor, se deslocando para áreas distantes da sua localidade e apresentando elevadas taxas de reprodução e dispersão (BIONDI; PEDROSA-MACEDO, 2008; CAMPOS, 2006; MORO et al., 2012).

Por outro lado, o termo “espécies ruderais” refere-se às espécies que conseguem se estabelecer em ambientes submetidos à perturbação humana, como é

o caso de vãos de calçadas, terrenos baldios, locais de descarte de entulhos e áreas desmatadas (MORO et al., 2012; NETO; MALUF; BOSCAINE, 2016). Entretanto, embora o termo possua uma conotação ecológica, sendo útil para identificar espécies adaptadas aos impactos humanos e dotadas de estratégias eficientes de dispersão, uso de nutrientes e competição, este também pode levar a interpretações errôneas, uma vez que existem espécies nativas e espécies exóticas ruderais (MORO et al., 2012; NETO; MALUF; BOSCAINE, 2016).

4.2 ORIGEM, VIAS E PADRÕES DE INVASÃO

A presença de espécies em determinadas regiões do planeta tem sido limitada por filtros bióticos e abióticos que determinam quais espécies são capazes de colonizar e persistir em determinados habitats (ESPÍNOLA; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, 2007; RAHEL, 2007; ŠVAMBERKOVÁ; LEPŠ, 2020). De maneira antagônica, no entanto, o ser humano tem enfraquecido tais filtros, promovendo o intercâmbio de espécies entre diferentes regiões e forçando que táxons que evoluíram de maneira isolada entrem em contato entre si (D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; KUEFFER, 2007).

Naturalmente, o homem tem transportado espécies exóticas há milhares de anos (HULME, 2009). Entretanto, tal movimento apenas se tornou crescente após o século XV, resultado das Grandes Navegações rumo às Américas e, sobretudo, do nascimento do colonialismo e crescimento das cidades (HULME, 2009; PRESTON; PERMAN; HALL, 2004). Posteriormente, durante a Revolução Industrial, houve a construção de rodovias, ferrovias e canais, além da migração de milhões de europeus para diferentes regiões, levando consigo propágulos de diferentes espécies (FINDLAY; O'ROURKE, 2007; HULME, 2009; MCNEELY, 2006). Mais recentemente, na Era da Globalização, houve implementação de novas tecnologias, simplificando as relações comerciais através do *e-commerce* e acarretando em menor restrição ao movimento de pessoas e de material vegetal vivo, o que, conseqüentemente, também favoreceu a dispersão de espécies exóticas (BAIER; BERGSTRAND, 2001; HUMAIR et al., 2015; MAKI; GALATOWITSCH, 2004; MEYERSON; MOONEY, 2007; REICHARD; WHITE, 2001; SEEBENS et al., 2018; STOHLGREN et al., 2013).

O conhecimento sobre quais processos acentuam ou limitam a ocorrência de invasões biológicas pode ser crucial para a tomada de decisões e, sobretudo, para o estabelecimento de medidas preventivas (REJMÁNEK et al., 2005). Neste sentido, para que uma espécie exótica consiga se estabelecer em uma nova região, é necessário que esta consiga superar diferentes filtros à medida que o processo de invasão ocorre (DAVIS, 2009). Inicialmente, há as barreiras biogeográficas, que consistem em características físicas do ambiente que impedem que espécies exóticas consigam se deslocar para novos habitats, como montanhas e oceanos (CROTEAU, 2010; ESPÍNOLA; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, 2007; RICHARDSON et al., 2000). Tal filtro tem sido relatado como um mecanismo de restrição contra a dispersão a longas

distâncias (superiores a 100 km), tanto na escala intercontinental, quanto intracontinental (RICHARDSON et al., 2000).

Após superar as barreiras biogeográficas, a espécie exótica deve superar as barreiras ambientais locais, que incluem filtros de caráter abiótico (fisiológico) e biótico (ESPÍNOLA; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, 2007; RICHARDSON et al., 2000). Neste sentido, além de tolerar as condições ambientais a que será submetida, como disponibilidade de recursos, salinidade e regime climático, por exemplo, a espécie também deve interagir e conviver com a comunidade nativa (EL-BAROUGY et al., 2021; ESPÍNOLA; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, 2007; LEVINE et al., 2004). Tais filtros interagem entre si, de modo que flutuações positivas ou negativas nas interações podem definir o grau de resistência da comunidade vegetal frente à invasão (BYUN et al., 2015).

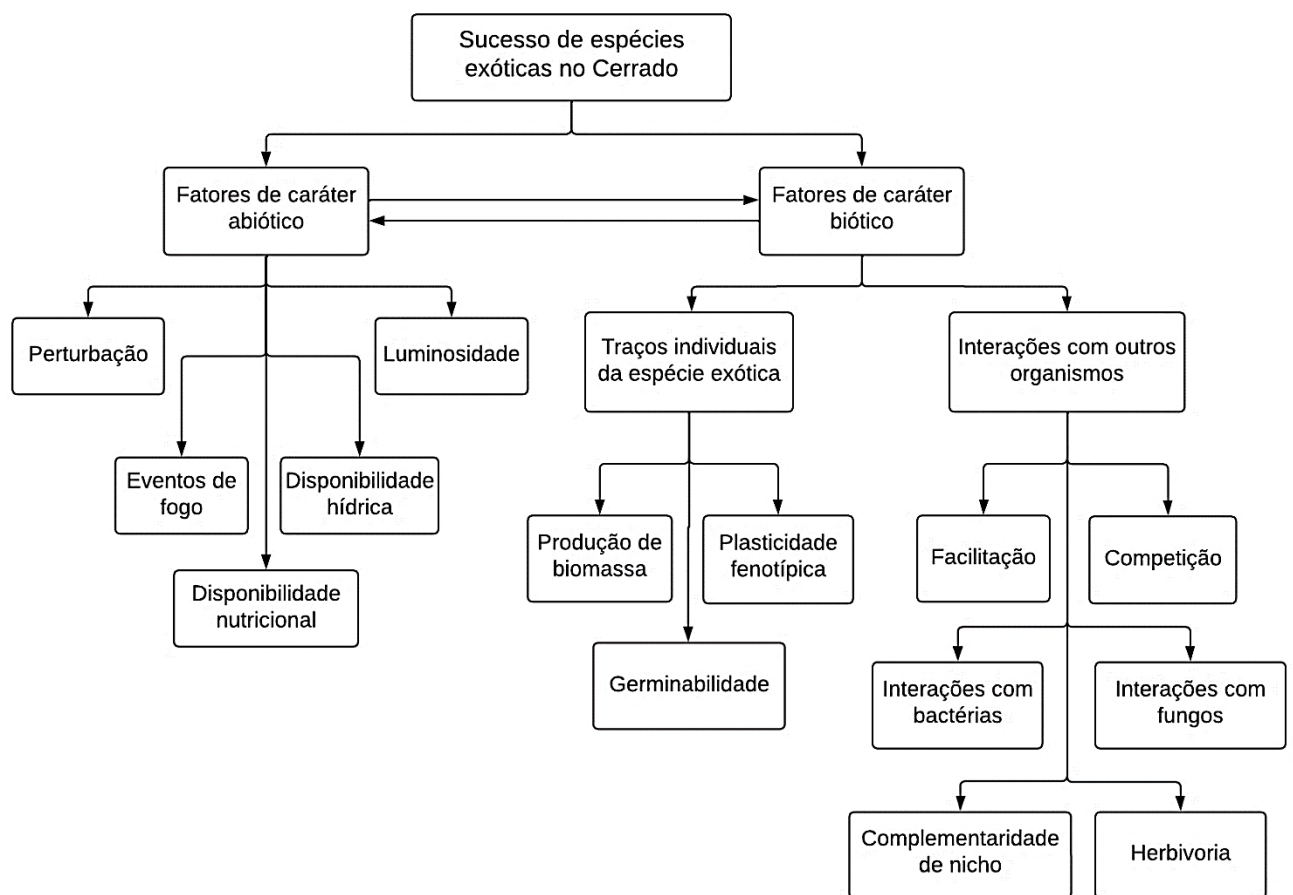
Após superar as barreiras ambientais locais (filtros bióticos e abióticos), a espécie exótica passará a integrar a assembleia de espécies locais (ESPÍNOLA; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, 2007; RICHARDSON et al., 2000). Vale ressaltar, no entanto, que o processo de ultrapassar barreiras possui caráter reversível e dinâmico, de modo que alterações ambientais podem acarretar em novas barreiras, levando o táxon à extinção ou intensificando sua dispersão (RICHARDSON et al., 2000).

Para persistir no novo ecossistema, muitas espécies exóticas naturalizadas e invasoras podem apresentar diferentes estratégias e traços funcionais (Figura 1). Entretanto, a invasividade não é resultado apenas de características biológicas da espécie invasora, mas também de filtros ambientais do ecossistema, o que levou muitos pesquisadores a padrões que explicam a distribuição global de espécies exóticas (BROWN, 2014; GOODWIN; MCALLISTER; FAHRIG, 1999). Por exemplo, há evidências de que climas tropicais são menos invadidos do que climas temperados (PYŠEK; RICHARDSON, 2006). Além disso, climas tropicais tendem a abrigar maior diversidade de espécies nativas, especialmente em regiões mais próximas ao Equador, como previsto pela Hipótese do Gradiente Latitudinal de Diversidade (*Latitudinal Diversity Gradient* - LDG) (BROWN, 2014). Ainda, do ponto de vista filogenético, tem sido encontradas taxas de originação e especiação superiores às taxas de extinção (BROWN, 2014).

Entretanto, existem regiões tropicais que embora apresentem elevada biodiversidade, também são altamente invadidas, como é o caso do Cerrado (LANNES et al., 2020a; PYŠEK; RICHARDSON, 2006). Esse paradoxo da

biodiversidade decorre do fato de que se por um lado a biodiversidade pode oferecer uma resistência à invasão, seja oferecendo menor oportunidade de nicho ou pela maior probabilidade de se encontrar espécies mais competitivas (ELTON, 1958), a biodiversidade também pode favorecer a invasão de algumas espécies exóticas mediante facilitação, como tem ocorrido no Cerrado (KENNEDY et al., 2002; LANNES et al., 2020a; SHEA, 2002).

Figura 1 – Filtros de caráter biótico e abiótico associados ao sucesso de espécies exóticas no Cerrado brasileiro.



Fonte: Autor (2023).

5 FILTROS ABIÓTICOS

5.1 PERTURBAÇÃO

Os ecossistemas naturais estão propensos a sofrerem mudanças (perturbações) em seu estado de equilíbrio, podendo variar em função do espaço, tempo e magnitude (GLEN-LEWIN; MAAREL, 1992; OLIVEIRA; SILVA JÚNIOR; RIBEIRO, 2011). Tais perturbações podem acarretar em modificações na disponibilidade de nutrientes, microclima e biota do solo, além de afetar traços individuais das plantas, como arquitetura, reprodução, dispersão e interações negativas, resultando em novos habitats que podem ser ocupados por espécies mais adaptadas (CANHAM; MARKS, 1985; CARVALHO et al., 2016; COLLINS; DUNNE; PICKETT, 1985; DAVIS; GRIME; THOMPSON, 2000; GORGONE-BARBOSA et al., 2016; TABARELLI; MANTOVANI, 1999; THOMPSON, 1985). É através de efeitos diretos sobre os indivíduos que as comunidades são afetadas, apresentando alterações na riqueza, abundância e estrutura (BROKAW, 1985; DENSLOW; UOWOLO; HUGHES, 2006; OLIVEIRA; SILVA JÚNIOR; RIBEIRO, 2011).

Diversos estudos abordam como eventos de perturbação podem intensificar processos de invasões biológicas, criando janelas de oportunidade para que espécies exóticas consigam se estabelecer na ausência de outros competidores fortes (BURKE; GRIME, 1996; DAVIS et al., 2000; HOBBS; HUENNEKE, 1992). Isto ocorre porque a perturbação tende a provocar mudanças nas interações competitivas e facilitadoras, o que pode acarretar em um *feedback* positivo para as espécies exóticas (OLIVEIRA; SILVA JÚNIOR; RIBEIRO, 2011). Por exemplo, em estudo realizado em Ilha Solteira, detectamos que a invasora *Urochloa decumbens* apresenta maior colonização micorrízica em áreas perturbadas do que em áreas nativas (Apêndice A) (LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019). Entretanto, vale ressaltar que os efeitos da perturbação podem ser altamente específicos, podendo variar de um efeito modesto na taxa demográfica da nova população, até intensificar de maneira significativa as invasões biológicas (BECKSTEAD; AUGSPURGER, 2004; LARSON; LEHNHOFF; REW, 2017; ORBÁN et al., 2021). De modo geral, seu impacto dependerá de aspectos como natureza, gravidade e tempo de perturbação, assim como o tipo do ecossistema afetado (ORBÁN et al., 2021).

Uma das hipóteses que explica a influência da perturbação sobre invasões biológicas baseia-se na concepção de que espécies exóticas são introduzidas pelo homem e que este é o principal agente responsável pela perturbação (FINE, 2002; MATOS; PIVELLO, 2009; SIMBERLOFF, 1989). De fato, algumas das gramíneas exóticas mais abundantes no Cerrado, como *Urochloa decumbens*, *Melinis minutiflora*, *Hyparrhenia rufa* e *Andropogon gayanus* foram introduzidas pela ação humana e/ou estão associadas à conversão de áreas naturais em pastagens agrícolas (DAMASCENO; FIDELIS, 2020; DIAS et al., 2017; LOPES DOS SANTOS et al., 2021; MATOS; PIVELLO, 2009; MUSSO et al., 2019). Tal exploração também pode intensificar a ocorrência de incêndios, provocando alterações em fatores climáticos, como temperatura e duração do período seco, o que pode favorecer gramíneas exóticas, como *Melinis minutiflora* (LOPES DOS SANTOS et al., 2021; RODOVALHO, 2016; SANTANA, 2019).

Além disso, algumas gramíneas exóticas têm sido amplamente encontradas ao longo de rodovias, o que possivelmente teria relação com a perturbação humana (DODONOV, 2015; MCDOUGALL et al., 2018; PIVELLO et al., 1999a). Por exemplo, ao avaliar os padrões de distribuição de espécies exóticas ao longo de rodovias, Dodonov (2015) observou que *U. decumbens* formou padrões mais homogêneos, especialmente em estradas próximas a sítios invadidos; enquanto *M. minutiflora* apresentou padrões heterogêneos, fato este também observado por Pivello et al. (1999a). Embora não existam estudos abordando os padrões de *H. rufa* e *A. gayanus*, ambas as espécies podem ser encontradas ao longo de rodovias, como observado por Cusatis (2001) e Musso et al. (2019). Associado a isto, algumas gramíneas exóticas como *M. minutiflora*, *U. decumbens* e *H. rufa* têm sido utilizadas em taludes e encostas ao longo de rodovias, reduzindo o impacto das gotas de chuva sob o solo e a erosão, assim como a ocorrência de acidentes que poderiam interromper o fluxo de automóveis (CUSATIS, 2001; GUIDICINI, 1984 apud PASSARINHO, 2014). O uso destas espécies em encostas tem sido justificado pelo seu desenvolvimento radicular vigoroso, adaptação à baixa disponibilidade nutricional e hídrica, requerendo menor custo de manutenção, entretanto, seu uso também pode contribuir com as invasões biológicas (CUSATIS, 2001; EINLOFT, 1996; PASSARINHO, 2014). Ainda, as gramíneas *U. decumbens* e *H. rufa* podem dominar áreas altamente degradadas pela ação humana, como as áreas de empréstimo (LANNES et al., 2020b; TEIXEIRA; REZENDE; LANNES, 2019).

Há também a Hipótese da Flutuação de Recursos (*Fluctuating Resource Hypothesis* – FRH), que prevê que a competição por recursos seja um fator limitante à chegada de novos competidores, de modo que um aumento em sua disponibilidade, seja mediante adição ou redução em seu uso pela comunidade nativa, possibilitaria o estabelecimento de novas espécies, inclusive plantas não-nativas, como as gramíneas africanas (DAVIS; GRIME; THOMPSON, 2000; OLIVEIRA; SILVA JÚNIOR; RIBEIRO, 2011). Dentre os recursos passíveis de serem disputados, destacam-se principalmente espaço, água, luz e nutrientes (BARUCH, 1996; ROSSI et al., 2014). Tendo em vista que os solos do Cerrado são tipicamente pobres em nutrientes, alguns estudos vêm demonstrando que a adição de nutrientes, seja mediante incorporação de esterco animal ou de fertilizantes minerais, pode levar a alterações em processos ecossistêmicos e, conseqüentemente, favorecer o estabelecimento de espécies exóticas, especialmente *U. decumbens* e *M. minutiflora* (FERREIRA et al., 2020; HARIDASAN, 2008; LANNES et al., 2020a; MELLO, 2019; TEIXEIRA; REZENDE; LANNES, 2019). Além disso, as gramíneas C₄ típicas das fisionomias savânicas tendem a apresentar elevada adaptação a ambientes secos e quentes, de modo que a disponibilidade de luz seja um recurso fundamental (CHARLES-DOMINIQUE et al., 2018; KLINK; JOLY, 1989; ROSA, 2013; PILON et al., 2020). Entretanto, em condições de perturbação, a presença de indivíduos isolados e/ou manchas de vegetação arbórea podem criar sítios favoráveis ao estabelecimento de espécies arbóreas (ROSA, 2013), podendo levar à descaracterização de um ambiente já impactado pelas invasões de gramíneas africanas.

Por outro lado, a Hipótese do Distúrbio Intermediário (*Intermediate Disturbance Hypothesis* – IDH) prevê que a riqueza de espécies deva ser maior em condições de perturbações moderadas, tanto no âmbito da frequência, quanto intensidade. Neste sentido, caso os distúrbios ocorram de maneira esporádica, haverá redução na riqueza de espécies, uma vez que indivíduos dominantes irão competir pelos recursos, eliminando competidores fracos (CONNELL, 1978; OLIVEIRA; SILVA JÚNIOR; RIBEIRO, 2011; SHEA; ROXBURGH; RAUSCHERT, 2004). Da mesma maneira, caso os distúrbios sejam frequentes, a riqueza de espécies também será reduzida, uma vez que espécies menos tolerantes a perturbações serão gradualmente eliminadas (OLIVEIRA; SILVA JÚNIOR; RIBEIRO, 2011). Um exemplo disto é o ensaio de Mello (2019) abordando os efeitos da adição de nutrientes, tendo sido observado que a gramínea invasora *Melinis minutiflora* não invadiu as áreas naturais e não-perturbadas

do experimento. Além disso, tal efeito se manteve persistente por pelo menos 21 anos, sinalizando a importância da perturbação para o estabelecimento da espécie (MELLO, 2019).

Neste sentido, este estudo reforça que a perturbação é um mecanismo impulsionador de invasões biológicas, com evidências de gramíneas africanas adaptadas à ambientes altamente perturbados, como áreas de empréstimo e rodovias (Quadro 1) (CUSATIS, 2001; DODONOV, 2015; LEITE; CASSIOLATO, LANNES, 2019; MUSSO et al., 2019). Para o manejo de áreas naturais suscetíveis à invasão, gestores devem levar em consideração os diferentes fatores que podem interromper o estado de equilíbrio do ecossistema, como a adição de recursos, mudanças na comunidade vegetal e alterações em propriedades do ecossistema (BARUCH, 1996; GORGONE-BARBOSA et al., 2016; ROSSI et al., 2014).

Quadro 1 – Gramíneas africanas e estratégias associadas à perturbação.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Ocorrência ao longo de rodovias	Ocorrência ao longo de rodovias	Ocorrência ao longo de rodovias	Ocorrência ao longo de rodovias
Ocorrência em áreas de empréstimo	Invasão beneficiada pela adição de nutrientes	Ocorrência em áreas de empréstimo	-
Invasão beneficiada pela adição de nutrientes	-	-	-

Fonte: Autor (2023).

5.2 EVENTOS DE FOGO

Desde as primeiras eras geológicas, o fogo tem sido descrito como um importante agente, moldando o ecossistema e estruturando comunidades vegetais (BOND; MIDGLEY, 2012; KEELEY et al., 2011; SILVA; BATALHA, 2008; SIMON; PENNINGTON, 2012). No Cerrado, regimes de fogo ocorrem há pelo menos 10 milhões de anos, implicando que a flora nativa necessite tolerar perturbações altamente destrutivas e frequentes (SIMON et al., 2009; SIMON, PENNINGTON, 2012). Em decorrência disso, muitas espécies nativas apresentam adaptações que lhe permitem lidar com os regimes de fogo, enquanto outras necessitam deste para florescer e completar seu ciclo de vida (COUTINHO, 1976, 1990; FIDELIS et al., 2019; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006; HOFFMANN, 1998; OLIVEIRA et al. 2016).

O fogo pode apresentar diversos efeitos positivos, seja pelo estímulo à brotação e frutificação ou pela promoção da ciclagem de nutrientes (RAMOS-NETO; PIVELLO, 2000). Durante a queima, o fogo pode promover a quebra da dormência física de sementes no solo e, de maneira indireta, também pode resultar na quebra da dormência fisiológica, em função da liberação de substâncias químicas na atmosfera (AULD; DENHAM, 2006; HANLEY; LAMONT, 2000; KEELEY et al. 2012; OOI et al. 2014). Além disso, tendo em vista que o Cerrado (*stricto sensu*) apresenta solos com baixa fertilidade e com baixa decomposição de matéria orgânica, a ciclagem de nutrientes promovida pelo fogo pode fornecer um feedback positivo para as espécies de plantas presentes na área, favorecendo seu crescimento (HARIDASAN, 2000; MIRANDA et al., 2002; SCHIAVINI, 1983). Vale ressaltar, no entanto, que os efeitos do fogo são altamente dependentes do contexto, podendo diferir de acordo com o grupo funcional de plantas e com aspectos inerentes ao regime, tais como frequência, intensidade, época e tipo de fogo (MIRANDA et al., 2002).

Uma das características determinantes do Cerrado é o clima sazonal, tanto em termos de precipitação, quanto em temperatura, influenciando diretamente a ocorrência de regimes de fogo (COUTINHO, 1990; DURIGAN, 2020). Durante os meses de outubro a março, por exemplo, há um período quente e chuvoso, seguido de um período seco e ameno nos meses de abril a setembro (MACENA et al., 2008; RAMOS-NETO; PIVELLO, 2000). Neste sentido, tem sido observado a ocorrência de incêndios naturais durante a estação úmida, resultado das descargas elétricas típicas

deste período (GIROLDO, 2016; MIRANDA et al., 2009). Tais incêndios tendem a apresentar menor intensidade e maior heterogeneidade espacial, uma vez que a umidade tende a apagar o fogo rapidamente, reduzindo seu impacto (MIRANDA; NETO; NEVES, 2010; RAMOS-NETO; PIVELLO, 2000). Mais recentemente, no entanto, têm sido observadas alterações antropogênicas sobre os regimes do fogo, sobretudo no que diz respeito à época e a frequência de queima (MIRANDA et al., 2002). O principal setor responsável tem sido a agricultura, devido ao uso do fogo para conversão de áreas naturais em áreas agricultáveis ou campos para pastejo de animais (ALHO; MARTINS, 1995; COUTINHO, 1990; GIROLDO, 2016; MIRANDA et al., 2002).

A ocorrência de regimes de fogo também pode ser potencializada pela introdução de espécies exóticas, em especial as gramíneas, que por apresentarem alto acúmulo de biomassa e elevada inflamabilidade, podem atuar como combustível ao fogo (AIRES, et al., 2007; D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; KAUFFMAN; CUMMINGS; WARD, 1994; MILTON, 2004). Como efeito, a introdução destas espécies pode alterar a ocorrência de queimadas e disponibilidade de recursos, o que, consequentemente, também pode levar a alterações nas interações competitivas entre espécies nativas e exóticas (CATFORD et al., 2012; DAVIS; GRIME; THOMPSON, 2000; HOBBS; HEUNNEKE, 1992).

O Capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv), por apresentar alta secreção de óleos associada à elevada produção de biomassa, pode se beneficiar fortemente dos regimes de fogo, se dispersando através de um mecanismo de retroalimentação conhecido como “ciclo grama-fogo” (BERARDI, 1994; D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; HUGHES; VITOUSEK; TUNISON, 1991; PRATES et al., 1993; ROSSI et al., 2014; SILVA; HARIDASAN, 2007). Por conta destes exsudatos, folhas de *M. minutiflora* podem queimar mesmo em condições de umidade relativa superiores a 95% (D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992). Como impacto, incêndios promovidos por *M. minutiflora* tendem a apresentar temperaturas mais elevadas em relação aos incêndios naturais, resultando em perdas de nutrientes via volatilização (KAUFFMAN; CUMMING; WARD, 1994; MISTRY, 1998). Tendo em vista que queimadas em áreas de Cerrado podem resultar em uma perda de até 95% do nitrogênio disponível na planta, e que *M. minutiflora* pode utilizar nutrientes de maneira mais eficiente em relação às espécies nativas, preferindo áreas limitadas por nitrogênio em relação ao

fósforo, isto pode intensificar processos de invasão (COUTINHO, 2000; LANNES et al. 2016).

Vale ressaltar, no entanto, que existem algumas divergências quanto à resistência ao fogo de indivíduos adultos de *M. minutiflora*, havendo registros de mortalidades de 70 a 100%, entretanto, isto parece estar associado ao grande acúmulo de biomassa morta nas touceiras, possibilitando maior combustível para o fogo (D'ANTONIO; LEVINE; THOMSEN, 2001). Em contrapartida, a estratégia de sobrevivência frente ao fogo parece estar associada ao banco de sementes, havendo indícios que sementes de *M. minutiflora* permanecem viáveis mesmo após serem submetidas a temperaturas de 200°C, comportamento este também observado para algumas espécies nativas, como *Aristida setifolia*, *Axonopus pressus* e *Gymnopogon foliosus* (GORGONE-BARBOSA et al., 2020).

Urochloa decumbens também pode ser favorecida por regimes de fogo, entretanto, suas estratégias diferem de *Melinis minutiflora*: enquanto as sementes de *M. minutiflora* apresentam tolerância a altas temperaturas, *U. decumbens* terá redução no potencial de germinação após ser submetida a temperaturas superiores a 100°C (GORGONE-BARBOSA et al., 2020). Ao invés disso, a espécie aparenta adotar estratégias de regeneração pós-fogo, formando um banco de gemas para garantir sua sobrevivência (FIDELIS et al., 2014; GORGONE-BARBOSA et al., 2016, 2020; PAUSAS et al., 2004). Em áreas onde há co-ocorrência de ambas as espécies invasoras, tal estratégia poderia implicar em uma vantagem a *U. decumbens*, favorecendo sua dominância na área (GORGONE-BARBOSA, 2016; PIVELLO et al., 1999a).

Características semelhantes também podem ser encontradas em espécies em estágio de naturalização como o Capim-Gambá (*Andropogon gayanus* Kunth) e o Capim-Jaraguá (*Hyparrhenia rufa* (Ness) Stapf). A tolerância ao fogo de *A. gayanus* aparenta estar associada à elevada capacidade de rebrota e arquitetura eficiente da planta (FLORES; SETTERFIELD; DOUGLAS, 2005; MARINHO; MIRANDA, 2013; THOMAS et al., 1981). Tal espécie apresenta meristemas apicais distribuídos até quinze centímetros do solo, que associados ao porte ereto e ao menor acúmulo de biomassa na região, evitam que o fogo consuma totalmente a planta, possibilitando um rebrotamento mais rápido (COSTA, 1982; MARINHO; MIRANDA, 2013). Por outro lado, embora *H. rufa* possa ser afetada negativamente pelo fogo, apresentando taxas de mortalidade de até 85%, tais danos aparentam ser compensados pelo

rebrotamento vigoroso, elevada taxa de recrutamento de plântulas e aumento da taxa fotossintética (BARUCH; BILBAO, 1999; WILLIAMS; BARUCH, 2000).

Nas últimas décadas, o Cerrado sofreu um aumento de 2,2 a 4,0 °C durante a estação seca, assim como uma redução de 15% na umidade relativa (COUTINHO, 1990; HOFMANN et al., 2021). Considerando que as queimadas antrópicas tendem a ocorrer no meio da estação seca, é possível que as mudanças climáticas intensifiquem a ocorrência destes eventos, resultando em um *feedback* positivo para a dispersão de gramínea africanas, que apresentam diferentes estratégias para lidar com as perturbações advindas do fogo, como as estratégias de regeneração e o banco de sementes resistente (Quadro 2) (BUSTAMANTE et al., 2012a; GORGONE-BARBOSA et al., 2020; OLIVEIRA et al., 2020).

Quadro 2 – Gramíneas africanas e estratégias associadas à ocorrência de eventos de fogo.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Elevada produção de biomassa	Ciclo gramínea-fogo	Estratégias de regeneração	Estratégias de regeneração
Estratégias de regeneração	Elevada produção de biomassa	Elevado recrutamento de plântulas	Arquitetura eficiente
Banco de gemas eficiente	Secreção de óleos	-	-
	Banco de sementes resistente		

Fonte: Autor (2023).

5.3 DISPONIBILIDADE NUTRICIONAL

No Cerrado, a fertilidade do solo tem sido descrita como um dos fatores responsáveis por determinar o tipo de formação vegetal, a sua densidade e dominância (FURLEY; RATTER, 1988; HARIDASAN, 2000, 2008; LIRA-MARTINS et al., 2022; RATTER et al., 1978; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997; TERRA et al., 2015). Isto ocorre porque a limitação nutricional tende a inibir o desenvolvimento de formações florestais, de modo que incrementos na fertilidade do solo podem acarretar em aumentos da produção de massa lenhosa e, conseqüentemente, maior dominância de espécies arbóreas (GOODLAND; POLLARD, 1973; HARIDASAN, 2008). Por outro lado, também não é incomum encontrar no Cerrado espécies de plantas adaptadas a solos pobres, ácidos e com alta saturação por alumínio (BRESSAN, 2018; GOODLAND; POLLARD, 1973; HARIDASAN, 2008). Um exemplo disso são as espécies gramíneas que tendem a apresentar baixa exigência nutricional e elevada resiliência (HARIDASAN, 2008).

Em ambientes savânicos, como o Cerrado *stricto sensu*, há a ocorrência de limitação por múltiplos nutrientes, como o fósforo e o nitrogênio (HARIDASAN, 2008; PELLEGRINI, 2016). Sendo um elemento essencial, o fósforo está presente em diversas moléculas, como os ácidos nucleicos (DNA e RNA), fosfolipídios, fosfoproteínas e moléculas carreadoras de energia, como a adenosina trifosfato (ATP) (AHEMAD et al., 2009). Em decorrência disto, o fósforo apresenta importância em diversos processos que envolvem transferência de energia, como por exemplo a fotossíntese, o transporte de nutrientes e reações enzimáticas e metabólicas (AHEMAD et al., 2009; RAZAQ et al., 2017). Embora os teores totais encontrados no solo possam variar de 50 a 350 mg dm⁻³, o fósforo é suscetível à fixação nas partículas do solo, de maneira que a fração disponível às plantas se torna reduzida (RESENDE; FURTINI NETO, 2007; SANZONOWICZ; GOEDERT, 1986). Como consequência, muitas plantas precisam adotar estratégias para superar tal desafio, como por exemplo a alta eficiência de uso de nutrientes, a reabsorção de nutrientes antes da senescência, a promoção da atividade da fosfatase ácida, associações com fungos micorrízicos e especializações radiculares (ABRAHÃO et al., 2014; ABRAHÃO et al. 2020; HACKER et al., 2015; KOZOVITS et al., 2007; LANNES et al., 2020a; LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019; NARDOTO et al., 2006; PETRONI, 2021).

De maneira semelhante, o nitrogênio é componente de diferentes moléculas, como ATP, NADH, NADPH, clorofila, proteínas e enzimas (BREDEMEIER; MUNDSTOCK, 2000). No Cerrado, o nitrogênio pode ser adicionado ao solo através da fixação biológica de nitrogênio (FBN) ou através de processos de decomposição da matéria orgânica (CHAPIN; MATSON; VITOUSEK, 2011; RODOVALHO, 2016). A disponibilidade do nutriente no solo pode ser bastante variável, sofrendo influência de fatores como densidade de espécies arbóreas, fixação atmosférica, eventos de fogo e uso e ocupação da área (BUSTAMANTE et al., 2012a; PELLEGRINI, 2016). Além disso, a introdução de espécies exóticas pode levar a alterações acima e abaixo do solo, seja através de um aumento na ciclagem de nutrientes ou por meio de associações com microorganismos fixadores de Azoto, o que pode levar a um incremento nos teores totais de nitrogênio (GARCIA et al., 2022; PARKER; SCHIMEL, 2010; SILVA et al., 2013; VITOUSEK; WALKER, 1989). Tendo em vista que espécies nativas do Cerrado são adaptadas a solos pobres, e que espécies exóticas são altamente responsivas à fertilização nitrogenada, tais modificações resultam em um *feedback* positivo para a invasão, podendo até mesmo favorecer invasões secundárias de espécies exóticas oportunistas (GARCIA et al., 2022; GROVE; PARKER; HAUBENSAK, 2015; SIMBERLOFF; VON HOLLE, 1999).

Em decorrência do Cerrado (*lato sensu*) apresentar elevada heterogeneidade, as plantas encontradas no bioma também tendem a apresentar demandas nutricionais distintas, o que justificou a condução de experimentos com o objetivo de avaliar a limitação nutricional entre as plantas mais abundantes no bioma (BUSTAMANTE et al., 2012b; LANNES et al., 2016; MATIAS et al., 2018). Por exemplo, ao avaliar o efeito da fertilização sob a vegetação de uma área de Cerrado (*sensu stricto*), Bustamante et al. (2012b) e Lannes et al. (2016) observaram que plantas de diferentes grupos funcionais (gramíneas C₄, gramíneas C₃ e espécies herbáceas e arbustivas), foram limitadas por diferentes nutrientes: enquanto a gramínea C₄ exótica *Melinis minutiflora* foi beneficiada pela fertilização com fósforo ou nitrogênio e fósforo associados, a gramínea C₃ nativa *Echinolaena inflexa* foi beneficiada pela fertilização nitrogenada.

Posteriormente, em um estudo com gramíneas C₃ e C₄ nativas e exóticas, Lannes et al. (2016) testaram os efeitos de fertilização com nitrogênio, fósforo e micronutrientes, tendo sido observado que enquanto as gramíneas exóticas invasoras foram beneficiadas pela fertilização com fósforo, tanto de maneira isolada, quanto em associação aos demais nutrientes, as gramíneas não-invasoras (exóticas e nativas)

foram beneficiadas pelo tratamento contendo micronutrientes, levantando a hipótese de tais plantas seriam co-limitadas por um ou mais micronutrientes. Tais resultados levantam a hipótese de que enriquecimentos em fósforo podem intensificar a dominância de gramíneas C_4 exóticas e, conseqüentemente, a supressão de gramíneas C_3 nativas (REZENDE, 2021).

Ao avaliar o efeito da fertilização com esterco bovino em áreas com diferentes níveis de degradação, Teixeira, Rezende e Lannes (2019) observaram aumento nos teores de fósforo na área com cobertura vegetal densa, além de um *feedback* positivo para a gramínea exótica invasora *Urochloa decumbens*, corroborando com a hipótese de que gramíneas exóticas seriam limitadas pelo fósforo. Na área com vegetação esparsa, por outro lado, foi observado um aumento na disponibilidade de boro (B), assim como um *feedback* positivo para a biomassa das gramíneas nativas, levantando a hipótese que tais espécies seriam limitadas pelo nutriente (TEIXEIRA; REZENDE; LANNES, 2019).

Mais recentemente, Lannes et al. (2020b) demonstramos que a fertilização com Boro (B) pode favorecer gramíneas exóticas não-invasoras, como *Hyparrhenia rufa*, *Digitaria insularis* e *Melinis repens*, enquanto gramíneas exóticas invasoras seriam beneficiadas pela fertilização com fósforo (Apêndice B). Tendo em vista que tanto o boro (B^{3+}), quanto o alumínio (Al^{3+}) são encontrados no solo na forma iônica trivalente positiva, e que estes competem por sítios de absorção, uma baixa disponibilidade de Boro tem sido associada à aumentos na absorção de alumínio, que consiste em um elemento tóxico ao desenvolvimento das plantas (BLEVINS; LUKASZEWSKI, 1998; LANNES et al., 2020b; LENOBLE et al., 1996). Além disso, incrementos nos teores de boro têm sido associados à aumentos no comprimento radicular (BLEVINS; LUKASZEWSKI, 1998; LANNES et al., 2020b; LENOBLE et al., 1996; SILVA et al., 2017).

Em relação aos filtros associados à vegetação, *Urochloa decumbens* tem demonstrado grande capacidade de invasão, o que decorre do seu uso eficiente de nutrientes, possibilitando seu estabelecimento em solos pobres e ácidos, como são muitos dos solos no Cerrado (BAPTISTELLA et al., 2020; FERREIRA et al., 2016). Associado a isto, a gramínea invasora também pode apresentar grande produção de biomassa, favorecida por incrementos nos teores de nitrogênio (DAMASCENO et al., 2018; WILLIAMS; BARUCH, 2000). Em alguns contextos, este enriquecimento pode ocorrer devido à presença de espécies leguminosas que se associam à bactérias

fixadoras de Azoto (N_2 atmosférico), podendo contribuir com até 30% de todo o N acumulado pela invasora (BAPTISTELLA et al., 2020; BODDEY; VICTORIA, 1989; LEITE; LANNES, 2020). Entretanto, *Urochloa spp.* também pode apresentar grande potencial fixador de nitrogênio, sobretudo quando em associação com bactérias do gênero *Azospirillum* (OKUMURA et al., 2013; SOUZA, 2016). Outra estratégia de *U. decumbens* consiste na promoção de compostos inibidores da nitrificação, o que aparenta estar associado à conservação de N no solo (BAPTISTELLA et al., 2020). Ainda, em condições de limitação por fósforo, as raízes de *U. decumbens* podem exsudar a enzima fosfatase ácida, possibilitando a aquisição de fosfato a partir de fontes orgânicas de fósforo no solo, especialmente em comunidades vegetais mais diversas (BAPTISTELLA et al., 2020; LANNES et al., 2020a; LOUW-GAUME et al., 2010; PETRONI, 2021).

De maneira semelhante à *Urochloa spp.*, a gramínea invasora *Melinis minutiflora* também é responsável por elevar os teores de nitrogênio no solo, promovendo alterações na comunidade de microrganismos na rizosfera (RODOVALHO, 2016; SILVA, 2012). De modo geral, solos do Cerrado *stricto sensu* tendem a apresentar menor produção de serrapilheira em comparação às fitofisionomias florestais, o que decorre de sua vegetação mais esparsa e com menor biomassa, o que também corrobora para uma menor taxa de decomposição (BUSTAMANTE; NARDOTO; MARTINELLI, 2004; RODOVALHO, 2016). Entretanto, a invasão de *M. minutiflora* tende a acarretar em maior ciclagem de nitrogênio, o que ocorre em decorrência da gramínea apresentar maior biomassa e maior taxa de decomposição em relação às gramíneas nativas, levando a um maior aporte de nitrogênio no solo (NARDOTO et al., 2006; RODOVALHO, 2016). Há evidências de que a gramínea invasora possa acarretar em incrementos na biomassa de até 2,4 vezes durante a fase vegetativa e 2,6 vezes durante a fase de floração (RODOVALHO, 2016; ROSSIFER-RACHOR et al., 2009). Por outro lado, é relatado que *M. minutiflora* pode provocar modificações na dinâmica da rizosfera, acarretando em uma menor diversidade de microrganismos, entretanto, tais modificações possibilitam que a gramínea use recursos de maneira mais eficiente (BARUCH, 1996; RODOVALHO, 2016; SILVA, 2012).

Assim como *Melinis minutiflora*, a gramínea exótica naturalizada *Andropogon gayanus* também pode promover modificações na dinâmica de nitrogênio do solo (ROSSIFER-RACHOR et al., 2009). Inicialmente, estudos conduzidos por Bilbao e

Medina (1990) em savanas venezuelanas sinalizaram que a espécie é capaz de adquirir nitrogênio de maneira muito mais eficiente do que a espécie nativa *Paspalum platiculatum*. Em seguida, o ensaio de Rossifer-Rachor et al. (2009) nas savanas australianas demonstrou que a gramínea está mais propensa a adquirir nitrogênio na forma amoniacal em detrimento ao nitrato, promovendo um estímulo à amonificação e possivelmente inibindo a nitrificação. Tendo em vista que o nitrato pode ser facilmente lixiviado durante a estação chuvosa, tal estratégia reduz as perdas de N no solo, beneficiando *A. gayanus* devido à sua alta absorção de amônio. Como efeito, a espécie pode investir mais recursos na produção de raízes e brotos, tendo apresentado maior acúmulo de biomassa em relação às espécies nativas, produzindo até quatro vezes mais biomassa radicular (ROSSIFER-RACHOR et al.; 2009).

Como conclusão, o sucesso das gramíneas africanas no Cerrado pode ser explicado pelo seu uso eficiente de recursos, assim como as estratégias de aquisição e conservação de nutrientes (Quadro 3), possibilitando o seu estabelecimento em solos pobres e intemperizados (LANNES et al., 2020a; NARDOTO et al., 2006; RODOVALHO, 2016; ROSSIFER-RACHOR et al., 2009). Para o manejo de áreas invadidas, é importante que gestores levem em consideração que espécies invasoras e naturalizadas são limitadas por diferentes nutrientes (LANNES et al., 2020a).

Quadro 3 – Gramíneas exóticas e estratégias associadas à disponibilidade nutricional.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Limitação por Fósforo (P)	Limitação por Fósforo (P)	Limitação por Boro (B)	Limitação por Boro (B)
Uso eficiente de recursos	Uso eficiente de recursos	-	Uso eficiente de recursos
Inibição da nitrificação	Modificações na ciclagem de nutrientes	-	Modificações na ciclagem de nutrientes
Promoção da fosfatase ácida	Associação com microrganismos	-	Inibição da nitrificação
Associação com microrganismos	-	-	-

Fonte: Autor (2023).

5.4 DISPONIBILIDADE HÍDRICA

No mundo todo, ecossistemas e comunidades vegetais estão suscetíveis à ação do clima e sazonalidade, entretanto, em savanas tropicais, tal dinâmica tende a ser ainda mais demarcada, existindo a estação seca e a estação chuvosa (CIANCIARUSO; BATALHA, 2008; MALHEIROS, 2016; WALKER; NOY-MEIER, 1982). Em decorrência disso, muitas plantas nativas apresentam estratégias para garantir sua sobrevivência, incluindo adaptações no âmbito morfológico, fenológico e reprodutivo (MALHEIROS, 2016).

Durante a estação seca, ocorrida nos meses de maio a setembro, as elevadas temperaturas diurnas, associadas à baixa umidade relativa, acarretam em elevada demanda evaporativa e, conseqüentemente, redução na disponibilidade de água nas camadas superiores do perfil de solo (GOLDSTEIN et al., 2008; VIEIRA; ANDRADE GALVÃO; BARROS, 2019). Ainda, eventos de fogo podem intensificar o efeito da seca, acarretando na remoção da biomassa aérea e em maior incidência da radiação solar, o que pode diminuir a disponibilidade de água no solo (MEDINA; SILVA, 1991; SILVA; KLINK, 2001). Tendo em vista que o regime hídrico está associado à regeneração da vegetação pós-fogo, tem sido observada correlação positiva entre a seca e a degradação ambiental, evidenciando a importância do regime hídrico na dinâmica de regeneração do Cerrado (LOPES DOS SANTOS, 2021).

Sabe-se que as fitofisionomias do Cerrado estão intimamente ligadas com fenômenos climáticos e a disponibilidade de água (MALHEIROS, 2016; RIBEIRO, 2015). Por exemplo, fatores hidrológicos, como retenção de água e distribuição granulométrica, têm sido relatados como determinantes para as fitofisionomias do Cerrado *latu sensu*, havendo predomínio de formações florestais em condições de maior disponibilidade hídrica, e formações savânicas em condições de menor disponibilidade (JUHÁSZ et al., 2006; MARIMON JÚNIOR; HARIDASAN, 2005; RIBEIRO, 2015; ROSSI et al., 2005; RUGGIERO et al., 2002; TOPPA, 2004). Além disso, as gramíneas típicas de formações savânicas tendem a apresentar alta capacidade competitiva, o que pode acarretar em uma redução na umidade do solo e, conseqüentemente, reduzir o recrutamento de espécies arbóreas (VIEIRA; ANDRADE GALVÃO; BARROS, 2019).

A importância do regime hídrico também é percebida ao se comparar campos limpos úmidos e savanas, tendo sido observado que os períodos de alagamento

podem afetar negativamente espécies gramíneas africanas, como *Urochloa decumbens* e *M. minutiflora*, favorecendo a abundância de espécies nativas gramíneas e herbáceas (XAVIER et al., 2021). De maneira semelhante, ao avaliar os efeitos do alagamento sobre o desenvolvimento de gramíneas nativas e exóticas, Xavier, Leite e Silva-Matos (2016) observaram que nenhuma das espécies estudadas foi encontrada em áreas submetidas a alagamentos prolongados (8 a 12 meses), sendo menos comuns em alagamentos de 4 a 8 meses, e abundantemente encontradas em áreas de savana onde não havia períodos de alagamento. Além disso, as duas espécies exóticas invasoras de maior impacto apresentaram resultados contrastantes: enquanto *U. decumbens* apresentou melhor desempenho nas áreas que apresentaram melhor drenagem e/ou lençol freático mais profundo, *M. minutiflora* tolerou períodos temporários de alagamento, o que possivelmente ocorra devido à promoção de mudanças físicas e químicas em seu sistema radicular (XAVIER; LEITE; SILVA-MATOS, 2016). Vale citar que além do regime hídrico, outros atributos do solo como inclinação e elevação, podem influenciar diretamente na distribuição de água e, conseqüentemente, no tipo de vegetação dominante (SMITH et al., 1995; NOY-MEIER, 1973 apud WITWICKI; MUNSON; THOMAS, 2016).

Em relação às adaptações da vegetação, há evidências de que as raízes possuam um mecanismo capaz de detectar déficit hídrico, acarretando no envio de um sinal químico (ácido abscísico - ABA) para a parte aérea e permitindo que a planta adote algumas estratégias antes mesmo de as folhas exibirem os primeiros sintomas de estresse hídrico (MATTOS et al., 2005; SALAH; TARDIEU, 1997; ZHANG; DAVIES, 1990). Embora não existam estudos no Cerrado abordando os efeitos do ABA como mensageiro químico, há estudos demonstrando sua influência em diferentes plantas da família Poaceae, como *Achnatherum inebrians* (Hance) Keng e *Zea mays* L., o que poderia ser um indicativo de sua importância para outros indivíduos do mesmo grupo, como as gramíneas exóticas *U. decumbens* e *M. minutiflora* (CUI et al., 2022; SALAH; TARDIEU, 1997; ZHANG; DAVIES, 1990).

Dentre os efeitos induzidos pelo ABA, há a promoção do fechamento estomático e regulamento da parede celular, possibilitando a conservação da água e inibindo a expansão celular, beneficiando a manutenção das funções vitais mesmo em condições de estresse hídrico (NEUMANN, 1995; SILVA et al., 2003). Associado a isto, algumas espécies podem recorrer ao repouso vegetativo, reduzindo sua área foliar através da abscisão e, conseqüentemente, a perda de água pela transpiração,

forneendo uma proteoão contra a dessecao (MALHEIROS, 2016; MARTINS et al., 2015; NIINEMETS; FLECK, 2002; SILVA; KLINK, 2001). Um exemplo disto é o ensaio de Baruch e Fernández (1993) nas savanas venezuelanas, tendo sido observado que *Hyparrhenia rufa* pode recorrer à associao de mecanismos de evasão e de tolerância ao estresse hídrico, como por exemplo, o controle estomático, controle da transpiração, consumo econômico de água e senescência foliar. Por outro lado, Guenni, Baruch e Marín (2002, 2004) observaram que *U. decumbens* tende a concentrar a maior parte de sua biomassa radicular nas camadas superiores do solo, o que, associado à sua elevada taxa de crescimento e transpiração, poderia acarretar em um rápido esgotamento de água nestas porções do solo. Entretanto, semelhantemente à *Hyparrhenia rufa*, a espécie beneficia-se da associao de diferentes estratégias, como um rápido fechamento estomático, associado a um controle osmótico eficiente, o que permite a conservao da água nos tecidos vegetais (GUENNI; BARUCH; MARÍN, 2004).

Outro ensaio que aborda tal dinâmica é o estudo de Petroni (2021) com as gramíneas exóticas *Urochloa decumbens* e *Melinis repens*, tendo sido observado correlao positiva entre o aumento da biodiversidade e a umidade do solo, o que poderia ser explicado pelo efeito da complementaridade de nicho no uso de água. Tal estratégia consiste-se no enraizamento em porções diferentes do solo, permitindo que diferentes espécies consigam adquirir água e, conseqüentemente, podendo ser um mecanismo intensificador de invasões biológicas (CEULEMANS et al. 2017; PETRONI, 2021). Além disso, de maneira complementar, *U. decumbens* pode apresentar associações com fungos micorrízicos, proporcionando um aumento ainda maior da zona de depleção da raiz e, conseqüentemente, otimizando a aquisio de água de camadas mais profundas (AL-KARAKI; MCMICHAEL; ZAK, 2004; LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019; PETRONI, 2021; VIEIRA JÚNIOR et al., 2020).

Outro aspecto influenciado pelo regime hídrico é a dispersão de sementes. Isto ocorre em função da baixa disponibilidade de água no solo consistir no principal fator limitante à sobrevivência e crescimento de plântulas (ESCOBAR et al., 2018). Diante disso, ao avaliar o efeito do regime hídrico sobre os padrões de dispersão e chuva de sementes em campos limpos úmidos e savanas, Xavier et al. (2021) observaram que enquanto espécies nativas tendem a dispersar sementes ao longo da estação chuvosa, espécies exóticas podem apresentar padrões distintos. Neste estudo, a dispersão de sementes da gramínea invasora *M. minutiflora* ocorreu durante a estação

seca, enquanto *U. decumbens* apresentou um período mais longo de dispersão, indo do meio da estação úmida até o meio da estação seca (XAVIER et al., 2021). Tendo em vista que a estação seca tende a apresentar ar rarefeito e menor umidade relativa, e que *M. minutiflora* possui sementes pequenas, a estratégia da gramínea invasora parece estar associada com o transporte de sementes pelo vento para distâncias mais longas (AIRES; SATO; MIRANDA, 2014; MALHEIROS, 2016; XAVIER et al., 2021). Além disso, a espécie também apresenta dormência física, dispondo sua germinação logo no início da estação úmida, quando as condições ambientais são mais favoráveis e há menor dispersão de espécies nativas (XAVIER et al., 2021).

Em síntese, as gramíneas africanas apresentam características que garantem sua sobrevivência durante a estação seca, como o fechamento estomático e o controle osmótico (Quadro 4) (BARUCH; FERNÁNDEZ, 1993; NEUMANN, 1995; SILVA et al., 2003). Além disso, ressalta-se que a gramínea invasora *Urochloa decumbens* se beneficia de múltiplas estratégias, apresentando um sistema radicular profundo, uso da complementaridade de nicho e associações com fungos micorrízicos, o que permite que a espécie explore o solo de maneira mais eficiente e, conseqüentemente, consiga adquirir água de camadas mais profundas (GUENNI; BARUCH; MARÍN, 2004; LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019; PETRONI, 2021).

Quadro 4 – Gramíneas africanas e estratégias associadas à disponibilidade hídrica.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Fechamento estomático	Fechamento estomático	Fechamento estomático	Fechamento estomático
Dispersão de sementes durante estação úmida e seca	Dispersão de sementes durante a estação seca	Controle osmótico	-
Sistema radicular profundo	-	-	-
Uso da complementaridade de nicho	-	-	-
Associação com fungos micorrízicos	-	-	-

Fonte: Autor (2023).

6 FILTROS BIÓTICOS

6.1 GERMINABILIDADE

No Cerrado, o sucesso de muitas espécies gramíneas invasoras tem sido atribuído à maior pressão de propágulo (LOCKWOOD; CASSEY; BLACKBURN, 2005; PYŠEK et al. 2015). Tal medida associa o número de indivíduos introduzidos ao número de tentativas de sua introdução, sendo que quanto maior a pressão de propágulo, maior será a possibilidade de a espécie encontrar ambientes favoráveis ao seu desenvolvimento (COLAUTTI; GRIGOROVICH; MACISAAC, 2006; LOCKWOOD; CASSEY; BLACKBURN, 2005). Vale ressaltar, no entanto, que muitas invasões podem ser limitadas pela distância a que as espécies conseguem atingir (MULLER-LANDAU et al., 2002; XAVIER et al., 2021). Neste sentido, fatores reprodutivos, como maior produção de sementes, maior eficiência de dispersão e maior capacidade de germinação, têm sido responsáveis por reduzir tais limitações, favorecendo eventos de invasões biológicas (D'ANTONIO; LEVINE; THOMSEN, 2001; KLINK, 1996; LLORET et al., 2005; MULLER-LANDAU et al., 2002; PYŠEK et al., 2015; REJMÁNEK, 1996).

O banco de sementes é um dos elementos primordiais para o manejo, conservação e recuperação de áreas naturais, atuando como uma carga genética potencial para a comunidade vegetal (DAIREL; FIDELIS, 2020; FREITAS; PIVELLO, 2005). Além de contar com sementes de espécies já pertencentes à comunidade vegetal, também pode abrigar sementes de plantas ausentes na comunidade, constituindo uma fonte potencial de diversidade (FREITAS; PIVELLO, 2005).

As principais espécies invasoras presentes no Cerrado tendem a apresentar alta capacidade reprodutiva, mantendo uma alta densidade de sementes no solo e, por consequência, modificando a dinâmica do banco de sementes da área (DAIREL, 2018; ZAIDAN; CARREIRA, 2008). Por exemplo, enquanto áreas não-invadidas podem apresentar um banco de sementes que varia de 80 a 140 sementes m^{-2} , após a invasão, tal densidade pode atingir 800 a 3700 sementes m^{-2} (ANDRADE; MIRANDA, 2014; IKEDA et al., 2008; MARINHO; MIRANDA, 2013; MARTINS et al., 2008; SALAZAR; GOLDSTEIN, 2014). Além disso, embora espécies gramíneas nativas apresentem produção elevada de sementes, muitas destas são inviáveis e/ou sem embrião, acarretando em baixa porcentagem de germinação (AIRES, 2013;

CARMONA; MARTINS; FÁVERO, 1999; DAIREL, 2018; RAMOS et al., 2016; WRIGHT; ZUUR; CHAN, 2014). Associado a isto, há uma carência de informações sobre a germinação de espécies gramíneas nativas, dificultando o manejo destas frente a introdução de espécies exóticas mais competitivas (ZAIDAN; CARREIRA, 2008).

Como observado por Rezende (2021), embora seja instintivo esperar que grupos similares, como gramíneas invasoras e naturalizadas, apresentem respostas semelhantes durante a germinação, tais resultados são altamente variáveis e espécie-específicos. Dentre as gramíneas invasoras, *Melinis minutiflora* apresenta diferentes características associadas à germinação que favorecem o seu estabelecimento (AIRES, 2013). Por exemplo, a espécie possui elevada produção de sementes, podendo variar de 200 a 280 kg ha⁻¹, sendo que um quilograma pode conter de 13 a 15 milhões de sementes (AIRES, 2013; MARTINS, 2006). As sementes apresentam tamanho reduzido, variando de 1,5 a 2,5 mm de comprimento, o que facilita sua dispersão pelo vento (AIRES, 2013; FILGUEIRAS, 1990; FREITAS; PIVELLO, 2005). Além disso, as sementes também podem apresentar dormência variável de acordo com as condições ambientais e estações do ano (MUSSO et al., 2014). Enquanto Freitas e Pivello (2005) observaram dormência até um mês após a colheita das sementes, Carmona e Martins (2010a) observaram dormência após quatro meses de colheita. Tal mecanismo parece estar associado à manutenção do banco de sementes e atraso na germinação até que as condições ambientais sejam favoráveis, propiciando a sua sobrevivência a longo prazo (BASKIN; BASKIN, 2004).

M. minutiflora também apresenta elevada porcentagem de germinação, superior a 80%, além de uma viabilidade na faixa de 76%, podendo aumentar dependendo do tipo de armazenamento, o que pode ser um indicativo de maturação após a colheita (REDRUP, 1965 apud FREITAS; PIVELLO, 2005). Segundo Carmona e Martins (2010b), as sementes também podem ser classificadas como de “vida longa”, tendo sido observado taxas de germinação de 40%, mesmo após serem submetidas a 8 anos de armazenamento. Quando comparado aos padrões reprodutivos de outras espécies exóticas, como *Urochloa decumbens*, *Melinis minutiflora* tende a apresentar maior potencial de germinação (CARMONA; MARTINS, 2010b). Em contrapartida, estudos de Rezende (2021) no noroeste paulista divergem de tais resultados, tendo sido observado baixa porcentagem de germinação para a *M. minutiflora*. Embora isso possa ser explicado pela dormência fisiológica típica de

algumas estações do ano, tais resultados também levantam algumas questões acerca da menor presença e do menor impacto da espécie no noroeste paulista, quando comparado ao Planalto Central Brasileiro (REZENDE, 2021).

De maneira semelhante, *Urochloa decumbens* apresenta intensa produção de sementes, o que associado à sua rápida emergência, poderia explicar a sua dominância no Cerrado brasileiro (DANTAS-JÚNIOR; MUSSO; MIRANDA, 2018). Assim como outras espécies de mesmo gênero, *U. decumbens* apresenta dormência fisiológica, sendo que a germinação pode ser estimulada através de variações na temperatura ambiental, bastante comuns durante a ocorrência de eventos de fogo (GORGONE-BARBOSA et al., 2016; WHITEMAN; MENDRA, 1982). Há evidências, no entanto, de que as sementes permaneçam viáveis por um curto período, o que poderia ser um indicativo de que a espécie não produz um banco de sementes permanente (DANTAS-JÚNIOR; MUSSO; MIRANDA, 2018). Ao invés disso, *U. decumbens* aparenta recorrer ao seu rápido estabelecimento vegetativo, proporcionando a cobertura da área e consequente inibição na germinação de espécies nativas, decorrente do sombreamento (LOCH, 1977 apud DANTAS-JÚNIOR; MUSSO; MIRANDA, 2018). Além disso, a espécie também pode apresentar substâncias alelopáticas em diferentes partes da planta, incluindo as sementes, havendo evidências de inibição da germinação de outras espécies exóticas invasoras, como *Melinis minutiflora* (BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008).

Ao avaliar a germinação de diferentes espécies gramíneas, Silva e Lannes (2021) observaram que a gramínea exótica naturalizada *Hyparrhenia rufa* pode apresentar elevadas taxas de germinação em ambientes não-fertilizados, comportamento também observado na gramínea exótica invasora *Urochloa decumbens*. Além de explicar a elevada disseminação da espécie em áreas naturais de Cerrado, isto também sinaliza possível efeito invasor da espécie. Ainda, destaca-se que *H. rufa* não é capaz de formar um banco de sementes persistente, entretanto, isto pode ser contornado através de sua rápida germinação (DAUBENMIRE, 1972; PAREDES et al., 2018).

Embora informações sobre a germinação de *Andropogon gayanus* ainda sejam bastante escassas, sabe-se que a espécie pode apresentar elevada produção de sementes, superiores a 244 mil sementes por planta por ano (FLORES; SETTERFIELD; DOUGLAS, 2005). Associado a isto, suas sementes apresentam elevada viabilidade e uma porcentagem de germinação bastante mutável, variando de

10 a 80%, possivelmente devido à dormência das sementes (BEBAWI; CAMPBELL; MAYER, 2018). Especula-se que isso seja uma estratégia de sobrevivência da espécie, uma vez que muitas espécies de Cerrado tendem a emitir sementes no final da estação úmida e, a partir do momento em que a germinação seja distribuída em diferentes eventos, maiores serão as chances de que as sementes encontrem condições ideais para o seu estabelecimento (BEBAWI; CAMPBELL; MAYER, 2018). Em relação à longevidade, as sementes de *A. gayanus* são descritas como de curto tempo, havendo indícios de que apenas 1% das sementes sobrevivem no banco de sementes após 2 anos e meio (BEBAWI; CAMPBELL; MAYER, 2018).

Dessa forma, as gramíneas africanas estudadas tendem a apresentar elevado potencial reprodutivo, e, em muitos casos, podem superar as gramíneas nativas (Quadro 5) (DANTAS-JÚNIOR; MUSSO; MIRANDA, 2018; DAIREL; FIDELIS, 2020; FLORES; SETTERFIELD; DOUGLAS, 2005; FREITAS; PIVELLO, 2005). Para o manejo adequado de áreas invadidas, é importante que os gestores levem em consideração os aspectos associados à parte aérea (como o período de emissão e dispersão de sementes, por exemplo), mas também a dinâmica do banco de sementes (DAIREL; FIDELIS, 2020).

Quadro 5 – Gramíneas africanas e estratégias associadas à germinação.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Elevada produção de sementes	Elevada produção de sementes	Elevada porcentagem de germinação	Elevada produção de sementes
Elevada porcentagem de germinação	Elevada porcentagem de germinação	Banco de sementes pouco persistente	Porcentagem de germinação variável
Banco de sementes pouco persistente	Banco de sementes persistente	-	Banco de sementes pouco persistente
Liberação de substâncias alelopáticas	Dispersão de sementes através do vento	-	Emissão de sementes em diferentes eventos

Fonte: Autor (2023).

6.2 FACILITAÇÃO

Em comunidades vegetais, plantas estão constantemente interagindo entre si, sendo que tais interações podem apresentar caráter negativo (competição) ou positivo (facilitação) (CALLAWAY, 2007; CARVALHO, 2007). Sabe-se que tanto a facilitação, quanto a competição podem ocorrer de maneira simultânea, entretanto, o saldo das interações é altamente dependente do contexto (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; CALLAWAY, 2007; CARVALHO, 2007). Desde a década de 90, pesquisadores concentraram-se em estudar interações negativas, entretanto, estudos mais recentes enfatizam a importância das interações positivas como mecanismo-chave para a estruturação de comunidades vegetais (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; CALLAWAY, 1995; CASTANHO, 2012; PATERNO, 2013).

A facilitação pode ser definida como o processo no qual uma espécie aumenta a disponibilidade de recursos que são essenciais ao crescimento da espécie beneficiada, aumentando sua performance e/ou criando condições para que esta consiga persistir no ambiente (HOLMGREN; SCHEFFER; HUSTON, 1997; ZÉLÉ et al., 2018). Um exemplo clássico de facilitação direta é a formação de “ilhas de fertilidade”, acarretando em um ambiente mais favorável ao desenvolvimento de espécies menos tolerantes à baixa disponibilidade nutricional (PATERNO, 2013; PUGNAIRE et al., 1996). Por outro lado, a facilitação também pode ocorrer de maneira indireta, através de mecanismos como liberação de competidores compartilhados e resistência associativa (CALLAWAY et al., 2005; LEVINE, 1999; XIAO; MICHALET, 2013).

Segundo previsto pela Hipótese do Gradiente de Estresse (*Stress-gradient hypothesis* – SGH), o balanço entre a competição e a facilitação tende a variar de acordo com as condições ambientais, havendo predomínio da facilitação em comunidades submetidas a estresses físicos; e competição em ambientes menos estressantes (BERTNESS; CALLAWAY, 1994). Tal interação tem sido bastante registrada em climas áridos, semiáridos e tropicais, uma vez que aspectos como baixa disponibilidade hídrica e elevada temperatura do solo podem impor grandes empecilhos ao desenvolvimento das plantas (FLORES; JURADO, 2003; FRANCO; NOBEL, 1998; MEIADO, 2008; PATERNO, 2013; VALIENTE-BANUET et al., 1991).

Nos últimos anos, a facilitação tem sido reconhecida mecanismo impulsionador de invasões biológicas, existindo evidências de espécies nativas facilitando o

estabelecimento de espécies exóticas invasoras (LANNES et al., 2020a; LEITE; LANNES, 2020; RODRÍGUEZ-BURITICÁ; MIRITI, 2009; SIMBERLOFF; VON HOLLE, 1999; ZARNETSKE et al. 2013). Entretanto, como previsto pela Hipótese do Colapso Invasivo (*Invasional Meltdown Hypothesis* - IMH), há também o caso de espécies exóticas unindo forças e estabelecendo relações positivas entre si, de modo que uma invasão primária possa impulsionar invasões secundárias (SIMBERLOFF; VON HOLLE, 1999). Isso ocorre porque algumas espécies exóticas podem promover modificações em processos ecossistêmicos, visando garantir sua sobrevivência, mas também facilitando outras espécies exóticas, sendo que tais efeitos podem persistir mesmo após a remoção da espécie invasora primária (CHIARI, 2018). Por exemplo, há evidências de que algumas espécies exóticas podem intensificar a ocorrência de eventos de perturbação, promovendo uma eliminação da cobertura vegetal e/ou aumento na disponibilidade de recursos, o que pode facilitar indiretamente o estabelecimento de outras espécies exóticas (CHIARI, 2018; DAVIS; GRIME; THOMPSON, 2000; D'ANTONIO, 1993).

No Cerrado, há poucos estudos abordando o efeito da facilitação no sucesso de gramíneas exóticas, entretanto, um exemplo disto é o ensaio de Zenni et al. (2020) avaliando a co-ocorrência das gramíneas invasoras *U. decumbens* e *M. minutiflora*, tendo sido observado sinergismos para a invasão em áreas onde havia presença de ambas as espécies. Entretanto, ao contrário da Hipótese do Colapso Invasivo, que prevê o predomínio de interações positivas entre as espécies exóticas, neste estudo foi observado predomínio de interações negativas, prejudicando o seu desempenho individual, mas não o impacto sob a comunidade nativa (KUEBBING; NUÑEZ, 2016; LENDA et al., 2019; SIMBERLOFF; VON HOLLE, 1999; ZENNI et al., 2020).

Por outro lado, ao avaliar a importância da facilitação de gramíneas exóticas por gramíneas nativas, Leite e Lannes (2020) observamos que as gramíneas exóticas mais agressivas apresentaram resultados contrastantes. *Urochloa decumbens* obteve maior incremento de biomassa em associação com a espécie leguminosa *Crotalaria breviflora*, decorrente da fixação biológica de nitrogênio mediada pela leguminosa em associação às bactérias diazotróficas. Já *Melinis minutiflora* se beneficiou da associação com indivíduos de mesma espécie, o que poderia ser um indicativo de facilitação intraespecífica. No entanto, espécies exóticas em estágio de naturalização, como *Melinis repens*, *Digitaria insularis* e *Hyparrhenia rufa* não se mostraram

beneficiadas em qualquer das combinações com espécies nativas (LEITE; LANNES, 2020).

Assim, estes estudos sinalizam que as interações facilitativas podem ser importantes para o estabelecimento de espécies exóticas no Cerrado (LANNES et al., 2020a). Tendo em vista que *Melinis minutiflora* pode ser beneficiada pela facilitação intraespecífica (Quadro 6), gestores devem mover esforços no sentido de erradicar os indivíduos presentes (LEITE; LANNES, 2020). Já para *Urochloa decumbens*, onde ocorre a facilitação por plantas leguminosas, recomenda-se que medidas de manejo levem em consideração o histórico da área e a composição da comunidade vegetal (LEITE; LANNES, 2020). Por fim, destaca-se também a importância da inclusão das gramíneas exóticas *Hyparrhenia rufa* e *Andropogon gayanus* em estudos abordando interações facilitativas.

Quadro 6 – Gramíneas africanas e estratégias associadas à facilitação.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Facilitação por espécies nativas (plantas leguminosas - FBN)	Facilitação por indivíduos de mesma espécie (facilitação intraespecífica)	Não é facilitada por espécies nativas	Sem registros de facilitação na literatura
Sinergismos para a invasão (<i>U. decumbens</i> e <i>M. minutiflora</i>)	Sinergismos para a invasão (<i>U. decumbens</i> e <i>M. minutiflora</i>)	-	-

Fonte: Autor (2023).

6.3 COMUNIDADE MICROBIANA

Nos diferentes ecossistemas, a comunidade microbiana apresenta importante papel na estruturação e manutenção de comunidades vegetais (DAWSON; SCHRAMA, 2016). Plantas e microrganismos nativos tendem a possuir uma relação íntima, decorrente da co-evolução que sofreram, entretanto, isto pode ser interrompido quando o ambiente é invadido (VAN DER PUTTEN; KLIRONOMOS; WARDLE, 2007). Tendo em vista que plantas exóticas podem levar a modificações em processos ecossistêmicos, como o ciclo do nitrogênio, ciclo do carbono e a decomposição, alguns estudos sinalizam que invasões biológicas podem acarretar em alterações na comunidade microbiana, levando a um legado de invasão (CHIARI, 2018; LEE et al., 2017; MALACRINÒ et al., 2020; MALINICH; LYNN-BELL; KOURTEV, 2017; PIPER et al., 2015; WOLFSDORF, 2020).

Além disso, há indícios de que plantas exóticas podem interagir de maneira diferente com a comunidade microbiana, o que frequentemente corrobora com a invasão (DAWSON; SCHRAMA, 2016). Por exemplo, Klironomos (2002) e Mitchell e Power (2003) observaram que algumas espécies exóticas invasoras tendem a possuir menos microrganismos patogênicos, resultando em um *feedback* neutro ou positivo para a invasão. De maneira complementar, a meta-análise de Kulmatiski et al. (2008) corrobora com esses estudos, sinalizando que espécies exóticas invasoras tendem a sofrer menos efeitos negativos da comunidade microbiana.

No solo, os fungos são responsáveis por atuar em diferentes processos, como a agregação de partículas, decomposição de resíduos orgânicos, mineralização de nutrientes, degradação de compostos xenobióticos e poluentes, controle e supressão de patógenos radiculares e estabelecimento de relações simbióticas (KASCHUK; ALBERTON; HUNGRIA, 2010; LINDERMAN, 1992; MONTEIRO, 2012; NEWSHAM; FITTER; WATKINSON, 1995). No que diz respeito às relações simbióticas, as micorrizas consistem em associações de fungos do solo com raízes de plantas superiores, sendo tal relação estabelecida a partir do momento que o fungo penetra no sistema radicular, invadindo o córtex via inter ou intracelular e estabelece relações tróficas (ANTONIOLLI; KAMINSKI, 1991). Como efeito, suas hifas externas proporcionarão uma extensão do sistema radicular, permitindo explorar um maior volume de solo e, conseqüentemente, otimizando a absorção de água e nutrientes, o que é bastante benéfico em solos com baixo nível de fósforo assimilável, como é o

caso do Cerrado (CHU; DIEKMANN, 2002; MIRANDA, 2012). Em decorrência de tais benefícios, as micorrizas têm sido descritas há pelo menos 50 anos como um dos agentes responsáveis pela manutenção dos ecossistemas (VAN DER HEIJDEN et al., 1998).

De maneira simplificada, as micorrizas podem ser classificadas em ectomicorrizas, abrigando as espécies de fungos que colonizam o córtex de maneira superficial, apresentando maior dominância na superfície externa da raiz; e endomicorrizas, incluindo as espécies que se desenvolvem essencialmente no córtex, colonizando este de maneira intra e intercelular (MIRANDA, 2012). Enquanto a ectomizorriza apresenta relevância para espécies arbóreas em regiões temperadas, a micorriza arbuscular, uma forma particular de endomicorriza, apresenta ampla distribuição, estando presentes desde regiões árticas até os trópicos (MIRANDA, 2012).

Em ambientes tropicais, como o Cerrado, onde os solos tendem a apresentar deficiência nutricional (sobretudo de fósforo) e alto grau de intemperismo, os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) consistem na associação mais comum entre fungos e plantas (ADÁMOLI et al., 1987; MELLO, 2019; RESENDE et al., 2011; STEIDINGER et al., 2019). Em tais ambientes, a ocorrência dos FMAs pode ser influenciada por uma série de fatores, como aeração do solo, disponibilidade nutricional, armazenamento de água e perturbação; além de aspectos inerentes à planta hospedeira e ao fungo (MIRANDA, 2012; STADDON et al., 2003; TRISTÃO; ANDRADE; SILVEIRA, 2006). Por exemplo, em ambientes perturbados e essencialmente hostis, a ocorrência de algumas espécies pode ser limitada, enquanto outras podem adotar diferentes estratégias de sobrevivência, como o aumento na produção de propágulos, por exemplo (OEHL et al., 2010; SCHNOOR et al., 2010; SYLVIA; JARSTFER, 1992).

Tendo em vista que 82% das plantas que apresentam comportamento invasor também estabelecem associações com fungos micorrízicos, isto pode ser um indicativo de que estes organismos possam contribuir para invasões biológicas (DICKIE; BENNETT; BURROWS, 2014; WANG; QIU, 2006). Vale ressaltar, no entanto, que os efeitos podem ser altamente específicos, existindo um grau de seletividade entre os FMAs e a planta hospedeira, o que sugere a necessidade de investigar tais efeitos a um nível de espécie (BRUNDRETT; 2002; CALDEIRA;

CHAVES; ZAMBOLIM, 1983; MARSCHNER, 1995; ZARATE QUIROGA; SANCHEZ DE PRAGER; BARRIOS; 2009).

A gramínea invasora *Urochloa decumbens* é relatada como uma espécie altamente responsiva à inoculação de fungos micorrízicos (BAPTISTELLA et al., 2020; CARNEIRO et al., 1995; LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019; MOTTA et al., 2017; SMITH; READ, 2008). Além disso, conforme observamos, a espécie pode se beneficiar dos FMAs para se estabelecer em áreas degradadas e perturbadas, apresentando maiores taxas de colonização micorrízica do que espécies exóticas naturalizadas, como *Melinis repens* (LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019). Estudos de Lannes et al. (2020a) com gramíneas exóticas invasoras (*Urochloa decumbens* e *Melinis minutiflora*) e nativas (*Saccharum asperum* e *Setaria poiretiana*) sinalizam que as quatro espécies estavam associadas a FMAs, embora a abundância dos microrganismos não tenha sido avaliada. Em um experimento em vaso, Petroni (2021) observou correlação positiva entre o aumento na diversidade de plantas e a colonização micorrízica tanto da gramínea exótica invasora *U. decumbens*, quanto da exótica naturalizada *M. repens*.

Além disso, Chiari (2018) observou efeito do legado de *Pinus spp.*, prejudicando o desenvolvimento de espécies nativas e, indiretamente beneficiando gramíneas exóticas, como *Melinis minutiflora*. De modo geral, o efeito do legado tem sido descrito como a persistência do impacto de determinada espécie mesmo após a sua remoção, o que também inclui alterações na comunidade microbiana (CHIARI, 2018; CUDDINGTON, 2011). *Pinus spp.* tem sido reconhecida como uma espécie geradora de legados, o que decorre do fato desta aumentar a acidez do solo e reduzir a disponibilidade de nutrientes nas camadas superficiais do solo, levando a alterações nos processos de mineralização e na diversidade de micróbios (CHIARI, 2018). Neste sentido, ao estabelecer interações simbióticas com FMAs, a espécie arbórea pode beneficiar *Melinis minutiflora*, a qual compartilha da mesma associação (CHIARI, 2018).

Além das associações com fungos, não é incomum a ocorrência de associações com bactérias, sendo as Acidobactérias e Proteobactérias os grupos mais comuns nas fitofisionomias do Cerrado (SILVA, 2012). Araújo et al. (2012) observaram que o filo Acidobacteria esteve presente tanto nas formações florestais, como as matas de galeria e o cerrado denso, quanto em formações herbáceo-arbustivas, como os campos sujos e o cerrado *sensu stricto*. Tal grupo apresenta

elevada adaptabilidade e diversidade genética, estando presente também em tundras e ambientes desérticos (EICHORST; KUSKE; SCHMIDT, 2011; KALAM et al., 2020; SILVA, 2012). Há indícios de que tais bactérias sejam tolerantes aos solos distróficos e às variações na disponibilidade hídrica típicas do Cerrado, além de atuarem no ciclo do nitrogênio (SILVA, 2012; WARD et al., 2009). Vale ressaltar, no entanto, que suas funções ecossistêmicas ainda não são bem compreendidas, uma vez que este consiste de um grupo de difícil cultivo em laboratório (KALAM et al., 2020; SILVA, 2012). De maneira semelhante, o grupo das Proteobactérias também apresenta ampla distribuição em áreas de Cerrado, sobretudo nas fisionomias mais abertas, como o Cerrado *sensu stricto* e o Cerradão (PROCÓPIO; BARRETO, 2021; SILVA, 2012). Tal filo tem sido descrito como um grupo altamente diverso, tanto do ponto de vista morfológico, quanto fisiológico, existindo diferentes estratégias para aquisição de energia, como os metabolismos quimiolitotrófico, quimiorganotrófico e fototrófico (CANHOS et al., 1997; SILVA, 2012). Dentre os indivíduos do grupo, tem sido relatado que a bactéria *Azospirillum brasilense* pode estar presente tanto em áreas naturais, quanto em áreas antropizadas, podendo contribuir com a adição de nitrogênio mediante conversão do Azoto (N_2 atmosférico) em outras substâncias passíveis de assimilação (DOMINGUES DUARTE, 2020; NUNES; RAIMONDI; NIEDWIESKI, 2003; PROCÓPIO; BARRETO, 2021; REIS et al., 2000). A bactéria também pode melhorar a absorção de outros nutrientes, como o fósforo; além de contribuir para o estímulo à produção de hormônios de crescimento, como as auxinas, citocininas e giberelinas (DOMINGUES DUARTE, 2020; REIS JÚNIOR; MENDES; HUNGRIA, 2018).

Até o momento, estudos avaliando o efeito de *Azospirillum spp.* têm se concentrado nas grandes culturas de interesse agrícola e, em menor grau, em espécies gramíneas utilizadas como plantas forrageiras (FERNANDES, 2016), entretanto, estudos abordando tal relação em áreas naturais ainda são escassos. Sabe-se que a gramínea exótica invasora *Urochloa decumbens* pode ser fortemente beneficiada pela bactéria, obtendo aumento no número de perfilhos, produção de matéria seca e aumento no sistema radicular (FERNANDES, 2016; HUNGRIA, 2011; OKUMURA et al., 2013; SOUZA, 2016). De maneira semelhante, Peng (2006) identificou a presença de diferentes bactérias do gênero *Azospirillum* em amostras de raízes de *Melinis minutiflora*, indicando que a espécie também pode se beneficiar da fixação de nitrogênio mediada pela bactéria.

Outro estudo que demonstra a influência da comunidade bacteriana no estabelecimento de espécies exóticas é o ensaio de Silva (2012). Primeiramente, ao comparar a gramínea nativa *Echinolaena inflexa* e a gramínea exótica *Melinis minutiflora*, foram observadas diferenças quanto às propriedades físicas e químicas da rizosfera, tendo *M. minutiflora* acarretado em maior acúmulo de nutrientes e maior retenção de solo no sistema radicular (SILVA, 2012). Embora tal efeito na disponibilidade nutricional possa ser resultado da sua exploração eficiente de recursos, também poderia ser efeito da comunidade bacteriana presente na rizosfera (BARUCH; GÓMEZ, 1996; SILVA, 2012). Além disso, quando comparado à parcela controle (sem gramíneas), ambas as espécies levaram à diferenciação da comunidade bacteriana, tanto nas parcelas de monocultura, quanto em associação, o que possivelmente seja influência da quantidade, qualidade e tipo de exsudato liberado pelas raízes (BAUDOIN; BENIZRI; GUCKERT, 2001; SILVA, 2012). Tendo em vista que os padrões de diferenciação de ambas espécies persistiram tanto na estação seca, quanto na estação chuvosa, isto pode ser um indicativo de que as espécies possam provocar efeitos prolongados (SILVA, 2012). Por fim, o ensaio também evidencia que *M. minutiflora* pode provocar alterações em diferentes parâmetros químicos do solo, tendo se beneficiado da comunidade bacteriana tanto em contextos de monocultura, quanto em interação com a gramínea nativa *E. inflexa* (SILVA, 2012).

Em suma, é evidente a importância da comunidade microbiana no estabelecimento de gramíneas exóticas no Cerrado. *Urochloa decumbens* demonstra interações com múltiplos microrganismos, como os fungos micorrízicos e as proteobactérias (Quadro 7), o que pode favorecer o seu estabelecimento em solos com baixa disponibilidade nutricional (FERNANDES, 2016; LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019; LANNES et al., 2020a). Além disso, a espécie pode se beneficiar fortemente destas associações para se estabelecer em áreas degradadas, como são as áreas de empréstimo (LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019). Adicionalmente, destaca-se a necessidade de inclusão das gramíneas *Hyparrhenia rufa* e *Andropogon gayanus* nos estudos abordando a influência da comunidade microbiana.

Quadro 7 – Gramíneas africanas e estratégias associadas à comunidade microbiana.

<i>Urochloa decumbens</i>	<i>Melinis minutiflora</i>	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Andropogon gayanus</i>
Alta responsividade à inoculação de FMAs	Registro de associações com FMAs (embora não quantificado)	Sem registros na literatura	Sem registros na literatura
Elevada colonização micorrízica em áreas de empréstimo	-	-	-
Associação com Proteobactérias (<i>Azospirillum spp.</i>)	-	-	-

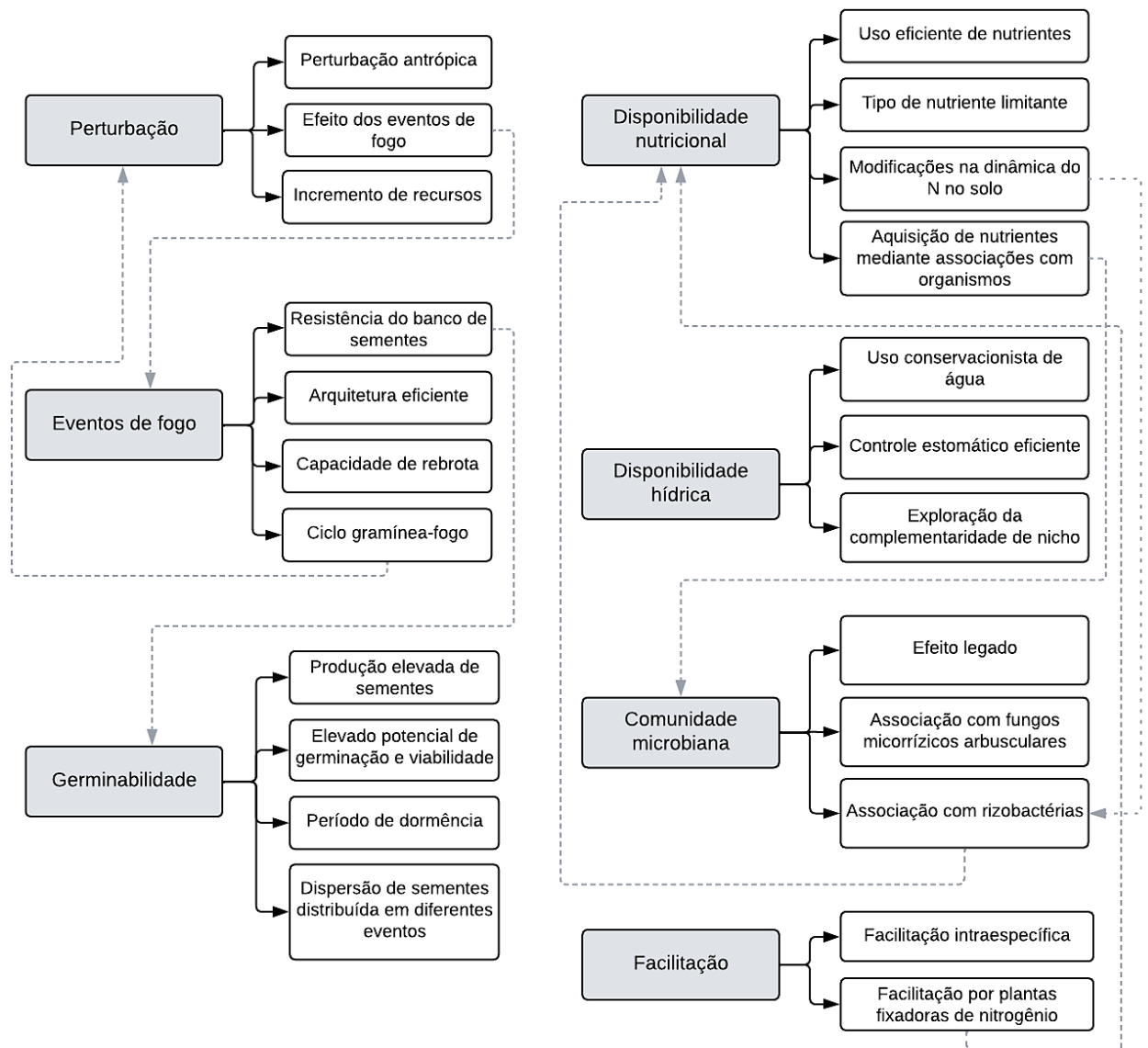
Fonte: Autor (2023).

7 CONCLUSÃO

De modo geral, o sucesso das gramíneas exóticas no Cerrado brasileiro pode ser explicado pela associação de diferentes estratégias (Figura 2). *Urochloa decumbens*, notavelmente uma das gramíneas invasoras de maior impacto, destaca-se pelo uso eficiente de recursos, capacidade de regeneração pós fogo e pela adaptação a ambientes altamente degradados e perturbados, formando coberturas densas e inibindo o crescimento de outras espécies. Além disso, a gramínea invasora também pode se beneficiar de associações com outros organismos, como os fungos micorrízicos arbusculares, rizobactérias e plantas que se associam à bactérias fixadoras de Azoto (N_2 atmosférico). De maneira semelhante, *Melinis minutiflora* também apresenta diferentes estratégias, destacando-se por provocar mudanças em processos ecossistêmicos, como a dinâmica do fogo, da ciclagem de nitrogênio e da comunidade microbiana, além de se beneficiar de um crescimento vigoroso e uma elevada capacidade reprodutiva.

Por fim, em relação às gramíneas naturalizadas *Hyparrhenia rufa* e *Andropogon gayanus*, ambas se destacam pela tolerância ao fogo, capacidade de regeneração e eficiência reprodutiva. Além disso, de maneira semelhante ao observado para *M. minutiflora*, *A. gayanus* também pode modificar a ciclagem do nitrogênio, absorvendo o nutriente de maneira mais eficiente. Embora tais espécies não sejam motivo de preocupação, em decorrência de não apresentarem comportamento invasor, o fato destas apresentarem estratégias semelhantes a gramíneas invasoras, como *M. minutiflora*, pode sinalizar futura tendência à invasão.

Figura 2 – Mapa conceitual sintetizando diferentes estratégias utilizadas por gramíneas exóticas.



Fonte: Autor (2023)

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHÃO, A. et al. Convergence of a specialized root trait in plants from nutrient-impooverished soils: phosphorus-acquisition strategy in a nonmycorrhizal cactus. **Oecologia**, v. 176, n. 2, p. 345-355, 2014.
- ABRAHÃO, A. et al. Vellozioid roots allow for habitat specialization among rock- and soil-dwelling Velloziaceae in campos rupestres. **Functional Ecology**, v. 34, n. 2, p. 442-457, 2020.
- ADÂMOLI, J. et al. Caracterização da região dos cerrados. In: GOEDERT, W. J. (Ed.). **Solos dos cerrados: tecnologias e estratégias de manejo**. [Planaltina: Embrapa-CPAC] São Paulo: Nobel, 1987. P. 33-98.
- AHEMAD, M. et al. Biological importance of phosphorus and phosphate solubilizing microbes — an overview. In: KHAN, M. S.; ZAID, A. (eds.). **Phosphate Solubilising Microbes for Crop Improvement**. New York: Nova Science Publishers Inc, 2009, p. 1-14.
- ALHO, C.J.R. & MARTINS, E.S. (eds.), 1995. **De grão em grão, o Cerrado perde espaço**. Cerrado: impactos do processo de ocupação. Brasília: Fundo Mundial para a Natureza – WWF & Sociedade de Pesquisas Ecológicas do Cerrado - PRÓ-CER, 66p.
- AIRES, F. S. et al. Queimadas em áreas de Cerrado invadido por capim gordura (*Melinis minutiflora* Beauv.) no Parque Nacional de Brasília", Brasília, DF. **Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil**. Meio digital. Caxambu, MG, 2007.
- AIRES, S. S. **Seleção de gramíneas nativas do Cerrado para uso no manejo de *Melinis minutiflora*: competição entre *Melinis minutiflora* e *Paspalum stellatum***. 2013. 100 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília, 2013.
- AIRES, S. S.; SATO, M. N.; MIRANDA, H. S. Seed characterization and direct sowing of native grass species as a management tool. **Grass Forage Sci.**, v. 69, p. 470-478, 2014.
- AL-KARAKI, G.; MCMICHAEL, B.; ZAK, J. Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. **Mycorrhiza**, v. 14, p. 263-269, 2004.
- ANDRADE, L. A. Z.; MIRANDA, H. S. The dynamics of the soil seed bank after a fire event in a woody savanna in central Brazil. **Plant Ecol.**, v. 215, p. 1199-1209, 2014.
- ANTONIOLLI, Z. I.; KAMINSKI, J. Micorrizas. **Ciência Rural**, v. 21, n. 3, p. 441-455, 1991.
- ARAÚJO, J. F. et al. Characterization of soil bacterial assemblies in Brazilian savanna-like vegetation reveals Acidobacteria dominance. **Microbial Ecology**, v. 64, n. 3, p. 760-770, 2012.
- ASSIS, G. B. de. **Invasão do campo cerrado por braquiária (*Urochloa decumbens*): perdas de diversidade e técnicas de restauração**. 132 f. 2017. Tese

(Doutorado) — Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, 2017.

AULD, T. D.; DENHAM, A. J. How much seed remains in the soil after a fire? **Plant Ecol.**, v. 187, p. 15-24, 2006.

BAIER, S. L.; BERGSTRAND, J. H. The growth of world trade: tariffs, transport costs, and income similarity. **J. Int. Econ.**, v. 53, p. 1-27, 2001.

BAPTISTELLA, J. L. C. et al. Urochloa in Tropical Agroecosystems. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 4, e119, 2020.

BARBOSA, E. G. **Eficiência do manejo no controle de duas espécies de gramíneas invasoras em Cerrados Paulistas**. 2009. 83 f. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, 2009.

BARBOSA, E. G.; PIVELLO, V. R; MEIRELLES, S. T. Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian cerrados. **Braz. Arch. Biol. Tecnol.**, v. 51, n.4, p.835-831, 2008.

BARUCH, Z. Ecophysiological Aspects of the Invasion by African Grasses and Their Impact on Biodiversity and Function of Neotropical Savannas. In: SOLBRIG, O.T., MEDINA, E., SILVA, J.F. (eds). **Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes**. Ecological Studies, v. 121, 1996 Springer, Berlin, Heidelberg.

BARUCH, Z.; BILBAO, B. Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C4 grasses in a Neotropical savanna. **Oecologia**, v. 119, p. 510-520, 1999.

BARUCH, Z.; FERNÁNDEZ, D. S. Water relations of native and introduced C4 grasses in a neotropical savanna. **Oecologia**, v. 96, n. 2, p. 179-185, 1993.

BARUCH, Z.; GÓMEZ, J. Dynamics of energy and nutrient concentration and construction cost in a native and two alien C4 grasses from two neotropical savannas. **Plant and Soil**, v. 181, p. 175-184, 1996.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. A classification system for seed dormancy. **Seed Sci. Res.**, v. 14, p. 1-16, 2004.

BATISTA, C. B. **Situação da gramínea *Melinis minutiflora* P. Beauv. (Capim Gordura) na mata do paraíso, Viçosa, MG**. 2014. 41f. Monografia (Graduação em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2014.

BAUDOIN, E.; BENIZRI, E.; GUCKERT, A. Metabolic fingerprint of microbial communities from distinct maize rhizosphere compartments. **European Journal of Soil Biology**, v. 37, n. 2, p. 85-93, 2001.

BEBAWI, F. F.; CAMPBELL, S. D.; MAYER, R. J. Gamba grass (*Andropogon gayanus* Kunth.) seed persistence and germination temperature tolerance. **Rangel. J.**, v. 40, n. 5, n.p., 2018.

- BECKSTEAD, J.; AUGSPURGER, C. K. An experimental test of resistance to cheatgrass invasion: limiting resources at different life stages. **Biol. Invasions**, v. 6, p. 417-432, 2004.
- BENNETT, A. E.; THOMSEN, M.; STRAUSS, S. Y. Multiple mechanisms enable invasive species to suppress native species. **Am. J. Bot.**, v. 98, n. 7, p. 1086–1094, 2011.
- BERARDI, A. **Effects of the African grass *Melinis minutiflora* on the plant community composition and the fire characteristics of a central Brazilian savanna**. Thesis (Master of Science) – University of London, London, 1994.
- BERTNESS, M.; CALLAWAY, R. M. Positive interactions in communities. **Trends Ecol. Evol.**, v. 9, p. 191-193, 1994.
- BILBAO, B.; MEDINA, E. Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture grass. **J. Biogeogr.**, v. 17, p. 421-425, 1990.
- BIONDI, D.; PEDROSA-MACEDO, J. H. Plantas invasoras encontradas na área urbana de Curitiba (PR). **Floresta**, v. 38, n. 1, p. 129-144, 2008.
- BLACKBURN, T. M. et al. A proposed unified framework for biological invasions. **Ecol. Evol.**, v. 26, p. 333-339, 2011.
- BLEVINS, D. G.; LUKASZEWSKI, K. M. Boron in plant structure and function. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, v. 49, n. 1, p. 481-500, 1998.
- BODDEY, R. M.; VICTORIA, R. L. Estimation of biological nitrogen fixation associated with *Brachiaria* and *Paspalum* grasses using ¹⁵N labelled organic matter and fertilizer. **Plant Soil**, v. 90, p. 265-292, 1986.
- BOND, W. J.; MIDGLEY, J. J. Fire and the angiosperm revolutions. **Int. J. Plant Sci.**, v. 173, p. 569-583, 2012.
- BRADSHAW, C. J. A. et al. Threat or invasive status in legumes is related to opposite extremes of the same ecological and life-history attributes. **J. Ecol.**, v. 96, p. 869-883, 2008.
- BREDEMEIER, C.; MUNDSTOCK, C. D. Regulação da absorção e assimilação do nitrogênio nas plantas. **Ciência Rural**, v. 30, n. 2, p. 365-372, 2000.
- BRESSAN, A. C. G. **Respostas de espécies nativas do Cerrado a diferentes concentrações de alumínio (Al)**. 2018. 82 p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2018.
- BROKAW, N. V. L. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. S. (eds.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. San Diego: Academic Press, 1985. p. 53-69.
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **J. Biogeogr.**, v. 41, n. 1, p. 8-22, 2014.

BRUNDRETT, M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. **New Phytologist**, v. 154, n. 2, p. 275-304, 2002.

BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends Ecol. Evol.**, v. 18, p. 119-125, 2003.

BURKE, M. J. W.; GRIME, J. P. An experimental study of plant community invasibility. **Ecology, Tempe**, v. 77, n. 3, p. 776 – 790, 1996.

BUSTAMANTE, M. M. C.; NARDOTO, G. B.; MARTINELLI, L. A. Aspectos comparativos de ciclaje de nutrientes entre bosques amazónicos de terra firme y sabanas tropicales (Cerrado brasileiro). In: CABRERA, H.M. (Ed.). **Fisiologia Ecológica en Plantas: mecanismos e respuestas a Estrés en los ecosistemas**. Chile: EUV Valparaíso, p.189-205, 2004.

BUSTAMANTE, M. M. C. et al. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 655-671, 2012a.

BUSTAMANTE, M. M. C. et al. Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). **Plant Ecology**, v. 213, n. 5, p. 795–808, 2012b.

BYUN, C., S; DE BLOIS, S.; BRISSON, J. Interactions between abiotic constraint, propagule pressure, and biotic resistance regulate plant invasion. **Oecologia**, v. 178, p. 285-296, 2015.

CALDEIRA, S. F.; CHAVES, G. M.; ZAMBOLIM, L. Associação de micorriza vesicular-arbuscular com café, limão-rosa e capim-gordura. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 18, n. 3, p. 223-228, 1983.

CALLAWAY, R. M. Positive interactions among plants. **Botanical Review**, v. 61, p. 306-349, 1995.

CALLAWAY, R. M. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. **Ecology**, v. 86, p. 1856–1862, 2005.

CALLAWAY, R. M. Positive interactions and interdependence in plant communities. **Springer**, Dordrecht, NL, 2007.

CAMPOS, J. B. A fragmentação de ecossistemas, efeitos decorrentes e corredores de biodiversidade. In: CAMPOS, J. B.; TOSSULINO, M. G. P.; MÜLLER, C. R. C. (org.). **Unidades de Conservação: Ações para a valorização da biodiversidade**. Curitiba: IAP, 2006. p. 165-173.

CANHAM, C. D.; MARKS, P. L. The response of woody plants to disturbance: pattern of establishment and growth. In: PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. S. (ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Academic Press Inc, New York, p.197-216, 1985.

CANHOS, V. P. et al. Diversidade no domínio bactéria. In: JOLY, C. A.; BICUDO, C. E. M. (orgs.). **Biodiversidade do estado de São Paulo, Brasil: síntese do**

conhecimento ao final do século XX. 1 Microorganismos & Vírus. São Paulo: FAPESP, 1997. p.1-13.

CARBONI, M. et al. What it takes to invade grassland ecosystems: Traits, introduction history and filtering processes. **Ecol. Lett.**, v. 19, n. 3, p. 219-229, 2016.

CARMONA, R.; MARTINS, C. R.; FÁVERO, A. P. Características de sementes de gramíneas nativas do cerrado. **Pesqui. Agropecu. Bras.**, v. 34, p. 1067- 1074, 1999.

CARMONA, R.; MARTINS, C. R. Qualidade física, viabilidade e dormência de sementes recém-colhidas de capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.). **ver. Bras. Sementes**, v. 32, n. 1, p. 77-82, 2010a.

CARMONA, R.; MARTINS, C. R. Dormência e armazenabilidade de sementes de capim-gordurver **Rev. Bras. Sementes**, v. 32, n. 4, p. 71-79, 2010b.

CARNEIRO, M. A. C et al. Limitação nutricional e efeito do pré-cultivo do solo com *Brachiaria decumbens* e da inoculação com *Glomus etunicatum* no crescimento de mudas de espécies arbóreas em solo degradado. **Ciência e Prática**, v.19, n.3, p.281-288, 1995.

CARVALHO, L. M. et al. Disturbance influences the outcome of plant-soil biota interactions in the invasive *Acacia longifolia* and in native species. **Oikos**, v. 119, p. 1172-1180, 2010.

CARVALHO, R. A. et. al. Competição, facilitação ou teoria neutra? Um estudo das interações e de sua importância na estrutura de uma comunidade vegetal em regeneração. **Rev. Bio. Neotrop.**, v. 4, n. 2, p. 117-123, 2007.

CASTANHO, C. T. **Facilitação entre plantas e suas implicações para a dinâmica e restauração de restingas**. 2012. 178 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

CASTRO-DÍEZ, P. et al. Effects of widespread non-native trees on regulating ecosystem services. **Sci. Total Environ.**, v. 778, 146141, 2021.

CATFORD, J. A. et al. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: implications for species richness and management. **Perspect. Plant Ecol. Evol. Systemat.**, v. 14, p. 231-241, 2012.

CEULEMANS, T. et al. Phosphorus resource partitioning shapes phosphorus acquisition and plant species abundance in grasslands. **Nature Plants**, v. 3, 16224, 2017.

CHAPIN, F. S.; MATSON, P. A.; VITOUSEK, P. M. **Principles of terrestrial ecosystem ecology**. Springer-Verlag, 2 ed., New York. 529p. 2011.

CHARLES-DOMINIQUE, T. et al. Steal the light: shade vs fire adapted vegetation in forest-savanna mosaics. **New Phytologist**, v. 218, n. 4, p. 1419-1429, 2018.

CHIARI, G. L. **A presença de *Pinus spp.* torna o ambiente mais susceptível à invasão?** 68 p. 2018. Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Rio Claro, 2018.

CHU, E. Y.; DIEKMANN, U. **Efeitos de usos alternativos do solo sobre a população de fungos micorrízicos arbusculares na Amazônia.** Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2002. 20 p. (Embrapa Amazônia Oriental. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 16)

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A. A year in a Cerrado wet grassland: a non-seasonal island in a seasonal savanna environment. **Braz. J. Biol.**, v. 68, p. 495-501, 2008.

COLAUTTI, R. I., GRIGOROVICH, I. A.; MACISAAC, H. J. Propagule pressure: a null model for biological invasions. **Biological Invasions**, v. 8, p. 1023-1037, 2006.

COLAUTTI, R. I., MACISAAC, H. J. A neutral terminology to define invasive species. **Divers. Distrib.**, v. 10, n. 2, p. 135-141, 2004.

COLLI, G. R.; VIEIRA, C. R.; DIANESE, J. C. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodivers. Conserv.**, v. 29, n. 5, p. 1465-1475, 2020.

COLLINS, B. S.; DUNNE, K. P.; PICKETT S. T. A. Responses of forest herbs to canopy gaps. In Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics.** Academic Press Inc, New York, p.217-234, 1985.

CONNELL, J. H. Diversity in tropical rain forests and corals - high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. **Science**, v. 199, p. 1302-1310, 1978.

COSTA, N. A. **Efeito do corte em diferentes períodos e idades de crescimento sobre a produção de matéria seca, eliminação de meristemas apicais, desenvolvimento do sistema radicular e vigor da rebrota do capim andropogon (*Andropogon gayanus*, Kunth, var. *bisquamulatus*).** 1982. 64 p. Dissertação (Mestrado em Nutrição Animal e Pastagens) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1982.

COURCHAMP, F. et al. Invasion biology: specific problems and possible solutions. **Trends Ecol. Evol.**, v. 32, n. 1, p. 13-22, 2017.

COUTINHO, L. M. **Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado.** 1976. 173 f. Tese (Doutorado em Ecologia Vegetal) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1976.

COUTINHO, L. M. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. In: GOLDAMMER, J. G (ed.). **Fire in the Tropical Biota.** Berlin: Springer-Verlag, 1990. p. 82-105.

CRANDALL, R. M; KNIGHT, T. M. Role of multiple invasion mechanisms and their interaction in regulating the population dynamics of an exotic tree. **J. Appl. Ecol.**, v. 55, n. 2, p. 885-894, 2018.

CROTEAU, E. K. Causes and Consequences of Dispersal in Plants and Animals. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, 2010.

CUDDINGTON, K. Legacy Effects: The Persistent Impact of Ecological Interactions. **Biological Theory**, v. 6, n. 3, p. 203-210, 2011.

CUI, X. et al. Absciscic Acid May Play a Critical Role in the Moderating Effect of *Epichloë* Endophyte on *Achnatherum inebrians* under Drought Stress. **J. Fungi**, v. 8, n. 11, 1140, 2022.

CUSATIS, A. C. **Diagnóstico de taludes rodoviários revegetados naturalmente na região de Viçosa, MG**. 2001. 83 p. Tese (Doutorado), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa/MG, 2001.

D'ANTONIO, C. M.; VITOUSEK, P. M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 23, p. 63-87, 1992.

D'ANTONIO, C. M. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. **Ecology**, v. 74, p. 83-95, 1993.

D'ANTONIO, C.; LEVINE, J.; THOMSEN, M. Ecosystem resistance to invasion and the role of propagule supply: a California perspective. **J. Mediterr. Ecol.**, v. 2, p. 233-246, 2001.

DAIREL, M. C. **Dinâmica do banco de sementes e germinação de gramíneas nativas e invasoras do Cerrado**. 75 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro, 2018.

DAIREL, M.; FIDELIS, A. The presence of invasive grasses affects the soil seed bank composition and dynamics of both invaded and non-invaded areas of open savannas. **Journal of Environmental Management**, v. 276, 111291, 2020.

DAMASCENO, G. et al. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. **Biol. Invasions**, v. 20, p. 3621-3629, 2018.

DAMASCENO, G.; FIDELIS, A. Abundance of invasive grasses is dependent on fire regime and climatic conditions in tropical savannas. **J. Environ. Manage.**, v. 271, 111016, 2020.

DANTAS-JÚNIOR, A. B.; MUSSO, C.; MIRANDA, H. S. Seed longevity and seedling emergence rate of *Urochloa decumbens* as influenced by sowing depth in a Cerrado soil. **Grass and Forage Science**, v. 73, n. 3, p. 811-814, 2008.

DARWIN, C. **The voyage of the Beagle**. [s.l.]: Forgotten Books. 1. ed. 1839.

DAUBENMIRE, R. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Nees) in derived savanna in North-Western Costa Rica. **Journal of Applied Ecology**, v. 9, p. 11-23, 1972.

DAVIS, M. A. **Invasion Biology**. 1 ed. Oxford: Oxford University Press, 2009.

DAVIS, M. A.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. E. N. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **J. Ecol.**, v. 88, p. 528-534, 2000.

DAWSON, W.; SCHRAMA, M. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. **J. Ecol.**, v. 104, n. 5, p. 1211-1218, 2016.

DENSLOW J. S.; UOWOLO A. L.; HUGHES R. F. Limitations to seedling establishment in a mesic Hawaiian forest. **Oecologia**, v. 148, p. 118-28, 2006.

DIAS, L. C. C. et al. Influência das Atividades Antrópicas na Paisagem da Área de Proteção Ambiental Estadual do Rio Pandeiros, MG-Brasil. **Front.: J. Social Technol. Environ. Sci.**, v. 6, n. 2, 2017.

DICKIE, I. A.; BENNETT, B. M.; BURROWS, L. E. Conflicting values: ecosystem services and invasive tree management. **Biol. Invasions**, v. 16, n. 705, 2014.

DODONOV, P. **Avaliação da influência de borda em vegetação heterogênea com análise de padrão espacial**. 2015. 240 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2015.

DOMINGUES DUARTE, C. F. et al. *Azospirillum spp.* in grasses and forages. Review. **Rev. mex. de cienc. pecuarias**, v. 11, n. 1, p. 223-240, 2020.

DURIGAN, G. Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. **Flora**, v. 268, n. 151612, 2020.

DURIGAN, G.; MELO, A. C. G.; BREWER, J. S. The root to shoot ratio of trees from open- and closed-canopy cerrado in south-eastern Brazil. **Plant Ecology & Diversity**, v. 5, n. 3, p. 333-343, 2012.

EICHORST, S. A.; KUSKE, C. R.; SCHMIDT, T. M. Influence of plant polymers on the distribution and cultivation of bacteria in the phylum Acidobacteria. **Applied Environmental Microbiology**, v. 77, n. 2, p. 586-596, 2011.

EINLOFT, R. **Crescimento de gramíneas e leguminosas em substrato rico em manganês proveniente de área de empréstimo**. 1996. 67 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1996.

EITEN, G. Delimitação do conceito de Cerrado. **Arquivos do Jardim Botânico**, Rio de Janeiro, v 21, p. 125-134, 1997.

EL-BAROUGY, R. F. et al. The success of alien plants in an arid ecosystem: Structural equation modeling reveals hidden effects of soil resources. **Ecosphere**, v. 12, n. 12, e03893, 2021.

ELTON, C. S. **The Ecology of Invasions by Animals and Plants**. Chicago: The University of Chicago Press, 1958.

ESCOBAR, D. F. E. et al. Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. **Annals of Botany**, v. 121, n. 6, p. 1197-1209, 2018.

ESPÍNOLA, L. A.; FERREIRA JÚLIO JUNIOR, H. Espécies invasoras: conceitos, modelos e atributos. **INCI**, Caracas, v. 32, n. 9, p. 580-585, 2007.

FERNANDES, J. S. ***Azospirillum brasilense* e adubação nitrogenada na *Brachiaria decumbens***. 2016. 49 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, 2016.

FERREIRA, L. et al. Effects of animal manure upon growth of Cerrado plants. **Rev. Ibero-Am. Ciênc. Ambient.**, v.11, n.4, p.81-88, 2020.

FERREIRA, L. V. et al. The effect of exotic grass *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D.Webster (Poaceae) in the reduction of species richness and change of floristic composition of natural regeneration in the Floresta Nacional de Carajás, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 88, p. 589-597, 2016.

FIDELIS, A. et al. Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? **Flora**, v. 209, n. 1, p. 110-116, 2014.

FIDELIS, A. et al. From ashes to flowers: a savanna sedge initiates flowers 24 h after fire. **Ecology**, v. 100, n. 5, e02648, 2019.

FILGUEIRAS, T. S. Africanas no Brasil: gramíneas introduzidas da África. **Cadernos de Geociências**, v. 5, p. 57-63, 1990.

FINDLAY, R.; O'ROURKE, K. H. **Power and Plenty**: Trade, War, and the World Economy in the Second Millennium (Preface). 1 ed. Princeton: Princeton University Press, 2007.

FINE, P. V. A. The invasibility of tropical forests by exotic plants. **J. Trop. Ecol.**, v. 18, n. 5, p. 687-705, 2002.

FLORES, J.; JURADO, E. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? **Journal of Vegetation Science**, v. 14, p. 911-916, 2003.

FLORES, T. A.; SETTERFIELD, S. A.; DOUGLAS, M. M. Seedling recruitment of the exotic grass *Andropogon gayanus* (Poaceae) in Northern Australia. **Aust. J. Bot.**, v. 53, p. 243-249, 2005.

FRANCO, A. C.; NOBEL, P. S. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. **J. Ecol.**, v. 77, p. 870-886, 1989.

FREITAS, G. K. de; PIVELLO, V. R. A ameaça das gramíneas exóticas à biodiversidade. In: PIVELLO, V. R.; VARANDA, E. M. (ed.) **O cerrado Pé-de-Gigante: ecologia e conservação** - Parque Estadual de Vassununga. São Paulo: SMA, 2005. p. 234-247.

FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil resources and plant communities of the central Brazilian Cerrado and their development. **J. Biogeogr.**, v. 15, p. 97-108, 1988.

GARCIA et al. Can an invasive African grass affect carbon and nitrogen stocks in open habitats of the Brazilian Cerrado? **Flora**, v. 286, 151968, 2022.

GIROLDO, P. Z. **Efeito da época de queima em um campo sujo de Cerrado**. 2016. 75 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016.

GLENN-LEWIN, D. C.; MAAREL, E. V. D. Pattern and process of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, D. C.; PEET, R. K.; VEBLEN, T. T. (ed.). **Plant Succession: theory and prediction**, 1992. p. 11-59.

GOEDERT, W. J. Management of the Cerrado soils of Brazil: a review. **J. Soil Sci.**, v. 34, p. 405-428, 1983.

GOLDSTEIN, G. et al. Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. **Tree Physiol.**, v. 28, p. 395-404, 2008.

GOODLAND, R.; POLLARD, R. The Brazilian Cerrado Vegetation: A Fertility Gradient. **The Journal of Ecology**, v. 61, n. 1, 219-224, 1973.

GOODWIN, B. J.; MCALLISTER, A.; FAHRIG, L. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. **Conservation Biology**, v. 13, p. 422-426, 1999.

GORGONE-BARBOSA, E. et al. Disturbance as a factor in breaking dormancy and enhancing invasiveness of African grasses in a Neotropical Savanna. **Acta Bot. Brasilica**, v. 30, n. 1, p. 131-137, 2016.

GORGONE-BARBOSA, E. et al. Fire cues and germination of invasive and native grasses in the Cerrado. **Acta Bot. Brasilica**, v. 34, n. 1, p. 185-191, 2020.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Life in the Cerrado, a South American Tropical Seasonal Ecosystem: origin, structure, dynamics and plant use. England: Reta Verlag, 2006. 280 p.

GROVE, S.; PARKER, I. M.; HAUBENSAK, K. A. Persistence of a soil legacy following removal of a nitrogen-fixing invader. **Biological Invasions**, v. 17, n. 9, p. 2621-2631, 2015.

GUENNI, O.; BARUCH, Z.; MARÍN, D. Responses to drought of five *Brachiaria* species. I. Biomass production, leaf growth, root distribution, water use and forage quality. **Plant and Soil**, v. 243, n. 1, 229-241, 2002.

GUENNI, O.; BARUCH, Z.; MARÍN, D. Responses to drought of five *Brachiaria* species. II. Water relations and leaf gas exchange. **Plant and Soil**, v. 258, n. 1, p. 249-260, 2004.

HACKER, N. et al. Plant diversity shapes microbe-rhizosphere effects on P mobilization from organic matter in soil. **Ecol. Lett.**, v.18, p. 1356-1365, 2015.

HAMILTON, M. A et al. Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. **Ecol. Lett.**, v. 8, n. 10, p. 1066-1074, 2005.

HANLEY, M. E.; LAMONT, B. B. Heat pre-treatment and the germination of soil- and canopy-stored seeds of south-western australian species. **Acta Oecologica**, v. 21, p. 315-321, 2000.

HARIDASAN, M. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia**. v. 12, p. 54-64, 2000.

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Braz. J. Plant Physiol.**, v. 20, n. 3, p. 183-195, 2008.

HOBBS, R. J.; HUENNEKE, L. F. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. **Conserv. Biol.**, v. 6, p. 324–337, 1992.

HOFFMANN, W. A. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. **J. Appl. Ecol.**, v. 35, p. 422-433, 1998.

HOFMANN, G. S. et al. The Brazilian Cerrado is becoming hotter and drier. **Glob. Change Biol.**, v. 27, n. 17, p. 4060–4073, 2021.

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M. A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology**, v. 78, p. 1966-1975, 1997.

HUGHES, F.; VITOUSEK, P. M.; TUNISON, T. Alien grass invasion and fire in the seasonal submontane zone of Hawai'i. **Ecology**, v. 72, n. 2, p. 743-746, 1991.

HULME, P. E. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. **J. Appl. Ecol.**, v. 46, p. 10-18, 2009.

HULME, P. E.; BERNARD-VERDIER, M. Comparing traits of native and alien plants: Can we do better? **Functional Ecology**, v. 32, n. 1, p. 117-125, 2017.

HUMAIR, F. et al. E-commerce trade in invasive plants. **Conserv. Biol.**, v. 29, n. 6, p. 1658-1665, 2015.

HUNGRIA, M. **Inoculação com Azospirillum brasilense**: inovação em rendimento a baixo custo. Embrapa Soja – Documentos 325, 2011.

IANNONE, B. V. et al. Invasive Species Terminology: Standardizing for Stakeholder. Education. **J. Ext.**, v. 58, n. 3, 2021.

IKEDA, F. S. et al. Banco de sementes em cerrado *sensu stricto* sob queimada e sistemas de cultivo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, p. 667-67, 2008.

JENKINS, P. T. Free trade and exotic species introductions. **Conserv. Biol.**, v. 10, n. 1, p. 300-302, 1996.

JUHÁSZ, C. E. P. et al. Dinâmica físico-hídrica de uma topossequência de solos sob Savana Florestada (Cerradão) em Assis, SP. **Rev. Bras. Cienc. Solo**, v. 30, n. 1, p. 401-412, 2006.

KALAM, S. Recent Understanding of Soil Acidobacteria and Their Ecological Significance: A Critical Review. **Front. Microbiol.**, n. 11, 580024, 2020.

KASCHUK, G.; ALBERTON, O.; HUNGRIA, M. Three decades of soil microbial biomass studies in Brazilian ecosystems: Lessons learned about soil quality and indications for improving sustainability. **Soil Biol. Biochem.**, v. 42, p. 1-13, 2010.

KAUFFMAN, J. B.; CUMMINGS, D. L.; WARD, D. E. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. **J. Ecol.**, v. 82, p. 519-531, 1994.

KEELEY, J. E. et al. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. **Trends Plant Sci.**, v. 16, p. 406-411, 2011.

KEELEY, J. E. et al. **Fire in Mediterranean climate ecosystems: ecology, evolution and management**. Cambridge University Press, 515 p., 2012.

KENNEDY, T. A. et al. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. **Nature**, v. 417, p. 636-638, 2002.

KINLOCK, N. L.; MUNCH, S. B. Interaction network structure and spatial patterns influence invasiveness and invasibility in a stochastic model of plant communities. **Oikos**, v. 130, n. 11, p. 2040-2052, 2021.

KLINK, C. A.; JOLY, C. A. Identification and Distribution of C3 and C4 Grasses in Open and Shaded Habitats in Sao Paulo State, Brazil. **Biotropica**, v. 21, n. 1, p. 30-34, 1989.

KLINK, C. A. Germination and seedling establishment of two native and one invading African grass species in the Brazilian Cerrado. **J. Trop. Ecol.**, v. 12, p. 139-147, 1996.

KLINK, C. A., MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. In: **Megadiversidade: Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade no Brasil**. 1 ed. [s.l.]: Conservação Internacional Brasil, 2005. p. 147-155.

KLIRONOMOS, J. N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. **Nature**, v. 417, p. 67-70, 2002.

KOZOVITS, A. R. et al. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. **Functional Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1034-1043, 2007.

KUEBBING, S. E.; NUÑEZ, M. A. Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. **Nature Plants**, v. 2, 16134, 2016.

KUEFFER, C. Plant invasions in the Anthropocene. **Science**, v. 358, 6364, p. 724-725, 2017.

KULMATISKI, A. et al. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. **Ecol. Lett.**, v. 11, p. 980-992, 2008.

LANNES, L. S. et al. Native and alien herbaceous plants in the Brazilian Cerrado are (co-)limited by different nutrients. **Plant Soil**, v. 400, p. 231-243, 2016.

LANNES, L. S. et al. Species richness both impedes and promotes alien plant invasions in the Brazilian Cerrado. **Sci. Rep.**, v. 10, 11365, 2020a.

LANNES, L. S. et al. Boron application increases growth of Brazilian Cerrado grasses. **Ecol. Evol.**, v. 10, n. 3, p. 6364–6372, 2020b.

LARSON, C. D.; LEHNHOFF, E. A.; REW, L.J. A warmer and drier climate in the northern sagebrush biome does not promote cheatgrass invasion or change its response to fire. **Oecologia**, v. 185, p. 763-774, 2017.

LEE, M. R. et al. Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: a meta-analysis. **New Phytol.**, v. 213, p. 128–139, 2017.

LEFFLER, A. J. et al. A new perspective on trait differences between native and invasive exotic plants. **Ecology**, v. 95, p. 298-305, 2014.

LEITE, M. R.; CASSIOLATO, A. M. R.; LANNES, L. S. *Urochloa decumbens* Has Higher Mycorrhizal Colonization in Degraded than in Pristine Areas in the Brazilian Cerrado. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 4, e20190060, 2019.

LEITE, M. R.; LANNES, L. S. Facilitação ecológica contribui para invasões biológicas no cerrado? In: **Anais do XXXII Congresso de Iniciação Científica da Unesp**. Anais... São Paulo (SP), 2020. Disponível em: <<https://www.even3.com.br/anais/XXXIICICUNESP/285942-facilitacao-ecologica-contribui-para-invasoes-biologicas-no-cerrado>>. Acesso em: 11 out. 2022.

LENDI, M. et al. Multispecies invasion reduces the negative impact of single alien plant species on native flora. **Diversity and Distributions**, v. 25, p. 951-962, 2019.

LENOBLE, M. E. et al. Prevention of aluminium toxicity with supplemental boron. I. Maintenance of root elongation and cellular structure. **Plant Cell Environ.**, v. 19, p. 1132-1142, 1996.

LEVINE, J. M. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. **Ecology**, v. 80, p. 1762-1769, 1999.

LEVINE, J. M. et al. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. **Ecol. Lett.**, v. 7, p. 975-989, 2004.

LINDERMAN, R. G. Vesicular arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. In: BETHLENFALVAY, G. J.; LINDERMAN, R. G. (Ed.). **Mycorrhizae in sustainable agriculture**. Madison: American Society of Agronomy, 1992. p. 45-70.

LIRA-MARTINS, D. et al. Soil properties and geomorphic processes influence vegetation composition, structure, and function in the Cerrado Domain. **Plant and Soil**, v. 476, n. 1, p. 549–588, 2022.

LLORET, F. et al. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. **J. Ecol.**, v. 93, n. 3, p. 512-520, 2005.

LOCKWOOD, J. L.; CASSEY, P.; BLACKBURN, T. The role of propagule pressure in explaining species invasions. **Trends Ecol Evol.**, v. 20, n. 5, p. 223-228, 2005.

LOPES DOS SANTOS, G. et al. Degradation of the Brazilian Cerrado: Interactions with human disturbance and environmental variables. **Forest Ecology and Management**, v. 482, 118875, 11 p., 2021.

LOUW-GAUME, A. E. et al. A comparative study on plant growth and root plasticity responses of two *Brachiaria* forage grasses grown in nutrient solution at low and high phosphorus supply. **Plant Soil**, v. 328, p.155-164, 2010.

MACENA, F. et al. Clima do Bioma Cerrado. In: ALBUQUERQUE, A. C. S.; SILVA, A. G. da. **Agricultura Tropical: Quatro décadas de inovações tecnológicas, institucionais e políticas**. [s.l.]: Embrapa Informações Tecnológicas, 2008. p. 93-148.

MACHADO, R. B. et al. **Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro**. Conservação Internacional - Brasil, Brasília, 2004.

MAKI, K; GALATOWITSCH, S. Movement of invasive aquatic plants into Minnesota (USA) through horticultural trade. **Biol. Conserv.**, v. 118, p. 389–396, 2004.

MALACRINÒ, A. et al. Biological invasions alter environmental microbiomes: A meta-analysis. **PLoS ONE**, v. 15, n. 10, e0240996, 2020.

MALHEIROS, R. A influência da sazonalidade na dinâmica da vida no bioma Cerrado. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 19, p. 113-128, 2016.

MALINICH, E.; LYNN-BELL, N.; KOURTEV, P. S. The effect of the invasive *Elaeagnus umbellata* on soil microbial communities depends on proximity of soils to plants. **Ecosphere**, v. 8, n. 5, e01827, 2017.

MARACAHIPES, L. et al. Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado-Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. **Biota Neotrop.**, v. 11, n. 1, p. 133-141, 2011.

MARIMON JÚNIOR, B.H.; HARIDASAN, M. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste do Mato Grosso, Brasil. **Acta Bot. Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 913-926, 2005.

MARINHO, M. S.; MIRANDA, H. S. Efeito do fogo anual na mortalidade e no banco de sementes de *Andropogon gayanus* Kunth no Parque Nacional de Brasília/DF. **Biodivers. Bras.**, v. 3, p. 149-158, 2013.

MARTINS, C. R. **Caracterização e Manejo da Gramínea *Melinis minutiflora* P. Beauv. (capim-gordura): uma espécie invasora no Cerrado**. 2016. 145 f. Tese (Doutorado) - Universidade de Brasília, Brasília, 2006.

MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. London: Academic Press. 1995. p. 537-595.

MARTINS, A. C. F. et al. Capacidade adaptativa de espécies do cerrado utilizadas em áreas de recuperação ambiental. **Revista Árvore**, v.39, n.3, p.543-550, 2015.

MARTINS, S. V. et al. Banco de sementes como indicador de restauração de uma área degradada por mineração de caulim em Brás Pires, MG. **Rev. Árvore**, v. 32, p. 1081-1088, 2008.

MATIAS, R. A. M. et al. Nutritional supplementation required by native Cerrado species development, in nursery. **Acta Sci. Biol. Sci.**, v. 40, n. 1, 2018.

MATOS, D. M. S.; PIVELLO, V. R. O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres: alguns casos brasileiros. **Cien. Cult.**, v. 61, n. 1, p. 27-30, 2009.

MATTOS, J. L. S. et al. Crescimento de Espécies do Gênero *Brachiaria*, sob Déficit Hídrico, em Casa de Vegetação. **R. Bras. Zootec.**, v.34, n.3, p. 746-754, 2005.

MCDUGALL, K. L. et al. Running off the road: roadside non-native plants invading mountain vegetation. **Biological Invasions**, v. 20, p. 3461-3473, 2018.

MCNEELY, J. A. As the world gets smaller, the chances of invasion grow. **Euphytica**, v. 148, p. 5-15, 2006.

MEDINA, E.; SILVA, J. F. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. **J. Biogeogr.**, v. 17, p. 403-413, 1990.

MEIADO, M. V. **A planta facilitadora *Trischidium molle* (Benth.) H. E. Ireland (Leguminosae) e sua relação com a comunidade de plantas em ambiente semi-árido no nordeste do Brasil.** 2008. 85 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2008.

MELLO, T. R. B. **Efeitos a médio e longo prazo da adição de nutrientes em áreas de cerrado típico sobre a vegetação herbáceo-arbustiva e interações acima e abaixo do solo.** 2019. 114 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de Brasília, Brasília, 2019.

MENDONÇA, R. C. et al. Flora vascular do cerrado: Checklist com 12.356 espécies. In **Cerrado: ecologia e flora** (S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, ed.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p.417-1279, 2008.

MEYERSON, L. A.; MOONEY, H. A. Invasive alien species in an era of globalization. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, p. 199-208, 2007.

MILTON, S. J. Grasses as invasive alien plants in South Africa. **S. Afr. J. Sci.**, v. 100, p. 69-75, 2004.

MIRANDA, H. S. et al. The fire factor. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna.** Columbia University Press, 2002, p. 51-68.

MIRANDA, H. S. et al. Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. **Tropical Fire Ecology**, p. 427–450, 2009.

MIRANDA, H. S.; NETO, W. N.; NEVES, B. M. C. Caracterização das queimadas de Cerrado. In: MIRANDA, H. S. (org.). **Efeito do regime de fogo sobre a estrutura de comunidades do Cerrado**: Resultados do Projeto fogo. Brasília: IBAMA, 2010. p. 23-33.

MIRANDA, J. C. C. de. **Cerrado: Micorriza arbuscular, ocorrência e manejo**. 2 ed. Brasília: Embrapa Cerrados, 2012.

MISTRY, J. Fire in the Cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. **Prog. Phys. Geogr.**, v. 22, n. 4., p. 425-448, 1998.

MITCHELL, C. E.; POWER, A. G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. **Nature**, v. 421, p. 625–627, 2003.

MONTEIRO, M. C. P. **Identificação de fungos dos gêneros *Aspergillus* e *Penicillium* em solos preservados do cerrado**. 2012. 77 f. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

MORO, M. F. et al. Alienígenas na sala: o que fazer com espécies exóticas em trabalhos de taxonomia, florística e fitossociologia? **Acta Bot. Brasilica**, v. 26, n. 4, p. 991-999, 2012.

MOTTA, P. E. F. et al. *Urochloa decumbens* growth and P uptake as affected by long-term phosphate fertilization, mycorrhizal inoculation and historical land use in contrasting Oxisols of the Brazilian Cerrado. **Cienc. e Agrotecnologia**, v. 41, n. 2, p. 209-219, 2017.

MULLER-LANDAU, H. C. et al. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: LEVEY, D. J., SILVA, W. R. & GALETTI, M. (eds.). **Seed Dispersal and Frugivory**: Ecology, Evolution and Conservation. Wallingford: CABI Publishing, 2002. p. 35-53.

MUSSO, C. et al. Simulated post-fire temperature affects germination of native and invasive grasses in Cerrado (Brazilian savanna). **Plant Ecology and Diversity**, v. 8, n. 2, p. 219–227, 2014.

MUSSO, C. et al. *Andropogon gayanus* Kunth invasion in the Cerrado: from seed production to seedling establishment along roadsides. **Biological Invasions**, v. 21, p. 1683-1695, 2019.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

NARDOTO, G. B. et al. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, no. 2. 191-201, 2006.

NETO, M. J.; MALUF, A. C. D.; BOSCAINE, T. F. Plantas ruderais com potencial para uso alimentício. **Agroecol**: Seminário de Agroecologia da América do Sul, 2. 2016, Dourados, MS.

NEUMANN, P.M. The role of wall adjustment in plant resistance to water deficits. **Crop Science**, v.35, n.5, p.1258-1266, 1995.

NEWSHAM, K. K.; FITTER, A. H.; WATKINSON, A. R. Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. **Ecol. Evol.**, London, v. 10, n. 10, p. 407-411, 1995.

NI, M. et al. Invasion success and impacts depend on different characteristics in non-native plants. **Divers. Distrib.**, v. 27, n. 7, p. 1194-1207, 2021.

NIINEMETS, U.; FLECK, S. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia**, v.132, p. 21-33, 2002.

NORCINI, J. G. Native plants: An overview. Tampa: Florida Coop. Ext. Serv., Inst. Food Agr. Sci., Univ. Florida, 2006. ENH1045.

NUNES, F. S.; RAIMONDI, A. C.; NIEDWIESKI, A. C. Fixação de nitrogênio: estrutura, função e modelagem bioinorgânica das nitrogenases. **Químico Nov.**, v. 26, n. 6, p. 872-879, 2003.

OEHL, F. et al. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biol. Biochem.**, v. 42, n. 5, p. 724-738, 2010.

OKUMURA, R. S. et al. Azospirillum: A new and efficient alternative to biological nitrogen fixation in grasses. **J. Food Agric. Environ.**, v. 11, n. 1, p. 1142-1146, 2013.

OLIVEIRA, A. E. S. de; MACHADO, C. J. S. A experiência brasileira diante das espécies exóticas invasoras e a perspectiva de formulação de uma política pública nacional. **Cienc. Cult.**, São Paulo, v. 61, n. 1, p. 23-26, 2009.

OLIVEIRA, M. C. de; SILVA JÚNIOR, M. C. da; RIBEIRO, J. F. Perturbações e invasões biológicas: ameaças para a biodiversidade nativa? **Revista CEPPG**, v. 25, p. 166-183, 2011.

OLIVEIRA, P. A. et al. Impact of climate change on the potential distribution of native and invasive grasses in the Cerrado. **Floresta**, v. 50, n. 3, p. 1555-1564, 2020.

OLIVEIRA, R. S. et al Ecophysiology of *campos rupestres* plants. In FERNANDES, G. W. (Ed.). **Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil**. Switzerland: Springer International Publishing, 2016. p. 227-272.

OOI, M. K. J., et al. Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. **Ecol. Evol.**, v. 4, p. 656-71, 2014.

ORBÁN, I. et al. The role of disturbance in invasive plant establishment in a changing climate: insights from a drought experiment. **Biological Invasions**, v. 23, n. 6, p. 1877-1890, 2021.

PARKER, S. S.; SCHIMEL, J. P. Invasive grasses increase nitrogen availability in California grassland soils. **Invasive Plant Sci. Manag.**, v. 3, p. 40-47, 2010.

PAREDES, M. V. F. et al. Germination responses of native and invasive Cerrado grasses to simulated fire temperatures. **Plant Ecology & Diversity**, v. 11, n. 2, p. 193-203, 2018.

PASSARINHO, C. E. F. **Proteção e estabilização de taludes e áreas marginais com cobertura vegetal: estudo de caso no município de Belém-PA**. 2014. 40 p. Trabalho de Conclusão de Curso (Especialização *Latu Sensu* em Gestão Hídrica e Ambiental), Universidade Federal do Pará, Instituto de Geociências, Belém, 2014.

PATERNIO, G. B. C. **O papel das interações positivas entre plantas na regeneração de áreas degradadas na Caatinga**. 2013. 95 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia), Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2013.

PAUSAS, J. G. et al. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. **Ecology**, v. 85, p. 1085-1100, 2004.

PELLEGRINI, A. F. A. Nutrient limitation in tropical savannas across multiple scales and mechanisms. **Ecol.**, v. 97, n. 2, p. 313-324, 2016.

PENG, G. *Azospirillum melinis* sp. nov., a group of diazotrophs isolated from tropical molasses grass. **Int. J. Syst. Evol.**, v. 56, n. 6, p. 1263-1271, 2006.

PERRINGS, C. et al. How to manage biological invasions under globalization. **Trends Ecol. Evol.**, v. 20, n. 5, 212-215, 2005.

PETRONI, A. R. **Diversidade de espécies e umidade do solo como promotoras da atividade de fosfatase ácida e colonização micorrízica em espécies herbáceas de Cerrado**. 38 f. 2021. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, Ilha Solteira, 2021.

PILON, N. A. L. et al. Shade alters savanna grass layer structure and function along a gradient of canopy cover. **J. Veg. Sci.**, v. 32, n. 1, e12959, 2020.

PINHEIRO, E. da S.; DURIGAN, G. Diferenças florísticas e estruturais entre fitofisionomias do cerrado em Assis, SP, Brasil. **Rev. Árvore**, v. 36, n. 1, p. 181-193, 2012.

PIPER, C. L. et al. Smooth brome invasion increases rare soil bacterial species prevalence, bacterial species richness and evenness. **J. Ecol.**, v.103, p. 386-396, 2015.

PITELLI, R. A. O termo planta-daninha. **Planta Daninha**, v. 33, n. 3, p. 622-623, 2015.

PIVELLO, V. R. et al. Abundance and distribution of native and alien grasses in a "Cerrado" (Brazilian savanna) biological reserve. **Biotropica**, v. 31, p. 71-82, 1999a.

PIVELLO, V. R.; SHIDA, C. N.; MEIRELLES, S. T. Alien grasses in Brazilian savannas: a treat to the biodiversity. **Biodivers. Conserv.**, v. 8, ed. 9, p. 1281- 1294. 1999b.

- PIVELLO, V. R. The use of fire in Brazil: past and present. **Fire Ecology**, v. 7, p. 24-39, 2011.
- PRATES, H. T. et al. Atividade carrapaticida e composição química do óleo essencial do capim-gordura. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 28, n. 5, p. 621-625, 1993.
- PRESTON, C. D.; PEARMAN, D. A.; HALL, A. R. Archaeophytes in Britain. **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 145, p. 257-294, 2004.
- PROCÓPIO, L.; BARRETO, C. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. **Journal of Soils and Sediments**, v. 21, n. 6, p. 2327–2342, 2021.
- PUGNAIRE, F. I. et al. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. **Oikos**, v. 76, p. 455-464, 1996.
- PYŠEK, P. et al. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. **Taxon**, v. 53, n. 1, p. 131-143, 2004.
- PYŠEK, P.; RICHARDSON, D. M. The biogeography of naturalization in alien plants. **J. Biogeogr.**, v. 33, n. 12, p. 2040-2050, 2006.
- PYŠEK, P.; KRIVÁNEK, M.; JAROSÍK, V. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2734–2744, 2009.
- PYŠEK, P. et al. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time. **Ecology**, v. 96, p. 762-774, 2015.
- PYŠEK, P. et al. Naturalized alien flora of the world: Species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. **Preslia**, v. 89, p. 203-274, 2017.
- QUEIROZ, F. A. de. Impactos da sojicultura de exportação sobre a biodiversidade do Cerrado. **Sociedade & Natureza**, v. 21, n. 2, p. 193-209, 2009.
- RAHEL, F. J. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. **Freshwater Biology**, v. 52, n. 4, p. 696-710, 2007.
- RAMOS, D. M. et al. Seed tolerance to heating is better predicted by seed dormancy than by habitat type in Neotropical savanna grasses. **Int. J. Wildland Fire**, v. 25, p. 1273-1280, 2016.
- RAMOS-NETO, M. B.; PIVELLO, V. R. Lightning Fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking Management Strategies. **Environ. Manage.**, v. 26, n. 6, p. 675-684, 2000.
- RATTER J. A. et al. Observations on the forests of some mesotrophic soils in central Brazil. **Rev. Bras. Bot.**, v. 1, p. 47-58, 1978.
- RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Ann. Bot.**, v. 80, ed 3, p. 223-230, 1997.

RAZAQ, M. et al. Influence of nitrogen and phosphorous on the growth and root morphology of *Acer mono*. **PLoS ONE**, v. 12, n. 2, p. 1-13, 2017.

REICHARD, S. H.; WHITE, P. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States. **BioScience**, v. 51, p. 103-113, 2001.

REIS, V. M. et al. Biological dinitrogen fixation in gramineae and palm trees. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.19, p.227-247, 2000.

REIS JÚNIOR, F. B.; MENDES, I. C.; HUNGRIA, M. Fixação biológica de nitrogênio: fundamentos e aplicações. In: AZEVEDO, J. L.; PAMPHILE, J. A.; QUECINE-VERDI, M. C.; LACAVAL, P. T. (Orgs.). **Biotecnologia microbiana ambiental**. Maringá: EDUEM, 2018. p.125-152.

REJMÁNEK M. A Theory of seed plant invasiveness: the first sketch. **Biological Conservation**, v. 78, p. 171-181, 1996.

REJMÁNEK, M. et al. Ecology of invasive plants: state of the art. In: MOONEY, H. A.; et al. **Invasive alien species: a new synthesis**. Washington: Island Press, 2005. p. 104-161.

RESENDE, A. V.; FURTINI NETO, A. E. Aspectos relacionados ao manejo da adubação fosfatada em solos de Cerrado. **Boletim eletrônico da EMBRAPA**. Doc 195, 2007. 30p

RESENDE, J. C. F. et al. Phosphorus cycling in a small watershed in the Brazilian Cerrado: impacts of frequent burning. **Biogeochemistry**, v. 105, p. 105-118, 2011.

REZENDE, M. G. **Germinação e crescimento inicial de gramíneas nativas e exóticas do cerrado em solo fertilizado com nitrogênio e fósforo**. 2021. 47f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, 2021.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. de; RIBEIRO, J. F. **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2008. p. 151-212.

RIBEIRO, P. R. G. **Plasticidade de espécies de fitofisionomias do cerrado à disponibilidade de luz e água**. 2015. 61 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2015.

RICHARDSON, D. M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Divers. Distrib.**, v. 6, n. 2, p. 93-107, 2000.

RICHARDSON, D. M.; PYŠEK, P. Fifty Years of Invasion Ecology - The Legacy of Charles Elton. **Divers. Distrib.**, v. 14, p. 161-168, 2008.

RODOVALHO, N. L. **Efeito do capim-gordura (*Melinis minutiflora*) sobre a dinâmica de nitrogênio em fragmento de cerrado sentido restrito circundado por matriz agrícola**. 2016. 82 f. Dissertação (Mestrado em Meio Ambiente e Desenvolvimento Rural). Programa de Pós-Graduação em Meio Ambiente e Desenvolvimento Rural, Universidade de Brasília, Brasília, 2016.

RODRÍGUEZ-BURITICÁ, S.; MIRITI, M. N. Biting the hand that feeds: The invasive grass *Schismus barbatus* (Poaceae) is facilitated by, but reduces establishment of, the native shrub *Ambrosia dumosa* (Asteraceae). **J. Veg. Sci.**, v. 20, p. 241-250, 2009.

ROSA, J. N. **Mecanismos promotores e inibidores do estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas em vegetação de Cerrado**. 2013. 93 p. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) – Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, Uberlândia, 2013.

ROSSI, M. et al. Relação solos/vegetação em área natural no Parque Estadual de Porto Ferreira, São Paulo. **Rev. Inst. Flor.**, v. 17, p. 45-61, 2005.

ROSSI, R. D. et al. Impact of invasion by molasses grass (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) on native species and on fires in areas of campo-cerrado in Brazil. **Acta Bot. Brasilica**, v. 28, n. 4, p. 631-637, 2014.

ROSSIFER-RACHOR, N. A. et al. Invasive *Andropogon gayanus* (gamba grass) is an ecosystem transformer of nitrogen relations in Australian savanna. **Ecological Applications**, v. 19, n. 6, p. 1546-1560, 2009.

RUGGIERO, P. G. C. et al. Vegetation-soil relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 160, p. 1-16, 2002.

SALAH, H. B. H.; TARDIEU, F. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand. **Plant Physiology**, v.114, n. 3, p. 893-900, 1997.

SALAZAR, A.; GOLDSTEIN, G. Effects of fire on seedling diversity and plant reproduction (sexual vs. vegetative) in Neotropical savannas differing in tree density. **Biotropica**, v. 46, p. 139-147, 2014.

SAN-JOSÉ, J. J.; FARIÑAS, M. R. Temporal changes in the structure of Trachypogon savanna protected for 25 years. **Acta Ecologica**, v. 12, p. 237-287, 1991.

SANO, S. M. A oferta ambiental do Cerrado e seu uso. **Cienc. Cult.**, São Paulo, v. 63, n. 3, p. 37-38, 2011.

SANTANA, N.C., Fire Recurrence and Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) Dynamics in Brazilian Savanna. **Fire**, v. 2, p. 1-17, 2019.

SANZONOWICZ, C. M. J.; GOEDERT, J. **Uso de fosfatos naturais em pastagens**. Embrapa-CPAC, Planaltina, 33p. 1986. (Circular técnica 21).

SCHIAVINI, I. **Alguns aspectos da ciclagem de nutrientes em uma área de cerrado (Brasília, DF): chuva, produção e decomposição da liteira**. 1983. 142p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília.

SCHNOOR, T. K. et al. Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. **Mycorrhiza**, v. 21, n. 3, p. 211- 220, 2010.

SEEBENS, H. et al. Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. **Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.**, v. 115, n. 10, p. 2264-2273, 2018.

SHEA, K. Community ecology theory as a framework for biological invasions. **Trends Ecol. Evol.**, v. 17, n. 4, p. 170-176, 2002.

SHEA, K.; ROXBURGH, S. H.; RAUSCHERT, E. S. J. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. **Ecol. Lett.**, v. 7, n. 6, p. 491-508, 2004.

SILVA, C. M. da; LANNES, L. S. Efeito da fertilização por nutrientes e da disponibilidade luminosa sobre a germinação de plantas nativas e exóticas de Cerrado. In: **Anais do XXXIII Congresso de Iniciação Científica da UNESP: Agenda 2030 e as Perspectivas da Iniciação Científica da Unesp**. Anais...São Paulo (SP) Plataforma virtual: <https://www.even3.com.br/xxxiiicicunesp/>, 2021. Disponível em: <<https://www.even3.com.br/anais/xxxiiicicunesp/457374-efeito-da-fertilizacao-por-nutrientes-e-da-disponibilidade-luminosa-sobre-a-germinacao-de-plantas-nativas-e-exoti>>. Acesso em: 15 out. 2022.

SILVA, D. A.; KLINK, C. A. Dinâmica de foliação e perfilhamento de duas gramíneas C4 e uma C3 nativas do Cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, v. 24, n. 4, p. 441-446, 2001.

SILVA, D. M. da; BATALHA, M. A. Soil–vegetation relationships in cerrados under different fire frequencies. **Plant and Soil**, v. 311, p. 87–96, 2008.

SILVA, E. C. et al. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 2, p. 231-246, 2003.

SILVA, J. N. et al. Avaliação do Boro como elemento limitante para plantas do Cerrado. In: **Anais do XXIX Congresso de Iniciação Científica da UNESP**. São Paulo: UNESP, 2017.

SILVA, J. S. O.; HARIDASAN, M. Acúmulo de biomassa aérea e concentração de nutrientes em *Melinis minutiflora* P. Beauv. e gramíneas nativas do cerrado. **Rev. Bras. Bot.**, v. 30, n. 2, p. 337-344, 2007.

SILVA, M. C. P. et al. Plant growth promoting bacteria in *Brachiaria brizantha*. **World J. Microbiol. Biotechnol.**, v. 29, n. 1, p. 163-171, 2013.

SILVA, M. R. S. S. da. **Diversidade de comunidades bacterianas de solo de Cerrado em resposta a diferentes alterações dos ecossistemas**. 2012. 140 p. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Brasília, 2012.

SIMBERLOFF, D. Which insect introductions succeed and which fail? In: DRAKE, J. A. et al. (ed.). **Biological invasions: a global perspective**. Chinchester: John Wiley & Sons, 1989, p. 61-75.

SIMBERLOFF, D.; VON HOLLE, B. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? **Biological Invasions**, v. 1, p. 21-32, 1999.

SIMBERLOFF, D. et al. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. **Trends Ecol. Evol.**, v. 28, p. 58-66, 2013.

SIMON, M. F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009.

SIMON, M. F.; PENNINGTON, T. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. **Int. J. Plant Sci.**, v. 173, n. 6, p. 711-723, 2012.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal Symbiosis**. Cambridge: Academic Press. 2008.

SMITH, S. D. et al. Soil-plant water relations in a Mojave Desert mixed shrub community: a comparison of three geomorphic surfaces. **J. Arid Environ.**, v. 29, n. 1, p. 339-351, 1995.

SOUZA, J. F. **Azospirillum brasilense e adubação nitrogenada na Brachiaria decumbens**. 2016. 49 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, 2016.

STADDON, P. L. et al. Mycorrhizal fungal abundance as affected by long-term climatic manipulations in the field. **Glob. Change Biol.**, v. 9, p. 186-194, 2003.

STEIDINGER, B. S. et al. Climatic controls of decomposition drive 2905 the global biogeography of forest-tree symbioses. **Nature**, v. 569, p. 404-408, 2019.

STOHLGREN, T. J. et al. Globalization Effects on Common Plant Species. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 3, p. 700-706, 2013.

ŠVAMBERKOVÁ, E; LEPSŠ, J. Experimental assessment of biotic and abiotic filters driving community composition. **Ecol Evol.**, v. 10, n. 14, p. 7364-7376, 2020.

SYLVIA, D. M.; JARSTFER, A. G. Sheared-Root Inocula of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi. **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 58, n. 1, p. 229-232, 1992.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. A regeneração de uma floresta tropical Montana após corte e queima (São Paulo – Brasil). **Ver. Bras. Biol.**, v. 59, p. 239-250, 1999.

TEIXEIRA, D. S.; REZENDE, A. A.; LANNES, L. S. Response of vegetation and soil chemistry to sheep dung addition in a degraded Cerrado area. **Rev. Bras. Eng. Agríc. Ambient.**, v. 23, p. 47–52, 2019.

TERRA, M. C. N. S. et al. Influência topo-edafo-climática na vegetação de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Mantiqueira, MG. **Ambiente & Água**, v. 10, p. 928-942, 2015.

THOMAS, D. et al. *Andropogon gayanus* var. *bisquamulatus* cv. Planaltina: Principais características forrageiras. **Pesqui. Agropecu. Bras.**, v. 16, p. 347-355, 1981.

THOMPSON, J. N. Within-patch dynamics of life histories, populations, and interactions: selection over time in small spaces. In: PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. S. **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. New York: Academic Press Inc, 1985. p.253-264.

THUILLER, W.; RICHARDSON, D.M.; MIDGLEY, G. F. Will Climate Change Promote Alien Plant Invasions? In: NENTWIG, W. (ed.) **Biological Invasions**. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), v. 193. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. p. 197-211.

TOPPA, R. H. **Estrutura e diversidade florística das diferentes fisionomias de cerrado e suas correlações com o solo na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP**. 2004. 127 p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP.

TRISTÃO, F. S. M.; ANDRADE, S. A. L. de; SILVEIRA, A. P. D. da. Fungos micorrízicos arbusculares na formação de mudas de caféiro, em substratos orgânicos comerciais. **Bragantia**, v. 65, n. 4, p. 649-658, 2006.

VALIENTE-BANUET et al. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in central Mexico. **J. Veg. Sci.**, v. 2, p. 15-20, 1991.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. **Nature**, v. 396, p. 69-72, 1998.

VAN DER PUTTEN, W.; KLIRONOMOS, J.; WARDLE, D. Microbial ecology of biological invasions. **ISME J.**, v. 1, p. 28-37, 2007.

VAN KLEUNEN, M. et al. Global exchange and accumulation of non-native plants. **Nature**, v. 525, n. 7567, p. 100-103, 2015.

VERMEIJ, G. J. An agenda for invasion biology. **Biol. Conserv.**, v. 78, n. 1, p. 3-9, 1996.

VIEIRA JÚNIOR, W. G. et al. Seasonal Variation in Mycorrhizal Community of Different Cerrado Phytophysiomes. **Front. Microbiol.**, v. 11, 9 p., 2020.

VIEIRA, E. A.; ANDRADE GALVÃO, F. C.; BARROS, A. L. Influence of water limitation on the competitive interaction between two Cerrado species and the invasive grass *Brachiaria brizantha* cv. Piatã. **Plant Physiol. Biochem.**, v. 135, p. 206-214, 2019.

VITOUSEK, P. M. et al. Biological invasions as global environmental change. **Am. Sci.**, v. 84, p. 468-478, 1996.

VITOUSEK, P. M. et al. Introduced species: A significant component of human-caused global change. **N. Z. J. Ecol.**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 16 p., 1997.

VITOUSEK, P. M.; WALKER, L. R. Biological invasion by *Myrica Faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. **Ecol. Monogr.**, v. 59, n. 3, p. 247-265, 1989.

VOLTZOW, J. Traveling with Charlie: The Voyage of the Beagle as an Introduction to the Natural History of South America. **Am. Biol. Teach.**, v. 79, n. 2, p. 151-155, 2017.

WALKER, B. H.; NOY-MEIR, I. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In HUNTLEY, B. J.; WALKER, B. H. (ed.). **Ecology of Tropical Savannas**. Berlin: Springer, 1982. p. 577-590.

WANG, B.; QIU, Y. L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. **Mycorrhiza**, v. 16, n. 5, p. 299-363, 2006.

WARD, N. L. et al. Three Genomes from the Phylum Acidobacteria Provide Insight into the Lifestyles of These Microorganisms in Soils. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 75, n. 7, p. 2046-2056, 2009.

WHITEMAN, P. C.; MENDRA, K. Effects of storage and seed treatments on germination of *Brachiaria decumbens*. **Seed Science and Technology**, v.10, p.233-242, 1982.

WILDE, H. D., GANDHI, K. J. K.; COLSON, G. State of the science and challenges of breeding landscape plants with ecological function. **Hortic. Res.**, v. 2, 14069, 2015.

WILLIAMS, D. G.; BARUCH, Z. African grass invasion in the Americas: Ecosystem consequences and the role of ecophysiology. **Biol. Invasions**, v. 2, p. 123-140, 2000.

WITWICKI, D. L.; MUNSON, S. M.; THOMAS, D. P. Effects of climate and water balance across grasslands of varying C3 and C4 grass cover. **Ecosphere**, v. 7, n. 11, e01577, 2016.

WOLFSBORF, G. **Efeitos do legado e da inoculação de solos de origens distintas em uma espécie invasora e outra usada na restauração de áreas campestres de Cerrado**. 2020. 96 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP, 2022.

WRIGHT, B.; ZUUR, A.; CHAN G. Proximate causes and possible adaptive functions of mast seeding and barren flower shows in arid spinifex grasses (*Triodia spp.*). **The Rangeland Journal**, v. 36, n. 3, p. 297-308, 2014.

XAVIER, R. O.; LEITE, M. B.; SILVA-MATOS, D. M da. Stress responses of native and exotic grasses in a Neotropical savanna predict impacts of global change on invasion spread. **Austral Ecology**, v. 42, n. 5, p. 562–576, 2016.

XAVIER, R. O. et al. Distinctive seed dispersal and seed bank patterns of invasive African grasses favour their invasion in a neotropical savanna. **Oecologia**, v. 196, n. 1, p. 155-169, 2021.

XIAO, S.; MICHALET, R. Do indirect interactions always contribute to net indirect facilitation? **Ecological Modelling**, v. 268, p. 1-8, 2013.

ZAIDAN, L. B. P.; CARREIRA, R. C. Seed germination in Cerrado species. **Braz. J. Plant Physiol.**, v. 20, n. 3, p. 167-181, 2008.

ZARATE QUIROGA, L. M.; SANCHEZ DE PRAGER, M.; BARRIOS, E. Response of *Melinis minutiflora* to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi in an Inceptisol of Colombia. **Acta Agronomica**, v. 58, n. 4, p. 225-233, 2009.

ZARNETSKE, P. L. et al. Indirect effects and facilitation among native and non-native species promote invasion success along an environmental stress gradient. **J. Ecol.**, v. 101, p. 905-915, 2013

ZÉLÉ, F. et al. Ecology and evolution of facilitation among symbionts. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, 4869, 2018.

ZENNI, R. D. The naturalized flora of Brazil: a step towards identifying future invasive non-native species. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1137-1144, 2015.

ZENNI, R. D. et al. Synergistic impacts of co-occurring invasive grasses cause persistent effects in the soil-plant system after selective removal. **Funct. Ecol.**, v. 34, p. 1102–1112, 2020.

ZHANG, J.; DAVIES, W. J. Changes in concentration of ABA in the xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. **Plant and Cell Environment**, v.13, n.2, p. 271-285, 1990.



Urochloa decumbens Has Higher Mycorrhizal Colonization In Degraded Than In Pristine Areas In The Brazilian Cerrado

Matheus Roberto Leite¹, Ana Maria Rodrigues Cassiolato²,
Lucíola Santos Lannes¹ 

¹Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Biologia e Zootecnia, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, Ilha Solteira/ SP, Brasil

²Departamento de Fitossanidade, Engenharia Rural e Solos, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, Ilha Solteira/ SP, Brasil

ABSTRACT

Brazil has extensive degraded areas, where vegetation fails to establish due to harsh soil conditions. However, some invasive species such as *Urochloa decumbens* are successful pioneers in such areas, but the reasons deserve investigation. Mycorrhizal fungi are abundant in Cerrado soils, and their association with plants are beneficial for their establishment in natural and degraded areas. This study investigated whether arbuscular mycorrhizal colonization of native and exotic plants in the Cerrado differs between pristine and degraded areas. We collected 135 plants from four functional groups in 68 areas and determined the percentage of mycorrhizal colonization. The invasive grass *Urochloa decumbens* had significantly higher colonization rates in degraded than in native areas, and higher colonization than the native species. These results are important for soil management since *Urochloa decumbens* is widely used in early soil restoration efforts, and for nature conservation concerning the management of invasive plants in restoration areas.

Keywords: mycorrhiza, grassland, restoration, native plants, exotic plants.

1. INTRODUCTION

Soils contain a diverse array of microorganisms, with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) amongst them. These form symbiotic associations with roots of approximately 80% of all vascular terrestrial plants (Berruti et al., 2015). In this association, the plant gets nutrients and water from areas inaccessible to the roots, whereas the heterotrophic microbe receives organic carbon compounds produced by the plant through photosynthesis. In this realm, AMF creates a positive effect on life of higher plants, particularly in sites with low water and mineral nutrient availability (Blume et al., 2016).

In natural, non-cultivated areas, AMF are especially diverse and abundant in areas with nutrient-poor soils and plant species-rich communities (Smith & Read, 2008). The Brazilian Cerrado has these characteristics, being considered a biodiversity hotspot for conservation priorities. These natural communities undergo several human pressures, such as the expansion agro-industry and the construction of hydroelectric power stations. The construction of dams in such areas caused the removal of the upper soil layers, having created areas where the total vegetation and part of the soil surface as well as the seed bank were mechanically removed (Carvalho et al., 2015). In the region of Ilha Solteira/SP, the removal of approximately 9 meters of the original soil profile for the construction of the dam foundation of the hydropower plant of Ilha Solteira – Usina Hidrelétrica de Ilha Solteira – effectively eliminated the vegetation of a massive area (Carvalho et al., 2015). The process of natural re-establishment of vegetation in this area is slow. In some regions there is progress by using the exotic grass *Urochloa decumbens*. This grass acts protecting the soil and inducing the accumulation of organic matter (Rosa et al., 2014) and phosphorus in the soil (Vendruscolo et al., 2016), which can further facilitate the development of higher vegetation composed by shrubs and trees. Kitamura et al. (2008) recommends the use of *Urochloa decumbens* in the process of restoration of degraded areas because it also prevents the physical impacts of rain on the soils, enhances the soil organic matter content and helps the formation of soil aggregates, facilitating root penetration and microbial life.

Urochloa decumbens is an African grass that was introduced in Brazil as a forage species. It is very well adapted to Cerrado conditions, constituting one of the main invasive plants in this biome. In fertilization experiments, it responded to phosphorus additions and was able to dominate areas and displace other grasses and herbs (Lannes et al., 2016). Whether mycorrhizal colonization can help explain alien plant invasion success is still controversial. Some studies show that AMF can influence the success of invasion by alien plants (Grilli et al., 2014) and that invaders have a higher overall AMF colonization than native grasses (Lekberg et al., 2013; Menzel et al., 2017), while others demonstrate that plant invasion is not dependent on mycorrhizal colonization for their success (Bunn et al., 2015; Busby et al., 2011; Reinhart et al., 2017).

In temperate areas, recent efforts aiming at restoring eroded soils for vegetation recovery have been using mycorrhizal inoculation, showing positive results in terms of improving soil properties and facilitating the re-establishment of the original flora (Asmelash et al., 2016). Comparable studies in tropical areas are still scarce, but see Faria et al. (2013) and Santos et al. (2018). In natural habitats, plant diversity and productivity are positively correlated with mycorrhiza diversity (Hu et al., 2018), and different plant functional groups have specific and different mycorrhizal colonization rates, with forbs being generally more colonized than grasses (Bunn et al., 2015).

Because different functional groups in the Cerrado can have diverse responses to nutrient deficiency (Lannes et al. 2016) and mycorrhizal associations can ameliorate nutrient limitation, this study aims at investigating, under field conditions, how plants from these different functional groups (non-invasive grasses, invasive grasses, legume forbs and other forbs) differ in relation to mycorrhizal colonization rates. As there are several degraded areas in the Cerrado that are prone to restoration, we assessed whether mycorrhizal colonization of these functional groups are affected by different land uses (pristine vs. degraded areas). This information will be important to understand whether Cerrado functional groups differ in relation to mycorrhizal colonization and are affected by land use, which can effectively contribute to the management of plants in degraded areas in this biome.

2. MATERIAL AND METHODS

This research was conducted at the municipalities of Ilha Solteira/SP and Selvíria/MS. In these areas, there are ecosystems in various successional stages, including grassland, forest, *Urochloa* fields and degraded exposed subsoil. This region has a humid tropical climate with a pronounced dry season from May to September and a rainy season that concentrates more than 70% of the rainfall from October to April. Soils are mostly composed by strongly acid Latosols (US classification: Oxisols). They are well-drained, deep, red, clay-rich, structurally strong but poor in mineral nutrients (EMBRAPA, 2013).

Within this region, sampling was performed during the peak of the growing seasons in 2016 and 2017 (February-March), which coincides with the rainy period in the area. Root fragments from one single specimen of each of four species of different functional groups were collected in 68 different areas (Figure 1): the naturalized grass *Melinis repens*, the invasive grass *Urochloa decumbens*, a legume forb *Stylosanthes guianensis* and the non-legume herb *Waltheria indica* (Malvaceae). For means of comparison, these species were collected in degraded areas, i.e., areas with a long erosion process with extremely poor soils and exposed subsoils, and in pristine areas, i.e., areas with no apparent human

disturbance. Samples were kept in a sterilized bag and transported to the laboratory.

To assess mycorrhizal infection, roots were first cleared and then stained for analysis. Within 12 hours after harvest, fine roots were cut and placed in glass tubes with chloridric acid (HCl) 1 M, and kept in 90 °C water bath during one hour. After this first hour, the HCl solution was renewed and roots were kept in water bath for two more hours. This two-step clearing process was needed due to the intense natural colour of the roots, especially on those of *Waltheria indica* and *Stylosanthes guianensis*. The cleared samples were rinsed with tap water, rinsed with 5% HCl and rinsed with water again. The roots were then stained for 20 minutes in a solution 5% ink (Parker Kink Black, Newell Rubbermaid, Saint Herblain, France) in 5% acetic acid solution, also at 90 °C, following the protocol by Vierheilig et al. (1998). To quantify mycorrhizal colonization rate, root dissections were analysed under magnification and the presence of arbuscles, vesicles or hyphae was recorded.

The effect of the land use on total and functional group mycorrhizal colonization was tested through Student t-tests. The effect of functional type on mycorrhizal colonization was tested using ANOVA followed by Tukey test. All statistical analyses were done using R version 2.10.1 (R Core Team, 2014) and the significance level employed was $p < 0.10$.

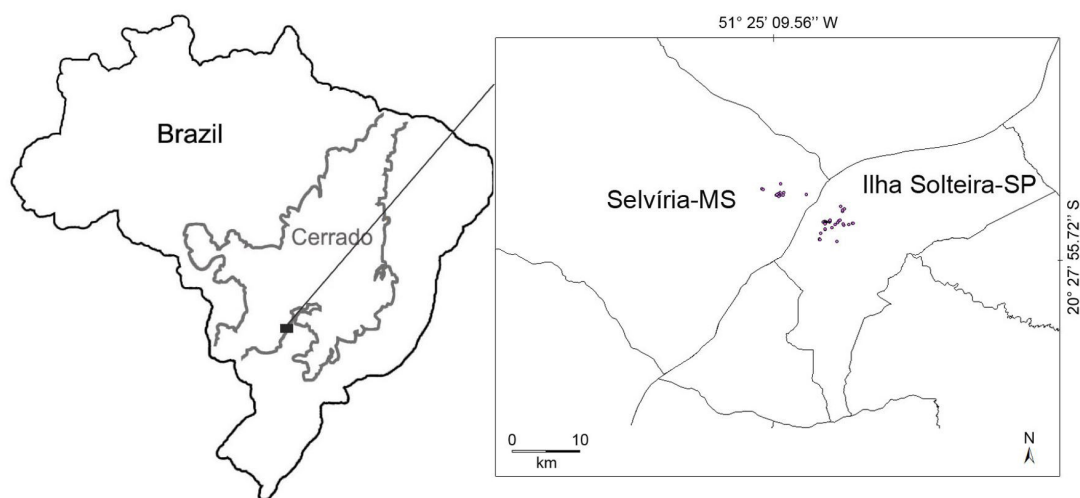


Figure 1. Locations of field sampling sites in the Cerrado indicating the 68 areas where the 135 specimens of *Melinis repens*, *Urochloa decumbens*, *Stylosanthes guianensis* and *Waltheria indica* were collected in the rainy seasons of 2016 and 2017.

3. RESULTS

The results comprise 135 plant samples distributed in 68 areas. Comparing different functional groups across all sites, no significant difference in mycorrhizal colonization was detected ($p=0.241$) (Figure 2).

Across species, soil use type had a significant effect on fungal colonization ($p=0.076$), with higher values in the degraded area than in the native area (Table 1). Species did not differ in colonization in the native area ($p=0.436$) (Table 1), but the invasive grass *Urochloa decumbens* had higher colonization in the degraded area than the other studied species (Table 1). The alien invasive grass *Urochloa decumbens* had significantly higher mycorrhizal colonization in the degraded area in relation to the native area ($P=0.023$), which was not observed for the other species (Table 1).

4. DISCUSSION

Mycorrhizal colonization rates measured in these areas and plants were comparable to data from others, as reported in Table 2.

Human influence in the environment tends to reduce mycorrhizal establishment, colonization and diversity worldwide (Grilli et al., 2014) and specifically in Brazil (Carrenho & Gomes-Da-Costa, 2011). In this study, although intuitively one could think that the removal of approximately nine meters of topsoil in the degraded area could have eliminated potential root colonizers fungi spores from the soil system, plants living in degraded showed a higher AMF colonization than the ones living in more natural, pristine, non-degraded areas. This can be explained by the fact that mycorrhizae living in harsher environments tend to produce more

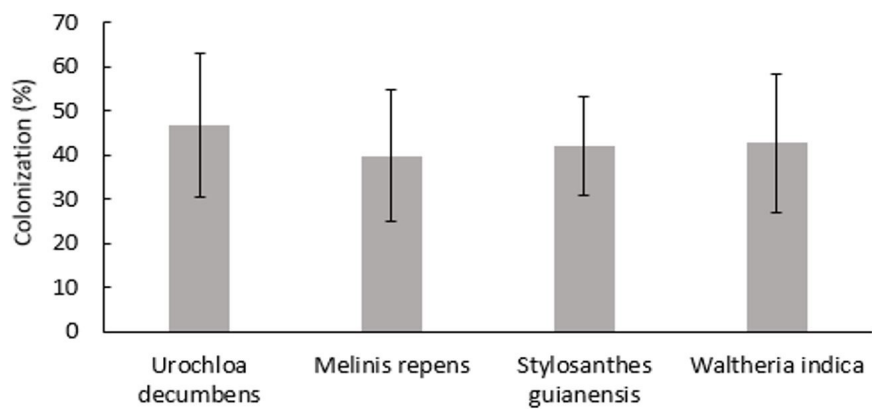


Figure 2. Arbuscular mycorrhizal colonization rates in four common grassland species from the Cerrado: the exotic invasive grass *Urochloa decumbens* (n=39), the naturalized grass *Melinis repens* (n=38), the legume forb *Stylosanthes guianensis* (n=20) and the non-legume forb *Waltheria indica* (n=38). P (ANOVA)=0.241.

Table 1. Average values of mycorrhizal (AMF) colonization rates (percentage) for species of four functional groups in degraded and native areas in the Cerrado.

Land use type	Degraded area			Native area			F	P
Plant species	Average	sd	N	Average	sd	N		
<i>Urochloa decumbens</i>	53.0aA	16.6	18	41.4aB	14.1	21	5.6	0.023
<i>Melinis repens</i>	43.1bA	14.8	20	36.0aA	14.4	18	2.2	0.144
<i>Waltheria indica</i>	41.5bA	15.0	19	43.8aA	16.5	19	0.2	0.661
<i>Stylosanthes guianensis</i>	42.8bA	11.7	18	36.4aA	0	2	0.5	0.457
All species	45.0A	15.1	75	40.4B	14.9	60	3.2	0.076
F	2.384			0.923				
p	0.076			0.436				

ANOVA F and p values are shown for the effect of the land use type (horizontal comparisons) and for the effect of plant type (vertical comparisons) on colonization. Standard deviations (sd) and number of replicates (N) are shown. Different lowercase letters indicate significant differences in the columns (species effect – Tukey results), and different uppercase letters indicate significant differences in the lines (land use effect – t-test results).

Table 2. Arbuscular mycorrhizal (AMF) colonization in plant species from different families and ecosystems.

Species	Family	AMF (%)	Ecosystem	Ref.
<i>Hedychium coronarium</i>	Zingiberaceae	66	SPF	1
<i>Eupatorium adenophorum</i>	Asteraceae	69	SPF	1
<i>Crotalaria anagyroides</i>	Fabaceae	71	SPF	1
<i>Musa</i> sp.	Musaceae	38	AA	2
<i>Panicum maximum</i>	Poaceae	51	AG	3
<i>Zea mays</i>	Poaceae	74	AG	3
<i>Urochloa humidicola</i>	Poaceae	60	AG	3
<i>Glycine max</i>	Fabaceae	33	AG	3

SPF – Subtropical pine forest; AA – Agricultural area; AG – Agricultural grassland. 1 – Songachan & Kayang (2011); 2 – Oliveira & Oliveira (2005); 3 – Ramos et al. (2012).

propagules aiming to guarantee long-term survival (Sylvia & Jarstfer, 1992), which indirectly influences root colonization rates. In natural areas, the lower colonization rates can be attributed to the stability of such ecosystems, mainly due to the presence of the most superficial soil horizons that are still protected (Caproni et al., 2003). These observations are in accordance with Silva et al. (2006), who measured more spores in degraded areas due to high human activity than in non-degraded areas.

Under experimental conditions, *Urochloa decumbens* shows a good response to AMF inoculation, as reported by Carneiro et al. (1995). Our study has revealed that this exotic invasive grass had significantly higher colonization rates in the degraded areas than in the native areas. In the native area, *Urochloa decumbens* was more colonized than the other functional groups. This pattern can help explain why this species is so successful and widely used for restoration of degraded areas. Once associated with mycorrhiza, these exotic species living in such harsh environments can grow and thus make the soil conditions more appropriate for the next plants in the succession process, which will allow the vegetation to develop and grow, facilitating the success of the restoration process.

It is important to note, however, that alien plant invasions are an environmental problem of increasing concern, once it may cause severe ecological and economic consequences where they occur (Simberloff et al., 2013). As mycorrhizal associations can help them to become even more aggressive in colonization terms (Menzel et al., 2017), it is important to understand whether the African invasive plants living in the

Cerrado benefit from associations with AMF to increase its invasion potential. This might be the case in the degraded Cerrado area studied here, since *Urochloa decumbens* is an abundant and widespread species that generally arrives first and dominates large patches of the environment in this region (Teixeira et al., 2019). Whether this ability is specifically due to its association with AMF or to other characteristics still deserves investigation.

As one of the main invasive grasses causing species extinction in the Cerrado (Pivello et al., 1999), it is important to evaluate whether the use of *Urochloa decumbens* for recuperating degraded areas is beneficial or not for nature conservation. Due to its ability to better associate with fungi and expand in such areas, it could be seen as an potential colonizer for landslide surface areas or other highly degraded regions located distantly from natural areas of high biodiversity. We recommend, however, that other studies of this type using different Cerrado grass species can be conducted to search for native species that are as effective as *Urochloa decumbens* for the recuperation of degraded areas.

5. CONCLUSIONS

Plants from different functional groups differed in arbuscular mycorrhizal colonization in the degraded areas, but not in the native areas. In the degraded area, the exotic invasive grass *Urochloa decumbens* had significantly higher colonization rates than native plants. These results are important for nature conservation, both for restoration ecology and for the management of alien invasive plants in highly biodiverse areas as the Brazilian Cerrado.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank the staff from the Plant Ecology Laboratory from UNESP Ilha Solteira for helping with fieldwork and material/data analyses.

SUBMISSION STATUS

Received: 9 may, 2019

Accepted: 7 sept., 2019

CORRESPONDENCE TO

Luciôla Santos Lannes

Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho" – UNESP, Rua Monção, 226, Zona Norte, CEP 15385-000, Ilha Solteira, SP, Brasil

e-mail: luciola.lannes@unesp.br

REFERENCES

- Asmelash F, Bekele T, Birhane E. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology* 2016; 7: 1-15. <http://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>. PMID:27507960.
- Berruti A, Lumini E, Balestrini R, Bianciotto V. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Frontiers in Microbiology* 2015; 6: 1559. PMID:26834714.
- Blume HP, Brümmer GW, Fleige H, Horn R, Kandeler E, Kögel-Knabner I et al. *Scheffer/schachtschabel soil science*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 2016. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-30942-7>.
- Bunn RA, Ramsey PA, Lekberg Y. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology* 2015; 103(6): 1547-1556. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12456>.
- Busby RR, Gebhart DL, Stromberger ME, Meiman PJ, Paschke MW. Early seral plant species' interactions with an arbuscular mycorrhizal fungi community are highly variable. *Applied Soil Ecology* 2011; 48(3): 257-262. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.04.014>.
- Caproni AL, Franco AA, Barbara RL, Trufem SB, Granha JRDO, Monteiro AB. Ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares em áreas revegetadas após mineração de bauxita em Porto Trombetas, Pará. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 2003; 38(12): 1409-1418. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2003001200007>.
- Carneiro MAC, Siqueira JO, Vale FR, Curi N. Limitação nutricional e efeito do pré-cultivo do solo com *Brachiaria decumbens* e da inoculação com *Glomus etunicatum* no crescimento de mudas de espécies arbóreas em solo degradado. *Ciência e Prática* 1995; 19(1): 281-288.
- Carrenho R, Gomes-Da-Costa SM. Environmental degradation impact on native communities of arbuscular mycorrhizal fungi in an urban fragment of semideciduous plateau forest. *Acta Botanica Brasílica* 2011; 25(2): 373-379. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062011000200013>.
- Carvalho JCB, Espindola CR, Alves MC, Figueiredo GC, Dechen SCF. Recovery of an Oxisol degraded by the construction of a hydroelectric power plant. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 2015; 39(6): 1776-1785. <http://dx.doi.org/10.1590/01000683rbc20140641>.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA. *Recomendações para estabelecimento e utilização do Stylosanthes guianensis cv. Mineirão*. Campo Grande: EMBRAPA-CNPQC; 2013.
- Faria TM, Scabora MH, Maltoni KL, Cassiolato AMR. Micorrização e crescimento de progênies de *Hymenaea stignocarpa* Mart. Ex. Hayne em subsolo de área degradada. *Ciência Florestal* 2013; 23(1): 133-143. <http://dx.doi.org/10.5902/198050988457>.
- Grilli G, Urcelay C, Longo MS, Galetto L. Mycorrhizal fungi affect plant growth: experimental evidence comparing native and invasive hosts in the context of plant fragmentation. *Plant Ecology* 2014; 215(12): 1513-1525. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-014-0410-3>.
- Hu L, Robert CAM, Cadot S, Zhang X, Ye M, Li B et al. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications* 2018; 9(1): 1-13. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-018-05122-7>.
- Kitamura AE, Alves MC, Suzuki LGAS, Paz Gonzalez A. Recuperação de um solo degradado com aplicação de adubos verdes e lodo de esgoto. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 2008; 32(1): 405-416. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832008000100038>.
- Lannes LS, Bustamante MMC, Edwards PJ, Olde Venterink H. Native and alien herbaceous plants in the Brazilian Cerrado are (co-)limited by different nutrients. *Plant and Soil* 2016; 400(1-2): 231-243. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-015-2725-9>.
- Lekberg Y, Gibbons SM, Rosendahl S, Ramsey PW. Severe plant invasions can increase mycorrhizal fungal abundance and diversity. *The ISME Journal* 2013; 7(7): 1424-1433. <http://dx.doi.org/10.1038/ismej.2013.41>. PMID:23486251.
- Menzel A, Hempel S, Klotz S, Moora M, Pysek P, Rillig MC et al. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species. *Ecology* 2017; 98(1): 92-102. <http://dx.doi.org/10.1002/ecy.1621>. PMID:27935020.
- Oliveira AN, Oliveira LA. Colonização por fungos micorrízicos arbusculares e teores de nutrientes em cinco cultivares de bananeiras em um latossolo da Amazônia.

Revista Brasileira de Ciência do Solo 2005; 29(3): 481-488. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832005000300019>.

Pivello VR, Shida CN, Meirelles ST. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 1999; 8(9): 1281-1294. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008933305857>.

R Core Team. *R: a language and environment for statistical computing* [online]. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; 2014 [cited 2018 July 30]. Available from: <http://www.R-project.org/>

Ramos MLG, Konrad MLE, Silva DE, Ribeiro-Júnior WQ, Batista LMT. Mycorrhizal fungus diversity and radicular colonization, on single and consorciation with maize. *Bioscience Journal* 2012; 28(2): 235-244.

Reinhart KO, Lekberg Y, Klironomos J, Maherali H. Does responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi depend on plant invasive status? *Ecology and Evolution* 2017; 7(16): 6482-6492. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.3226>. PMID:28861250.

Rosa PAL, Alves MC, Videira LML, Bonini CSB. Recuperação de um solo de Cerrado após 19 anos: ocorrência espontânea de espécies arbóreas. *Revista de Agricultura Neotropical* 2014; 1(1): 44-57. <http://dx.doi.org/10.32404/rean.v1i1.221>.

Santos AA, Agustini JA, Maltoni KL, Cassiolato AMR. Addition of waste and introduction of microorganisms after 45 years of soil degradation. *Ciência Agronômica* 2018; 49(3): 363-370. <http://dx.doi.org/10.5935/1806-6690.20180041>.

Silva CF, Pereira MG, Silva EMR, Correia MEF, Saggin-Júnior OJ. Fungos Micorrízicos Arbusculares em áreas no

entorno do Parque Estadual da Serra do Mar Em Ubatuba (SP). *Revista Caatinga* 2006; 19: 1-10.

Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J et al. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 2013; 28(1): 58-66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>. PMID:22889499.

Smith S, Read D. *Mycorrhizal symbiosis*. Cambridge: Academic Press; 2008.

Songachan LS, Kayang H. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in pine forest of Meghalaya, North East India. *Mycosphere Journal of Fungal Biology* 2011; 2: 497-505.

Sylvia DM, Jarstfer AG. Sheared-root inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 1992; 58(1): 229-232. PMID:16348622.

Teixeira DS, Rezende AA, Lannes LS. Response of vegetation and soil chemistry to sheep dung addition in a savanna degraded area. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental-Agriambi* 2019; 23(1): 47-52. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v23n1p47-52>.

Vendruscolo EP, Leal AJF, Alves MC, Souza EJ, Souto SN Fo. Atributos químicos de solo degradado em função da adoção de biochar, culturas de cobertura e residual da aplicação de lodo de esgoto. *Amazonian Journal of Agricultural and Environmental Sciences* 2016; 59(3): 235-242. <http://dx.doi.org/10.4322/rca.2161>.

Vierheilig H, Coughlan AP, Wyss U, Piché Y. Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 1998; 64(12): 5004-5007. PMID:9835596.



ORIGINAL RESEARCH

Ecology and Evolution

Open Access

WILEY

Boron application increases growth of Brazilian Cerrado grasses

Luciola Santos Lannes¹ | Harry Olde Venterink² | Matheus Roberto Leite¹ |
Jaqueline Nascimento Silva¹ | Martina Oberhofer³

¹Department of Biology and Animal Sciences, State University of São Paulo (UNESP), Ilha Solteira, Brazil

²Department of Biology, Vrije Universiteit Brussel, Brussels, Belgium

³Department of Pharmacognosy, University of Vienna, Vienna, Austria

Correspondence

Luciola Santos Lannes, Department of Biology and Animal Sciences, State University of São Paulo (UNESP), Rua Monção 226, Ilha Solteira, Brazil.
Email: luciola.lannes@unesp.br

Abstract

Nutrients are known to limit productivity of plant communities around the world. In the Brazilian Cerrado, indirect evidences point to phosphorus as the main limiting nutrient, but some fertilization experiments suggest that one or more micronutrients might play this role. Boron is one of the essential micronutrients for plants. Agronomically, it received some attention, but it has mostly been neglected in ecological studies assessing the effects of nutrients on plant growth. Through field fertilization and mesocosm experiments in a degraded area in the Cerrado, we show that boron addition increased biomass production of herbaceous vegetation. This could be related to a lower aluminum uptake in the boron fertilized plants. Even considering that plant growth was promoted by boron addition due to aluminum toxicity alleviation, this is the first study reporting boron limitation in natural, noncultivated plant communities and also the first report of this kind in vegetative grasses. These results contribute to disentangling patterns of nutrient limitation among plant species of the species-rich, aluminum-rich, and nutrient-poor Cerrado biome and highlight the potential role of micronutrients, such as boron, for growth of noncrop plants. Understanding how nutrient limitation differs among functional groups in the highly biodiverse areas founded on ancient tropical soils may help managing these plant communities in a changing world.

KEYWORDS

growth, limitation, micronutrients, nutrients

1 | INTRODUCTION

Nutrients, water, and light are the three main resources that limit plant growth (Craine & Dybzinski, 2013). Among the 17 elements essential for plant growth and development, nitrogen (N) and phosphorus (P) are often mentioned as the ones that most frequently limit natural plant communities (Bobbink et al., 2010; Elser et al., 2007). However, N and P limiting grassland productivity more frequently

than other nutrients could be caused by a bias, because these two nutrients are also far more often investigated in fertilization studies than any other nutrient. There are, however, several examples of fertilization experiments in natural ecosystems where another nutrient than N or P, or non-nutrient resources (water, light, CO₂), was growth-limiting for the plant community (e.g., Fay et al., 2015; Harpole et al., 2011). Which other nutrient or resource often remains unknown in these studies, and could be another macro- or a

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2020 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd

micronutrient whose effect on vegetation biomass was not assessed specifically.

The Cerrado is the second largest biome in Brazil, occupying an area of approximately 2 million km² and harboring 12,000 vascular plant species (Mendonça et al., 2008). Cerrado soils are generally P-poor and contain plants with low P contents (Batmanian & Haridasan, 1985; Vilella & Haridasan, 1994), and its plants often have strategies to conserve P, as high P use efficiency and resorption rate (Kozovits et al., 2007; Nardoto, Bustamante, Pinto, & Klink, 2006). These observations have led scientists to suggest that P is the main nutrient limiting plant growth in this biome (Miatto, Wright, & Batalha, 2016; Sousa-Souto, Schoereder, & Schaefer, 2007). Fertilization experiments at six sites in Cerrado grasslands in the Brazilian Central Plateau, however, showed that only alien invasive plants (*Melinis minutiflora* and *Urochloa decumbens*) are limited by low soil P, whereas growth of native C₄ grasses was stimulated more by a treatment with cations and micronutrients, either alone or in combination with N and P addition (Lannes, Bustamante, Edwards, & Olde Venterink, 2016). These results challenge the common assumption that Cerrado vegetation is limited by P, suggesting that nutrients other than N or P may limit growth of Cerrado herbaceous vegetation.

The results of Lannes et al. (2016) raise the question of which nutrients may limit the productivity of Cerrado C₄ grasses. In the mentioned experiment, potassium (K), calcium (Ca), magnesium (Mg), iron (Fe), manganese (Mn), zinc (Zn), boron (B), copper (Cu), and molybdenum (Mo) were added in combination; thus, any of these nutrients could limit or colimit the productivity in that area. In a recent study investigating the effects of sheep dung deposition as possible stimulants of plant growth in a degraded Cerrado area in Sao Paulo, Teixeira, Rezende, and Lannes (2019) detected that this treatment stimulated aboveground biomass growth of native Cerrado grasses. Boron was the only element among 11 determined macro- and micronutrients that significantly increased in concentration in soil of plots treated with dung addition. This increase in soil B concentration concomitantly to higher growth of Cerrado grasses stimulates investigation about the effect of B supply upon grassland productivity in the Cerrado.

Boron limits agricultural productivity worldwide at both high and low availabilities (Gupta, 1993). Cerrado soils are B deficient, and its addition can promote yield increase in crop plants (Shorrocks, 1997). Ecologically, however, B has only recently been proposed as a key element for structuring natural tree communities in rainforests in Panama (Steidinger, 2015), but contrasting results were reported from a long-term experiment in the field (Turner et al., 2017). Yet, no convincing evidences of B limitation in natural plant communities have been reported. Previous studies on the effects of B in B-limited plants have shown a relationship between B limitation and aluminum (Al) uptake of plants. The elements B and Al have the same trivalent positive charge, so if B supply is not sufficient, Al is absorbed by the plant instead leading to Al poisoning and reduced plant growth. This effect occurs mainly at soil pH between 4.0 and 4.5 (Blevins & Lukaszewski, 1998; Lenoble, Blevins, Sharp, & Cumbie, 1996). It is

noteworthy that these effects were observed in forbs, but were not found in wheat, a domesticated C₃ grass (Taylor & MacFie, 1994).

The Cerrado is a biodiversity hotspot (Myers, Mittermeier, Mittermeier, da Fonseca, & Kent, 2000) intensely degraded because of land use intensification (Klink & Machado, 2005). Therefore, unraveling nutrient limitation patterns in these highly diverse and threatened plant communities is pivotal since vegetations limited by different nutrients require different management practices. The aim of this study was to investigate the effects of B fertilization on biomass production of a herbaceous Cerrado plant community, through a field fertilization experiment performed in the same area of the Teixeira et al. (2019) study. Additionally, the effect of B fertilization on individual plant species (native, alien noninvasive, and alien invasive species) in a mesocosm experiment with Cerrado soil was investigated. We hypothesize that biomass production of the plant community (field study), and of at least some of the individual native Cerrado species (mesocosm study), will be enhanced by B fertilization compared to an unfertilized control.

2 | MATERIAL AND METHODS

2.1 | Field fertilization experiment

The field fertilization experiment was designed to study the effect of B application on the growth of the herbaceous vegetation in the Cerrado and was conducted in an area in Central Brazil (20°23.012'S 51°23.624'W). This region has a humid tropical climate with a pronounced dry season from May to September and a rainy season that concentrates more than 70% of the rainfall from October to April. Soils are mostly composed by acid Latosols. They are well-drained, with a very profound depth to the bedrock, stained red by a high Fe and Al contents, and are clay-rich, structurally strong but poor in mineral nutrients (Embrapa, 2018).

Previously, surface soil removal of approximately 8.6 m of the original soil profile for constructing the foundation of the dam of the hydropower plant from Ilha Solteira effectively eliminated the native vegetation of a massive area in this region (Alves, Nascimento, & Souza, 2012; Teixeira et al., 2019). The area was vastly colonized by green algae and bryophytes, but taller plants were still scarce and patchy, which may suggest that nutrients and/or water limitation hamper ecological succession in the studied area.

In a homogeneous grassland of approximately 0.35 ha within this degraded area, 20 plots of 1 square meter each were established with a minimum buffer area of 1 meter between plots in all directions. Vegetation was composed of grasses, forbs, and legumes, covering approximately 60% of the area, of which 90% were dominated by the naturalized C₄ grass *Hyparrhenia rufa* and the other 10% included the native C₄ grasses *Sporobolus indicus* and *Setaria parviflora*. In November 2016, 10 plots received 0.02 g/m² of B as Borax (Na₂B₄O₇·10H₂O) diluted in 2 L of distilled water ("Boron" treatment) and the other ten plots received 2 L of distilled water ("Control" treatment). The distribution of the "Boron" and the "Control" plots followed a completely

randomized design. The quantity of B was based on Cech, Kuster, Edwards, and Olde Venterink (2008) and Lannes et al. (2016). After seven months (in June 2017), vegetation of each plot was clipped at 5 cm height from the ground, taken to the laboratory, sorted into two functional groups ("grasses" and "forbs"), dried at 70°C during 72 hr, and then weighed. Directly after clipping the vegetation, B was applied with the same dosage once more. In a second harvest 6 months later (in December 2017), the vegetation was clipped, sorted into functional groups, dried, and weighed again. Samples collected at this occasion were ground, and foliar macro- and micronutrients were determined colorimetrically or by means of atomic absorption, after combustion or digestion according to methods of Malavolta, Vitti, and Oliveira (1997); see details per nutrient in Appendix S1.

At the end of the experiment, three top 10-cm soil cores (5 cm diameter) were randomly collected in each plot and pooled to form a composite sample per plot. The soil was air-dried to constant weight, sieved, and ground. Soil chemical characteristics were determined according to methods of Raij, Andrade, Cantarella, and Quaggio (2001) as detailed in Appendix S2. Soil extractable B was measured after extraction of 10 cm⁻³ dry soil with 20 ml barium chloride 6 mM solution by heating in a microwave at 490 W for 5 min. The B concentration was measured colorimetrically using the azomethine-H method and adsorption at 420 nm on a spectrophotometer (Varian 50 Probe). Extractable Ca, Cu, Fe, Mg, Mn, K, and Zn concentrations were measured by means of atomic adsorption, after various chemical extractions (details in Appendix S2). Extractable Al was measured after extraction with 1 M KCl and titration with NaOH using the phenolphthalein method. Extractable P was measured colorimetrically after extraction with ion exchange resin and then washed with 0.8 M NH₄Cl and 0.2 M HCl. Extractable sulfur (S) was measured colorimetrically after extraction with activated charcoal and 0.01M Ca(H₂PO₄)₂. Soil pH was measured in a soil–water suspension (10 g dry soil in 50 ml deionized water) using a Metrohm Herisau pH meter with a Mettler Toledo electrode. Soil organic matter content was determined colorimetrically after extraction for 10 min. with 0.667 M sodium dichromate and 5 M sulfuric acid. All soil chemical characteristics were determined according to Raij et al. (2001) as detailed in Appendix S2.

2.2 | Mesocosm experiment

A mesocosm experiment with eight common Cerrado plants was performed aiming to test plant growth subjected to B addition in a controlled environment. Species comprised the naturalized grasses *Hyparrhenia rufa*, *Digitaria insularis*, and *Melinis repens*; the alien invasive grasses *Melinis minutiflora* and *Urochloa decumbens*; the native legume *Calopogonium mucunoides*; and the native forbs *Waltheria indica* and *Sida cerradoensis* (both Malvaceae). Per mesocosm, three individuals of each species were grown in 20 1-L pots filled with a 2:1 mixture of Cerrado soil and washed quartz sand. This sand had negligible available nutrients and organic matter contents. Ten pots per species with all three plants alive and healthy were selected for

the experiment, and other six unvegetated mesocosms were set up as soil Controls. Half of the mesocosms received 2 mg/kg B as Borax following Galvão (1991), Fageria (2000), and Barman, Shukla, Datta, and Rattan (2014), yielding five replicates per species and three replicates per unvegetated Control.

Soil was collected in November 2018 nearby the field fertilization site (20°23.012'S 51°23.624W), and plants were germinated from seeds 8 weeks prior to the beginning of the experiment. The experiment was conducted in a screenhouse at the *campus* of the State University of Sao Paulo—UNESP—in the municipality of Ilha Solteira, approximately 10 km from the field fertilization site. The experiment was performed between 16 November 2018 and 22 January 2019. Each plant was harvested and separated into roots and aboveground parts, and aerial height was measured. Plants were then oven-dried at 70°C during 72 hr prior to weighing into aerial and root biomass. Aerial and root samples were then mixed and ground to determine foliar nutrients following the same methods as used for the field experiment material.

2.3 | Data analyses

Standardized differences between means of plant biomass, height, and plant nutrient concentrations between B fertilized and Control plots were calculated as Cohen's *d* effect size measures (Cohen, 1988). Effects of B additions on all plant and soil characteristics were tested through Student's *t* tests ($p < .05$) using Stata IC-15 (StataCorp, 2017). Data were log-transformed if necessary to guarantee normal distribution of residues.

3 | RESULTS

3.1 | Field fertilization experiment

Soil B concentrations increased significantly in the B fertilized plots, unlike the other measured soil variables (Table 1). Soil chemical characteristics from the field fertilization experimental area (Table 1) showed that pH and available P values increased (though not significantly), respectively, from 4.4 to 4.9 ($p = .333$) and from 1.2 to 1.9 mg/kg ($p = .106$) in plots after fertilization.

Total aboveground biomass responded positively to B applications in the experimental plots in both harvests (Figure 1; Appendix S3), though not significantly in the first harvest. Lower biomass values were generally detected in the second harvest, but were significantly higher in the B-treated plots than in Control plots (175% increase, $p = .008$) (Figure 1). Biomass of the plots was mostly composed by vegetative grasses, especially by *Hyparrhenia rufa*, whose response to B addition drove the observed patterns (Appendix S3). There were strong effects (Cohen's $d > |0.8|$) of B applications on tissue concentrations of K and P (positive effects; significantly increased 17% for K ($p = .007$) and tendency of 37% increase for P ($p = .064$)) and highly significant decrease of 211% for Al ($p < .001$) (Figure 2; Appendix S4).

TABLE 1 Soil characteristics of Control and Boron fertilized plots (0.02 g/m² boron as Borax) in a Cerrado grassland (for the methods used, see Appendix S1)

Soil attribute	Control plots	Boron plots	t-Value	p-Value
Boron (mg/kg)	0.02 (0.01)	0.11 (0.03)	7.612	<.001
Aluminum (mg/kg)	32 (5)	32 (6)	0.098	.923
Calcium (mg/kg)	92 (18)	96 (12)	0.575	.572
Copper (mg/kg)	10 (3)	10 (3)	0.355	.726
Iron (mg/kg)	5.0 (2.1)	4.5 (1.1)	0.394	.698
Magnesium (mg/kg)	31 (7)	32 (11)	0.116	.908
Manganese (mg/kg)	5.6 (1.2)	5.1 (1.1)	0.943	.358
Phosphorus (mg/kg)	1.2 (0.6)	1.9 (1.0)	1.698	.106
Potassium (mg/kg)	27.4 (19)	23.4 (11.7)	0.478	.638
Sulfur (mg/kg)	20.2 (5.9)	16.4 (2.7)	1.881	.076
Zinc (mg/kg)	0.06 (0.02)	0.04 (0.02)	1.658	.114
pH	4.4 (0.7)	4.9 (1.1)	0.993	.333
Organic matter (g/kg)	7.6 (1.8)	7.6 (1.5)	0.139	.890

Note: Values shown represent means and standard deviations of 10 samples ($df = 9$), t -values, and p -values resulting from Student's t tests.

3.2 | Mesocosm experiment

Boron fertilization promoted a significant increase in soil B comparing unvegetated Control and fertilized plots (0.005–0.4 mg/kg, $p < .001$). Growth of all three noninvasive grasses was increased with B fertilization, with B applications promoting biomass of *Hyparrhenia rufa*, *Digitaria insularis*, and *Melinis minutiflora* and height of *Melinis repens* (Figure 3; Appendix S5). The first two species also had a significantly higher B stock (biomass $\times$ B content), and *M. repens* showed a tendency for this ($p = .068$) (Figure 3). Total biomass of the alien invasive grass *Melinis minutiflora* also significantly increased upon B addition, but the increase in B stock of this species was not significant. *Sida cerradoensis* significantly decreased biomass upon B addition (Appendix S5). Aluminum concentrations in plant tissues of *Hyparrhenia rufa* and *Digitaria insularis* decreased significantly under B fertilization (Appendix S6). The native forbs (*Waltheria indica* and *Calopogonium mucunoides*) and the alien invasive grass *Urochloa decumbens* did not respond to B addition in the mesocosm experiment in terms of biomass, height, or nutrient concentrations (Figure 3; Appendix S5 and Appendix S6). No effect of B addition was detected on root mass ratio (Appendix S5).

4 | DISCUSSION

Although it is widely known that B is an essential element for plants (Dell & Huang, 1997; Goldbach et al., 2001; Gupta, 1979; Loomis & Durst, 1992; Warington, 1923) and that its addition stimulates growth of some dicotyledonous crop plants, this work is, to our knowledge, the first to demonstrate that B can stimulate growth of

monocotyledonous plants and that this element can have implications in preserving grasses in natural, nonagricultural systems.

Silva et al. (2016) reported that the response to B additions may be greater in soils with low organic matter content. This resembles the situation of the degraded experimental area of this study. Indeed, B addition promoted significant increases in total vegetation biomass and biomass of grasses in the studied area in the second harvest. The lack of response in the first harvest might have been caused by the fact that most of the biomass harvested grew before the B addition since vegetation was not clipped before the application of the fertilizer. Moreover, fertilization experiments tend to show clearer patterns of response after a lag phase of low response (Güsewell, Koerselman, & Verhoeven, 2002).

In contrast to previous findings in literature where B addition stimulated growth of forbs (Taylor & MacFie, 1994), in our study B fertilization had the greatest effect on the biomass production of grasses. The grasses in the field experiment area were for 90% composed by the alien but noninvasive grass *Hyparrhenia rufa*. The other 10% was made up by the native Cerrado grasses *Sporobolus indicus* and *Setaria parviflora*. The enhanced growth of these grasses in the field was supported by the results of our mesocosm experiment, where also four grass species (*Hyparrhenia rufa*, *Digitaria insularis*, *Melinis repens*, and *Melinis minutiflora*) increased either their biomass or height upon B addition, whereas forbs did not respond or even decreased in biomass (*Sida cerradoensis*). Noteworthy, the B stocks of *H. rufa*, *D. insularis*, and *M. repens* changed significantly or tended to change upon B addition, which in combination with the increased biomass and only slightly increased B concentrations is a sign of B limitation; that is, these plants invested the additional acquired B in additional growth. For *M. minutiflora*, B deficiency is less clear because this species did not increase the B stock, and hence growth of this species and also of *Sida cerradoensis* might have been affected by another factor that was altered by the Borax fertilization.

Higher pH upon B addition could have increased availability of other nutrients than B (cf. Olde Venterink, 2016). However, soil analyses revealed that none of the measured macro- or micronutrients had significantly different concentrations after fertilization with Borax and the effect of B on soil pH was clearly not significant ($p = .333$). Moreover, K concentrations in plants increased significantly ($p = .007$) and P concentrations tended to increase as well ($p = .064$). Boron deficiency might have reduced the acquisition of P and K due to the reduced ATPase activity and/or changes in membrane permeability (Pollard, Parr, & Loughman, 1977; Shorrocks, 1990), which can be rapidly restored by the addition of B (Pollard et al., 1977). Both results suggest that plant response to Borax fertilization may be mainly caused by increased B availability rather than to chemical facilitation.

The addition of B induces K absorption because of increased cell membrane permeability, as demonstrated in a laboratory experiment performed by Schon, Novacky, and Blevins (1990). Additions of B to *Helianthus annuus* in a mesocosm experiment (Barman et al., 2014), to *Vicia faba* in a climate chamber (Robertson & Loughman, 1973), and to *Oryza sativa* in the field (Kumar, Arora, & Hundal, 1981) resulted

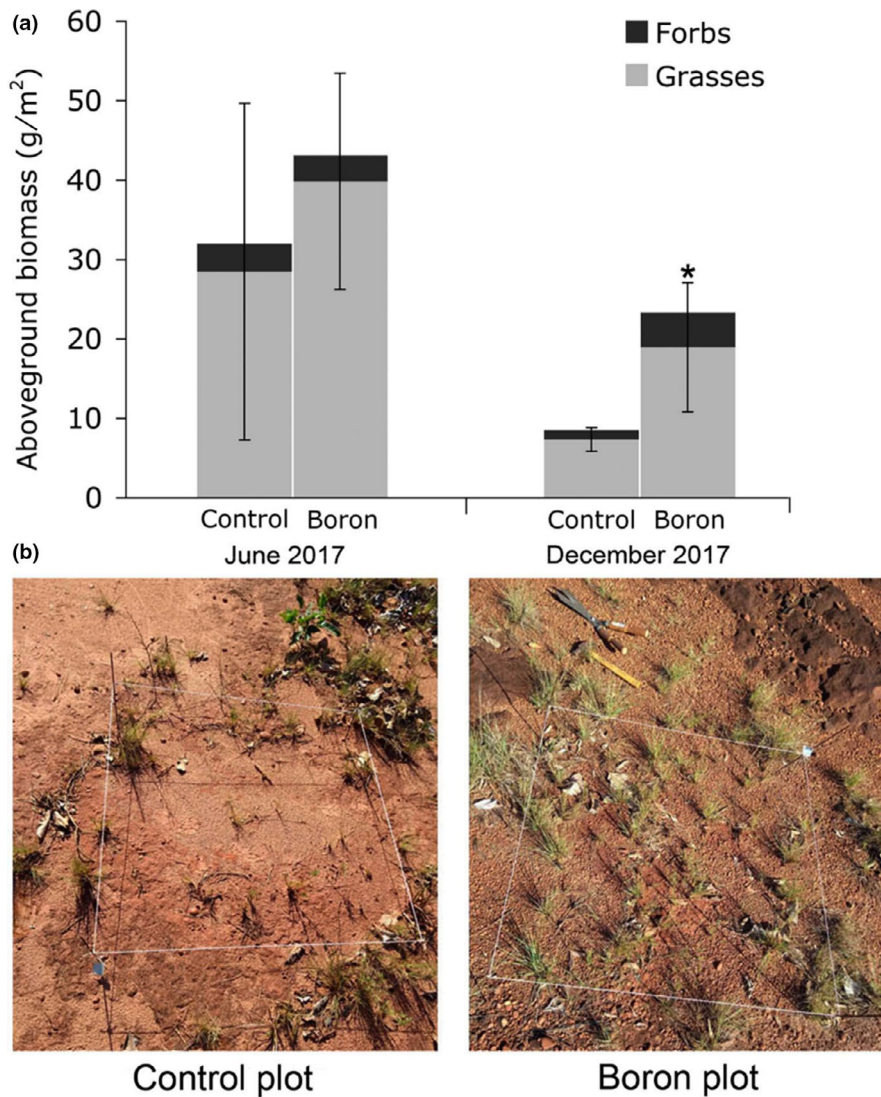


FIGURE 1 Biomass production of a Cerrado grassland in response to boron addition (0.02 g/m² boron as Borax). (a) Aboveground biomass responses to the addition of boron over two harvest events in a Cerrado grassland. The effect of boron addition on total aboveground biomass was tested using Student's *t* test, $p < .05$. Error bars correspond to the standard deviations of the means of total aboveground biomass ($N = 10$). An asterisk indicates a significant difference for total aboveground biomass between treated and Control plots (for functional groups see Appendix S3). (b) Photographs of one Control plot and one plot treated with boron in December 2017

in increased K concentrations in the plants. Although some studies also detected increases in P concentrations in plants such as *Vicia faba* (Robertson & Loughman, 1973), *Gossypium hirsutum* (Ahmed et al., 2011), and *Nicotiana tabacum* (López-Lefebvre et al., 2002) after B fertilization, the reason why foliar P increases after B fertilization is less clear (Rehman et al., 2018) but may be a result of higher cell nuclei metabolism (Shireen et al., 2018).

Boron addition can promote root growth in acidic and high Al soils (Blevins & Lukaszewski, 1998; Lenoble, Blevins, Sharp, et al., 1996; Uluisik, Karakaya, & Koc, 2018) as observed in two grasses in the mesocosm experiment in this study. In high or intermediate pH soils, Al is not available to plants because it is present as Al hydroxides. However, at pH levels below 5 free Al ions increase in the soil solution and might cause plant growth limitation (Kochian, 1995) by impeding root elongation (Čiampovová, 2002). A recent study showed that B deficiency contributes to the Al-induced inhibition of root elongation by stimulating Al accumulation in the transition zone of the lateral roots of pea plants (*Pisum sativum*) and suggests that plasma membrane-H⁺-ATPase is downregulated, resulting in higher root surface pH and therefore decreasing Al accumulation (Li

et al., 2018). In alfalfa (*Medicago sativa*) and squash (*Cucurbita pepo*), B addition alleviated Al toxicity (Lenoble, Blevins, Sharp, et al., 1996) and promoted positive effects on root and shoot growth. In trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*), B addition promoted growth via root protection against Al-induced oxidative stress (Yan et al., 2019) by stimulating antioxidant enzymes (Riaz et al., 2018). The underlying biochemical and physiological mechanisms regulating B-induced alleviation of Al toxicity also include cell transport of lipids between membranes (Zhou, Yang, Qi, Guo, & Chen, 2015) and cell wall modification (Li et al., 2017) either due to reduced binding sites for Al (Yu et al., 2009) or by conserving its integrity (Zhou et al., 2015).

Notably, no evidence for beneficial effect of B on plant growth has been reported yet for monocotyledonous plants during vegetative growth phases. Boron addition was specifically tested on the cultivated grass wheat, whereby no alleviation of Al toxicity could be achieved with B addition (Taylor & MacFie, 1994). We could show in this study that B fertilization improved growth of four grasses, had a negative effect on growth of one forb, and had no effect on growth of the other three plant species (two forbs and one alien invasive plant). One of the B-limited grasses, *Hyparrhenia rufa*, was

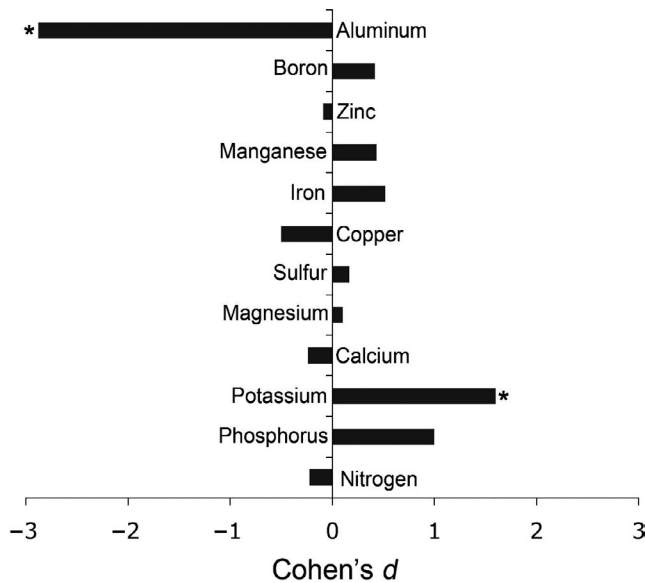


FIGURE 2 Effect sizes of boron addition (0.02 g/m² boron as Borax) on aboveground nutrient concentrations of grasses (mainly composed of *Hyparrhenia rufa*) in a Cerrado grassland. Positive values show that concentrations in Boron fertilized plots were higher than in the Control plots. Asterisks indicate significant differences (Student's *t* test, $p < .05$) between Boron fertilized and Control plots ($N = 10$). For full statistical results, see Appendix S4

sensitive to increasing Al by strongly decreasing yield (Brady, 1981), but information on Al tolerance is lacking for the other B-limited grasses, *Digitaria insularis* and *Melinis repens*. In contrast, some plants that were indifferent toward B addition in the mesocosm experiment were reported to be tolerant to soil Al: that is, the legume *Calopogonium mucunoides* (Meda & Furlani, 2005) and the alien invasive grasses *Melinis minutiflora* and *Urochloa decumbens* (Brady, 1981; Martins, Hay, Walter, Proença, & Vivaldi, 2011). The latter species even increased in yield after Al addition (Brady, 1981). These different plant responses in relation to B fertilization and Al uptake are in accordance with the observed lower concentrations of Al in the field grasses (composed 90% of *Hyparrhenia rufa*) and in two mesocosm grasses under B fertilization and point to the direction that B fertilization might promote plant growth by alleviating Al toxicity in these Cerrado plants, as previously detected Li et al. (2018) in laboratory essays with model plants. Hence, our results are in line with previous studies showing that B deficiency of plants may be associated with Al toxicity, and it is worth to investigate to which extent B deficiency can also occur under soil conditions where Al toxicity is less likely to be an important factor for plant growth (basic to alkaline soils with lower Al availability).

Increased growth of noninvasive grasses upon B addition in the Cerrado agrees with the findings of Lannes et al. (2016), who found that noninvasive grasses were limited by a combination of cations and micronutrients. Non-native invasive grasses, however, are limited by plant-available P and have strategies to overcome this limitation by exploiting the strategies of native plants that increase P availability (Lannes, 2012), whereas native forbs in Cerrado

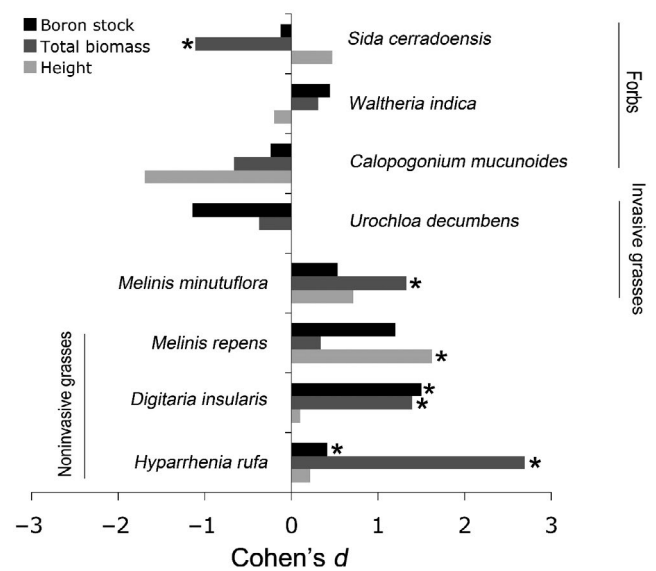


FIGURE 3 Effect sizes of boron addition (2 mg/kg boron as Borax) on biomass, height, and plant boron stocks of eight Cerrado plants cultivated in a screenhouse. Positive values show that values in Boron fertilized plots were higher than in the Control plots. Asterisks indicate significant differences (Student's *t* test, $p < .05$) between Boron fertilized and Control plots. For full statistical results, see Appendix S5

grasslands were not limited by nutrients in the Lannes et al. (2016) study. These results suggest that, among Cerrado grasses, the invasion potential seems to be related to the kind of nutrient limitation; that is, plants that respond to P fertilization or use other strategies to obtain P increase their chances of becoming successful invaders in this Al-rich biome, contrasting to those who are limited by a different nutrient like B. We note, however, that this study was performed in a degraded area in the Cerrado with plants growing in an area with exposed subsoil hardly containing Cerrado native grasses, and whether same patterns are observed in more preserved areas still deserves investigation. Understanding the real nature of nutrient limitation for different functional groups in degraded areas may help managers to consider appropriate approaches for restoring herbaceous Cerrado communities, especially concerning the management of alien invasive grasses.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was carried out within the framework of the International Joint Research Team FECC supported by the Vrije Universiteit Brussel (account number OZR2802BOF DBIOWER68). The authors would like to thank Danilo Silva Teixeira, Amanda Ribeiro Petroni, Lucas Ferreira, Lucas Lopes e Silva, and Mairê Viñales for field and/or laboratory assistance. Prof. Crístiele da Silva Ribeiro is acknowledged for helpful suggestions to improve the text. We thank the laboratory technicians Marcelo Rinaldi da Silva and Silvia Adriana Beltrame for helping to describe the methods on soil and plant nutrient analyses. Prof. Kátia L. Maltoni is highly acknowledged for allowing us to use the greenhouse facilities. We thank Timothy Sierens for administrative assistance.

CONFLICT OF INTEREST

The authors have no competing interests to report.

AUTHOR CONTRIBUTION

Luciola Santos Lannes: Conceptualization (lead); Data curation (lead); Formal analysis (supporting); Funding acquisition (lead); Investigation (lead); Methodology (lead); Project administration (lead); Resources (lead); Software (supporting); Supervision (lead); Validation (lead); Visualization (lead); Writing-original draft (supporting); Writing-review & editing (lead). **Harry Olde Venterink:** Resources (equal); Writing-review & editing (equal). **Matheus Roberto Leite:** Data curation (equal); Formal analysis (equal); Investigation (equal); Methodology (equal); Validation (equal); Writing-original draft (equal). **Jaqueline Nascimento Silva:** Data curation (equal); Formal analysis (equal); Investigation (equal); Validation (equal); Writing-original draft (equal). **Martina Oberhofer:** Writing-review & editing (equal).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

All data that support the findings of this study will be openly available at Dryad Digital Repository: Lannes, Olde Venterink, Leite, Silva, and Oberhofer (2020), Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.4b8gt93>.

ORCID

Luciola Santos Lannes  <https://orcid.org/0000-0002-0603-4071>

Harry Olde Venterink  <https://orcid.org/0000-0002-8963-1153>

Matheus Roberto Leite  <https://orcid.org/0000-0002-2982-9264>

Jaqueline Nascimento Silva  <https://orcid.org/0000-0003-2293-1458>

[org/0000-0003-2293-1458](https://orcid.org/0000-0003-2293-1458)

Martina Oberhofer  <https://orcid.org/0000-0001-7371-2496>

REFERENCES

- Alves, M. C., Nascimento, V., & Souza, Z. V. (2012). Recuperação em área de empréstimo usada para construção de usina hidrelétrica. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 6(8), 887–893. <https://doi.org/10.1590/S1415-43662012000800011>
- Barman, M., Shukla, L. M., Datta, S. B., & Rattan, R. K. (2014). Effect of applied lime and boron on the availability of nutrients in an acid soil. *Journal of Plant Nutrition*, 37, 357–373. <https://doi.org/10.1080/01904167.2013.859698>
- Batmanian, G. J., & Haridasan, M. (1985). Primary production and accumulation of nutrients by the ground layer community of cerrado vegetation of central Brazil. *Plant and Soil*, 88, 437–440. <https://doi.org/10.1007/BF02197500>
- Blevins, D. G., & Lukaszewski, K. M. (1998). Boron in plant structure and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49, 481–500. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.481>
- Bobbink, R., Hicks, H., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., ... deVries, W. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- Brady, N. C. (1981). *Advances in agronomy*. Cambridge, UK: Academic Press.
- Cech, P. G., Kuster, T., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2008). Effects of herbivory, fire and N₂-fixation on nutrient limitation in a humid African savanna. *Ecosystems*, 11, 991–1004. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9175-7>
- Çiampovora, M. (2002). Morphological and structural responses of plant roots to organ, tissue and cellular levels. *Biologia Plantarum*, 45(2), 161–171. <https://doi.org/10.1023/A:1015159601881>
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Hilldale: Lawrence Earlbaum Associates.
- Craine, J. M., & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27, 833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Dell, B., & Huang, L. (1997). Physiological response of plants to low boron. *Plant and Soil*, 193, 103–120. <https://doi.org/10.1023/A:1004264009230>
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., ... Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (2018). *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Rio de Janeiro, Brazil: Embrapa.
- Fageria, N. K. (2000). Níveis adequados e tóxicos de boro na produção de arroz, feijão, milho, soja e trigo em solo de Cerrado. *Revista Brasileira De Engenharia Agrícola e Ambiental*, 4, 57–62. <https://doi.org/10.1590/S1415-43662000000100011>
- Fay, P. A., Prober, S. M., Harpole, W. S., Knops, J. M. H., Bakker, J. D., Borer, E. T., ... Yang, L. H. (2015). Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1, 1–5. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.80>
- Galvão, E. Z. (1991). Micronutrientes e cobalto no rendimento da soja em solo de cerrado. *Revista Brasileira De Ciência do Solo*, 15(1), 117–120.
- Goldbach, H. E., Yu, Q., Wingender, R., Schulz, M., Wimmer, M., Findekle, P., & Baluska, F. (2001). Rapid response reactions of roots to boron deprivation. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164, 173–181. <https://doi.org/10.1002/1522-2624>
- Gupta, U. C. (1979). Boron nutrition of crops. *Advances in Agronomy*, 31, 273–307. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60142-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60142-X)
- Gupta, U. C. (1993). *Boron and its role in crop production*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Güsewell, S., Koerselman, W., & Verhoeven, J. T. A. (2002). Time-dependent effects of fertilization on plant biomass in floating fens. *Journal of Vegetation Science*, 13, 705–718. <https://doi.org/10.1658/1100-9233>
- Harpole, W. S., Ngai, J. T., Cleland, E. E., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Bracken, M. E. S., ... Smith, J. E. (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852–862. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x>
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Kochian, L. V. (1995). Cellular mechanisms of toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 46, 237–260.
- Kozovits, A. R., Bustamante, M. M. C., Garofalo, C. R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. C. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21, 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>
- Kumar, S., Arora, B. R., & Hundal, H. S. (1981). Potassium-boron synergism in the nutrition of rice. *Journal of the Indian Society of Soil Science*, 29(4), 563–564.
- Lannes, L. S. (2012). *Effects of soil nutrients upon native and alien invasive plants in the Brazilian Cerrado*. PhD thesis, ETH Zürich. Retrieved from <https://doi.org/10.3929/ethz-a-007339355>
- Lannes, L. S., Bustamante, M. M. C., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2016). Native and alien herbaceous plants in the Brazilian Cerrado are (co-)limited by different nutrients. *Plant and Soil*, 400(1), 231–243. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2725-9>

- Lannes, L. S., Olde Venterink, H., Leite, M. R., Silva, J. N., & Oberhofer, M. (2020). Boron application increases growth of Brazilian Cerrado grasses. *Dryad Dataset*, <https://doi.org/10.5061/dryad.4b8gtht93>.
- Lenoble, M. E., Blevins, D. G., & Miles, R. J. (1996). Prevention of aluminium toxicity with supplemental boron. 2. Stimulation of root growth in an acidic, high-aluminium subsoil. *Plant, Cell and Environment*, 19, 1143–1148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00429.x>
- Lenoble, M. E., Blevins, D. G., Sharp, R. E., & Cumbie, B. G. (1996). Prevention of aluminium toxicity with supplemental boron. 1. Maintenance of root elongation and cellular structure. *Plant, Cell and Environment*, 19, 1132–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00428.x>
- Li, X., Li, Y., Mai, J., Tao, L., Qu, M., Liu, J., ... Yu, M. (2018). Boron alleviates toxicity by promoting root alkalization in transition zone via polar auxin transport. *Plant Physiology*, 177(3), 1254–1266. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00188>
- Li, X. W., Liu, J. Y., Fang, J., Tao, L., Shen, R. F., Li, Y. L., ... Yu, M. (2017). Boron supply enhances aluminum tolerance in root border cells of pea (*Pisum sativum*) by interacting with cell wall pectins. *Frontiers in Plant Science*, 8, 3749. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00742>
- Loomis, W. D., & Durst, R. W. (1992). Chemistry and biology of boron. *BioFactors*, 3, 229–239.
- López-Lefebvre, L. R., Rivero, R. M., García, P. C., Sánchez, E., Ruiz, J. M., & Romero, L. (2002). Boron effect on mineral nutrients of tobacco. *Journal of Plant Nutrition*, 25(3), 509–522. <https://doi.org/10.1081/PLN-120003379>
- Malavolta, E., Vitti, G. C., & Oliveira, S. A. (1997). *Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações*. Piracicaba, Brazil: Potafos.
- Martins, C. R., Hay, J. D. V., Walter, B. M. T., Proença, C. E. B. P., & Vivaldi, L. J. (2011). Impacto da invasão e do manejo de capim-gordura (*Melinis minutiflora*) sobre a riqueza e biomassa da flora nativa do Cerrado sentido restrito. *Revista Brasileira de Botânica*, 34, 73–90. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000100008>
- Meda, A. R., & Furlani, P. R. (2005). Tolerance to toxicity by tropical leguminous plants used as cover crops. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(2), 309–317.
- Mendonça, R. C., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., Silva Júnior, M. C., Rezende, A. V., Filgueiras, T. S., & Nogueira, P. E. (2008). Flora Vascular do Cerrado. In S. M. Sano, & S. P. Almeida (Eds.), *Cerrado: Ambiente e flora* (pp. 288–556). Planaltina: Embrapa.
- Miatto, R. C., Wright, I. J., & Batalha, M. A. (2016). Relationships between soil nutrient status and nutrient-related leaf traits in Brazilian cerrado and seasonal forest communities. *Plant and Soil*, 404, 13–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2796-2>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C., daFonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nardoto, G. B., Bustamante, M. M. C., Pinto, A. S., & Klink, C. A. (2006). Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 191–201. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002865>
- Olde Venterink, H. (2016). Productivity increase upon supply of multiple nutrients in fertilization experiments: co-limitation or chemical facilitation? *Plant and Soil*, 408, 515–518. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3055-2>
- Pollard, A. S., Parr, A. J., & Loughman, B. C. (1977). Boron in relation to membrane function in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, 28, 831–841. <https://doi.org/10.1093/jxb/28.4.831>
- Raij, B., Andrade, J. C., Cantarella, H., & Quaggio, J. A. (2001). *Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais*. Campinas, Brazil: Instituto Agronômico.
- Rehman, A., Farooq, M., Rashid, A., Nadeen, F., Stuerz, S., Asch, F., ... Siddique, K. H. M. (2018). Boron nutrition of rice in different production systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 38, 25. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0504-8>
- Riaz, M., Wu, X., Yan, L., Hussain, S., Aziz, O., Shah, A., & Jiang, C. (2018). Boron supply alleviates Al-induced inhibition of root elongation and physiological characteristics in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Journal of Plant Interactions*, 13(1), 270–276. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1474391>
- Robertson, G. A., & Loughman, B. C. (1973). Rubidium uptake and boron deficiency in *Vicia faba* L. *Journal of Experimental Botany*, 24(83), 1046–1052.
- Schon, M. K., Novacky, A., & Blevins, D. G. (1990). Boron induces hyperpolarization of sunflower root cell membranes and increases membrane permeability to K⁺. *Plant Physiology*, 93, 566–571.
- Shireen, F., Nawaz, M. A., Chen, C., Zhang, Q., Zheng, Z., Sohail, H., ... Bie, Z. (2018). Boron: Functions and approaches to enhance its availability in plants for sustainable agriculture. *International Journal of Molecular Sciences*, 19, 1–20. <https://doi.org/10.3390/ijms19071856>
- Shorrocks, V. M. (1990). *Behavior, function and significance of boron in agriculture*. Report on an International Workshop at St. John's College, Oxford, England. 23–25 July 1990. Published by Borax Consolidated Limited, London.
- Shorrocks, V. M. (1997). The occurrence and correction of boron deficiency. *Plant and Soil*, 193, 121–148. <https://doi.org/10.1023/A:1004216126069>
- Silva, F. D. B., La, A., Panozzo, L. E., Lima, T. C., Berger, P. G., & Dias, D. C. F. S. (2016). Influence of boron on sunflower yield and nutritional status. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 47, 809–817. <https://doi.org/10.1080/00103624.2016.1146894>
- Sousa-Souto, L., Schoederer, J. H., & Schaefer, G. R. (2007). Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. *Austral Ecology*, 32, 758–765. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01756.x>
- StataCorp (2017). *Stata Statistical Software: Release 15*. College Station, TX: StataCorp LLC.
- Steidinger, B. (2015). Qualitative differences in tree species distributions along soil chemical gradients give clues to the mechanisms of specialization: Why boron may be the most important soil nutrient at Barro Colorado Island. *New Phytologist*, 206, 895–899. <https://doi.org/10.1111/nph.13298>
- Taylor, G. J., & MacFie, S. M. (1994). Modeling the potential for boron amelioration of toxicity using the Weibull function. *Canadian Journal of Botany*, 72, 1187–1196.
- Teixeira, D. S., Rezende, A. A., & Lannes, L. S. (2019). Response of vegetation and soil chemistry to sheep dung addition in a degraded Cerrado area. *Revista Brasileira De Engenharia Agrícola E Ambiental*, 23, 47–52. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v23n1p47-52>
- Turner, B. L., Zalamea, P.-C., Condit, R., Winter, K., Wright, S. J., & Dalling, J. W. (2017). No evidence that boron influences tree species distributions in lowland tropical forests of Panama. *New Phytologist*, 214, 108–119. <https://doi.org/10.1111/nph.14322>
- Ullisik, I., Karakaya, H. C., & Koc, A. (2018). The importance of boron in biological systems. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 45, 156–162. <https://doi.org/10.1016/j.jtemb.2017.10.008>
- Villela, D. M., & Haridasan, M. (1994). Response of the ground layer community of a cerrado vegetation in central Brazil to liming and irrigation. *Plant and Soil*, 163, 25–31. <https://doi.org/10.1007/BF00033937>
- Warington, K. (1923). The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants. *Annals of Botany*, 37, 457–466. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089871>
- Yan, L., Riaz, M., Du, C., Liu, Y., Zeng, Y., & Jiang, C. (2019). Ameliorative role of boron to toxicity of aluminum in trifoliate orange roots. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 179, 212–221. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.04.054>
- Yu, M., Shen, R., Xiao, H., Xu, M., Wang, H., Wang, H., ... Bian, J. (2009). Boron alleviates aluminum toxicity in pea (*Pisum sativum*). *Plant and Soil*, 314, 87–98. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9708-z>

Zhou, X.-X., Yang, L.-T., Qi, Y.-P., Guo, P., & Chen, L.-S. (2015). Mechanisms on boron-induced alleviation of aluminum-toxicity in *Citrus grandis* seedlings at a transcriptional level revealed by cDNA-AFLP analysis. *PLoS ONE*, 10(3), e0115485. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115485>

How to cite this article: Lannes LS, Olde Venterink H, Leite MR, Silva JN, Oberhofer M. Boron application increases growth of Brazilian Cerrado grasses. *Ecol Evol.* 2020;00:1–9. <https://doi.org/10.1002/ece3.6367>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.