UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Rodrigo Carvalho de Azevedo

Evidências experimentais para a associação entre o nível de relação filogenética e a intensidade de competição entre espécies de gramíneas exóticas e nativa

Orientador: Prof. Dr. Luis Maurício Bini

GOIÂNIA - GO
JUNHO – 2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Rodrigo Carvalho de Azevedo

Evidências experimentais para a associação entre o nível de relação filogenética e a intensidade de competição entre espécies de gramíneas exóticas e nativa

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae.*

Orientador: Prof. Dr. Luis Maurício Bini

GOIÂNIA - GO

JUNHO – 2009

Rodrigo Carvalho de Azevedo

Evidências experimentais para a associação entre o nível de relação filogenética e a intensidade de competição entre espécies de gramíneas exóticas e nativa

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae.*

APROVADA: Goiânia, 05 de Junho de 2009

Nome do integrante da banca

Nome do integrante da banca

Nome do Orientador
(Orientador)

DEDICATÓRIA

Ao meu pai, Geraldo Martins de Azevedo Filho e à minha avó, Cláudia Rosa Carvalho

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa recebida.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Luís Maurício Bini (ICB/UFG), pelo apoio e atenção ao meu trabalho e pela forma precisa e rigorosa com que intercedeu nos momentos-chave, desde minha primeira apresentação oficial do projeto deste Mestrado, nos quais procurei ser o mais atento possível.

Ao meu co-orientador, Prof. Dr. Tomás de Aquino Portes e Castro (IB/UFG), que recebe sempre seus alunos com generosidade e rigor acadêmico.

Ao Prof. Dr. Paulo de Marco Júnior (ICB/UFG), pelas rigorosas discussões científicas e teóricas que me possibilitaram avançar muito neste Mestrado e, certamente, em minhas futuras aulas, pesquisas e orientações.

Ao Prof. Dr. Sérgio Tadeu Meirelles (IB/USP), pelas discussões rigorosas e criativas sobre Ciência, Ecologia e Ecofisiologia Vegetal. Por estimular uma formação humanista sobre a sociedade em que vivemos e que precisa das soluções que desenvolvemos no meio acadêmico. Pelo apoio e confiança com que me ouve.

Aos professores do Departamento de Ecologia (ICB/UFG), pela dedicação e rigor com que ensinam e cobram ciência, evolução, ecologia e estatística de seus alunos.

À Profa. Dra. Vera Lúcia Gomes Klein (ICB/UFG) e ao Prof. Dr. Heleno Dias Ferreira (ICB/UFG) por me permitirem pesquisar em seus materiais.

Ao meu pai Geraldo Martins de Azevedo Filho, com amor e admiração, pelo apoio incondicional e por me ensinar a sempre aprender a viver.

A minha avó Cláudia Rosa Carvalho, pelo enorme amor incondicional e por ter feito de tudo para que minha vida fosse e seja sempre repleta de profunda alegria e beleza.

À minha família e, em especial, meu avô Geraldo Carvalho, referência inesquecível de caráter, generosidade, inteligência, sabedoria, conhecimento e amor (com profundas saudades), minha tia Irene Carvalho pela generosidade e amor com que dividiu comigo seus conhecimentos, criatividade, inteligência e humor, à minha tia Cláudia Maria Carvalho e minha prima Neuza Carrijo Malta por terem tornado menor a distância entre São Paulo e Goiânia, principalmente nos momentos mais difíceis.

A Ruben Abel Trucco, pelo apoio, dedicação e preocupação com que sempre recebeu (e recebe) a mim e a minha família.

À Simone Mitherhofer, pelo amor, apoio e companheirismo em todas as horas, com amor e profunda admiração.

Ao meu grande amigo Msc. Heury Souza Ferreira, pela grande amizade dentro e fora da Universidade, enobrecida pelo seu talento como cientista e ser humano.

Ao amigo Msc. Ivan Borel (UFG e IBAMA), pelos trabalhos em campo e momentos compartilhados com sua linda família.

Aos amigos Bruna Locardi, Msc. Carol Kujawski, Christian Assolant Flocke, Msc. Érico Demari e Silva, Fábio Brazil e Phd. Izabel Marques, Phd. Fernando de Pilla Varotti, Msc. Ingrid Amorosino e Msc. Rafael Nora Tannus, pela confiança mútua, apoio, discussões acadêmicas, amizade e arte.

Às Sras. Ângela, Antônia Olivetto, Lúcia Casal Machado e Rosinha pela preocupação e apoio.

À minha tia Regina Medeiros de Azevedo Saraiva, que me apresentou Goiânia e sempre me recebeu com carinho e atenção.

Aos colegas da turma de Mestrado, 2007, do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese.

Às colegas do Laboratório de Fisiologia Vegetal, Daiana Fernandes, Maloni Maffei e Olívia Machado de Almeida.

À Bárbara Regina Brandão de Araújo e Sara Lodi pela ajuda na execução deste trabalho.

À Gleizilene Braz P. dos Santos da Secretaria de Pós Graduação do ICB-UFG, pelo carinho, atenção e competência com que recebe todos os alunos.

À Gislaine Valéria Alencar do Laboratório de Análise de Sementes de Goiás (LASGO), pela doação das sementes.

E ao Luc que, pacientemente, aguardou o término desta Dissertação enrolado em meus pés.

Ciência talvez seja a única forma de nos protegermos de nós mesmos.

RESUMO GERAL

Invasões biológicas são atualmente umas das mais graves ameaças aos ecossistemas. Suas consequências estendem-se por toda a cadeia trófica, atingindo também comunidades e ecossistemas, com altos custos estimados para ações mitigadoras. Ao mesmo tempo revela-se um imenso experimento biogeográfico que possibilita a formulação de hipóteses sobre regras de assembléia de comunidades. Este trabalho testou a hipótese de que o nível de relação filogenética esta positivamente associado com a magnitude da interação competitiva, sendo maior para espécies mais aparentadas. Foram utilizadas duas espécies exóticas africanas (*Panicum maximum* e *Andropogon gayanus*) e uma nativa da América do Sul (*Paspalum atratum*-espécie focal) em um delineamento aditivo parcial para a combinação exótica-nativa, com aumento na densidade da espécie exótica. Os resultados mostraram maior efeito competitivo sobre a espécie focal quando na presença de *P. maximum* (mais próxima à focal), o que sugere que podem ser feitas predições sobre potenciais espécies invasoras com base na Hipótese de Naturalização de Darwin.

ABSTRACT GERAL

Biological invasions has been a major threat to whole biomes around the world, affecting communities and ecossistems with consequences to the trophic web. At the same time it is a huge biogeographical experiment that allows the formulation of hypotheses about the rules for communitie assembly. This study tested the hypothesis that the level of phylogenetic relationship is positively correlated with the magnitude of competitive interactions, being stronger for closer species. We used two exotic African species (*Panicum maximum* and *Andropogon gayanus*) and a native of South America (*Paspalum atratum*-focal species) in a partial additive design for the mix of native-exotic, with an increase in density of the exotic. The results showed greater competitive effect on the focal species when in the presence of P. maximum (closer to the focal), suggesting that predictions can be made on potential invasive species based on the Darwin's Naturalization Hypothesys.

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA ..... **V**

AGRADECIMENTOS ..... **VI**

RESUMO GERAL ..... **IX**

RESUMO GERAL ..... **X**

ABSTRACT GERAL ..... **XI**

SUMÁRIO ..... **XII**

INTRODUÇÃO **13**

MATERIAIS E MÉTODOS **18**

RESULTADOS **22**

COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA 25

DISCUSSÃO **26**

RELAÇÃO FILOGENÉTICA, INTENSIDADE DE COMPETIÇÃO E HIPÓTESE DE NATURALIZAÇÃO DE DARWIN 29

Introdução

Invasões biológicas representam atualmente umas das mais preocupantes ameaças à biodiversidade, não apenas pelo impacto real sobre comunidades e ecossistemas, mas também por firmarem-se como um processo crescente, com predições que apontam para a ampliação de suas conseqüências (Mack *et al.*, 2000). Seus efeitos se estendem além do ambiente, pelos prejuízos diretos e indiretos que causam ao setor público e privado e através do custo que as ações mitigadoras impõem (Mack *et al.*, 2000; Williams & Baruch, 2000).

Ao mesmo tempo, esta ameaça ambiental possibilita experimentos biogeográficos em largas escalas que oferecem oportunidades para a elaboração de hipóteses que testem a capacidade preditora de teorias científicas de dinâmica populacional, estruturação de comunidades e funcionamento de ecossistemas (Callaway & Maron, 2006).

ualmente há um consenso de que o processo [illegible] ıvasão biológica, entendido como a quebra de domínios e barreiras biogeográficas, ocorre no tempo evolutivo, como conseqüência de eventos geológicos e climáticos, e também no tempo ecológico, como conseqüência natural de eventos migratórios humanos, do aumento na circulação de pessoas em busca da ampliação de redes de comércio a partir das grandes navegações européias no início do Século XVI, crescendo exponencialmente a partir da Revolução Industrial (Figuras 1 e 2), e de mudanças climáticas atuais (di Castri, 1989). Tais eventos migratórios humanos contribuíram decisivamente para a dispersão deliberada e/ou acidental de plantas e animais (e seus parasitas), mas o processo de invasão biológica é recorrente em toda a história evolutiva. (di Castri, 1989).

De forma geral uma espécie pode ser considerada invasora quando encontra-se fora de sua área de ocorrência natural e forma populações abundantes e localmente dominantes, que persistem em sua nova área por muitas gerações (Richardson *et al.*, 2000), causando um declínio na riqueza e abundância de espécies nativas, através da introdução proposital (com intenções econômicas) e / ou acidental (Mack *et al.*, 2000). Esta alteração na diversidade de espécies nativas e invasoras produz efeitos que se propagam para outros níveis tróficos, pois levam a um declínio na diversidade de espécies de consumidores primários e secundários dentro dos ecossistemas (Baruch e Bilbao, 1999).

Referências segundo normas da revista Ecology (ESA).

Considerando as alterações que causam na estrutura de comunidades, o processo de invasões biológicas pode ser utilizado como um modelo capaz de gerar hipóteses testáveis sobre regras de assembléia de comunidades, estruturadas a partir de Modelos Neutros, nos quais os resultados da co-ocorrência das espécies não difere de resultados encontrados ao acaso, pois são ecologicamente equivalentes, ou de Modelos baseados na Teoria do Nicho em que a estrutura filogenética das espécies que co-ocorrem difere do acaso (Emerson & Gillespie, 2008; Fargionne *et al.*, 2003; Hubbel, 2005; Strauss *et al.*, 2006; Vamosi & Vamosi, 2007).

Adaptadas as predições de ambos os modelos às invasões biológicas e a partir do Modelo Neutro, a presença e colonização de um ambiente por uma espécie invasora é dependente apenas de dinâmicas estocásticas de dispersão, especiação por deriva genética e extinção por dinâmica estocástica, já que são competitivamente equivalentes. Pelos Modelos baseados na Teoria do Nicho, as espécies invasoras estabelecem-se e persistem no ambiente de acordo com suas habilidades competitivas frente a múltiplos fatores ambientais e às habilidades competitivas das espécies já presentes na área em questão.

Vários estudos reportam o impacto de espécies invasoras sobre a estrutura de comunidades por meio da alteração na abundância de nativas, seja através de relações bióticas agressivas como predação (Sugiura e Yamaura, 2009; Wiles, 2003), herbivoria (Kenis *et al.*, 2009), competição (Levine *et al.*, 2003; Duyck *et al.*, 2006), ou hibridização (Ellstrand & Schierenbeck, 2000). Características de espécies invasoras são também relacionadas aos impactos sobre a estrutura e função dos ecossistemas através, por exemplo, de alteração na produtividade (Anderson e Rosemund, 2007), na cadeia trófica (Baruch e Bilbao, 1999), na freqüência e intensidade de distúrbios como o fogo (D' Antonio e Vitousek, 1992), na ciclagem de nutrientes, como o nitrogênio (Vitousek e Walker, 1989; Vitousek *et al.*, 1987) e fósforo (Johnson *et al.*, 2009) e na taxa de decomposição da serapilheira (Ashton *et al.*, 2005; Drenovsky e Batten, 2007). Espécies invasoras também podem afetar o regime hídrico sazonal (Dyer e Rice, 1999) e dispersarem-se para áreas naturais ou já impactadas por outras espécies invasoras, onde suas características fisiológicas conferem vantagens adaptativas (Knight *et al.*, 2007), o que pode facilitar a própria dispersão destas espécies (D' Antonio e Vitousek, 1992; Vitousek *et al.*, 1987). Os impactos ecológicos estão associados também com conseqüências econômicas severas, como por exemplo, altos custos para erradicação ou controle de espécies invasoras em áreas naturais e diminuição da produção de sistemas agropastoris (Mack *et al.*, 2000) estimada em U$$138

bilhões de dólares por ano em custos totais (queda na produção mais atividades precaucionárias, como quarentena) (Pimentel *et al.*, 2000).

Estas diversas abordagens em estudos de invasões biológicas, que de forma geral abordam características dos ambientes e das espécies, têm possibilitado um poder preditivo cada vez maior sobre quais espécies exercerão o maior impacto sobre o ecossistema invadido (Mack, 1996; Williamson & Fitter, 1996; Fargione *et al.* 2003; Heger & Trepl, 2003; Callaway & Maron, 2006; Richardson & Pysek, 2008).

Estudos mais focados no ambiente predizem que sistemas mais diversos seriam mais resistentes às espécies exóticas (Naeem *et al.*, 2000), e estudos focados nas espécies (baseados nas idéias de Naturalização Filogenética de Darwin), postulam que as relações filogenéticas entre as espécies seriam determinantes para predizer a capacidade de invasão (Rejmánek & Richardson, 1996). Atualmente, com o aprimoramento das filogenias de vários grupos de organismos, esta abordagem pode testar se a distribuição de espécies em diferentes habitats é diferente do acaso e quais mecanismos de coexistência estão por trás da organização encontrada, a partir de estudos sobre o nicho (Webb *et al.* 2002).

De acordo com o conceito de inércia filogenética, espécies filogeneticamente relacionadas, como tendência, são mais similares, considerando diferentes características (e.g., morfológicas e de história de vida), do que pares de espécies escolhidas ao acaso. Assim, de acordo com a "hipótese de naturalização" de Charles Darwin (Darwin, 1859), espécies invasoras não se estabeleceriam com sucesso em regiões cujas comunidades nativas fossem dominadas por espécies filogeneticamente relacionadas com as primeiras porque tenderiam a apresentar sobreposição no uso dos recursos. Alternativamente, espécies invasoras poderiam apresentar maiores probabilidades de sucesso em ambientes cujas comunidades locais fossem compostas preponderantemente por espécies nativas filogeneticamente relacionadas com as primeiras. Neste cenário, nativas e exóticas apresentariam características similares (como esperado por relações de ancestralidade e pela conservação de nicho, Wiens & Grahan, 2005) e, portanto, seriam capazes de explorar ambientes similares (Strauss *et al.*, 2006). O sucesso da invasão, no entanto, dependeria do conjunto regional de espécies invasoras e de diferenças entre as capacidades competitivas das espécies nativas e exóticas.

Estas predições podem considerar, portanto, apenas características das espécies invasoras, como amplitude geográfica de ocorrência na área nativa, registro prévio de ocorrência de

invasão, grupos funcionais de aspectos reprodutivos, de história de vida ou fisiológicas, e características anatômicas e/ou morfológicas (Noble, 1989; Daehler e Strong, 1993; Rejmánek & Richardson, 1996), ou do ecossistema (Baruch & Bilbao, 1999). Podem também adotar uma abordagem relacional, que prediz que características de espécies invasoras, como tolerância à seca, por exemplo, seriam determinantes dentro de condições ambientais típicas de uma região (Ehrlich, 1989; Heger & Trepl, 2003).

Esta abordagem decompõe o processo de invasão biológica em estádios de invasão, superados pela seleção imposta por características ambientais predominantes em um determinado período, em espécies presentes nesta área e que possuam características adaptativas que lhes permitam um melhor ajuste para o desenvolvimento e reprodução (Richardson *et al.* 2000; Williamson & Fitter, 1996). Ela é reforçada a partir de fortes evidências empíricas demonstrando que poucas espécies que imigram tornam-se de fato invasoras de um ecossistema (Williamson & Fitter, 1996).

Apesar de haver um esforço de pesquisa sobre os impactos de espécies exóticas invasoras sobre a estrutura de comunidades e processos do ecossistema, os processos que estão por trás destes impactos não recebem a mesma atenção. Eles também podem gerar predições importantes para o diagnóstico precoce de uma espécie potencialmente invasora, para a caracterização de ecossistemas susceptíveis à invasão, para direcionar ações de restauro de área invadidas, e mesmo para avaliar impactos futuros de espécies invasoras em um cenário de mudanças climáticas (Levine *et al.*, 2003).

Uma abordagem possível em um estudo que objetive compreender os mecanismos que estão por trás dos impactos de espécies invasoras é avaliar habilidades competitivas de espécies exóticas e nativas, já que o processo de invasão biológica tem sido considerado como evidência do forte poder competitivo de espécies invasoras (Osunkoya *et al.*, 2005; Pivello *et al.*, 1999). A análise dos fatores físicos do ambiente (que são compartilhados) e das características das espécies em questão é, portanto, crucial para a caracterização da habilidade competitiva de uma espécie.

A invasão biológica por plantas, mais especificamente por gramíneas africanas com via C_4 de fixação do CO_2, tem como causa frequente o desmatamento de florestas pluviais neotropicais e formações savânicas para uso como pastagem (Pivello *et al.*, 1999; Williams & Baruch, 2000). Nestas áreas é comum observar ainda que elas se tornam invasoras em formações vegetacionais

ainda intocadas (em especial campos e savanas), dispersando-se de forma muito rápida, o que sugere um forte poder competitivo destas plantas exóticas frente às nativas, fatos válidos também para os Cerrados brasileiros (Pivello, 1999; Williams & Baruch, 2000).

Frente a este panorama, dentro da multiplicidade de recursos disponíveis no ambiente para o desenvolvimento vegetal, a análise de características morfológicas fornece informações importantes sobre como a espécie adquire e retém a energia presente na luz, sendo uma medida da amplitude do nicho da espécie (Osunkoya *et al.*, 2005; Stubbs & Wilson, 2004). Já foi reconhecido também que a cobertura vegetal é capaz de afetar a distribuição de luz dentro de dosséis e que, portanto, as estruturas de suporte e interceptação, afetam a competição por este recurso (Anten & Hirose, 1999, 2000; Tremmel & Bazzaz, 1993), sendo indicativos do poder competitivo de uma espécie. Estes parâmetros podem ser utilizados para quantificar a utilização dos recursos e de alocação de biomassa que representem a eficiência com que uma planta é capaz de explorar o ambiente para estabelecer-se na comunidade (Anten & Hirose, 1999, 2000; Nagel & Griffin, 2004). Na busca por níveis adequados de um recurso, plantas com porte mais alto podem ter uma vantagem sobre as demais, porque estão expostas ao ambiente onde é mais alta a incidência de luz e, ao mesmo tempo, as sombreiam, estabelecendo uma relação competitiva por interferência (Anten & Hirose, 1999, 2000).

Na busca por propriedades específicas de plantas exóticas dominantes a análise de características morfológicas envolve indiretamente, também, o acoplamento entre características fisiológicas e ecológicas (Williams *et al.*, 1995), cujos efeitos sobre a estrutura e funcionamento do ecossistema requerem uma análise comparativa dos parâmetros ecofisiológicos entre espécies nativas e exóticas (Williams & Baruch, 2000). Mais do que isto, a análise das comparações ecofisiológicas entre espécies nativas e exóticas que busque a amplitude da plasticidade fisiológica, precisa ser colocada no contexto das invasões biológicas (Wardle *et al.*, 1998; Williams *et al.*, 1995; Williams & Baruch, 2000).

Neste estudo, experimentos de adição envolvendo três espécies de Poaceae (uma nativa e duas exóticas) foram realizados com o objetivo de testar a hipótese de que o nível de relação filogenética está positivamente associado com a magnitude da interação competitiva. É esperado que a intensidade de competição seja mais acentuada para o par de espécies (considerando uma nativa e uma exótica) com maior relação filogenética.

Materiais e Métodos

As duas espécies exóticas escolhidas, *Panicum maximum* (Jack.) e *Andropogon gayanus* (Kunth.), são nativas do continente Africano e invasoras de pastagens em áreas tropicais da América do Sul. *Paspalum atratum* (Swallen) é nativa da América do Sul e também ocorre em pastagens. Estas espécies foram desenvolvidas por laboratórios de agronomia para utilização como forrageiras e suas escolhas buscaram padronizar os competidores por este critério, para evitar qualquer possível tendência nos resultados causada pela diferença entre o desenvolvimento de espécies exóticas (reconhecidamente agressivas) em relação a espécies nativas não selecionadas (Portes, T.A. e Valls, J.F.M. com. Pessoal). Uma hipótese filogenética proposta por Strauss et al. (2006) propõe maior proximidade filogenética entre *Paspalum atratum* e *Panicum maximum* (Figura 3).

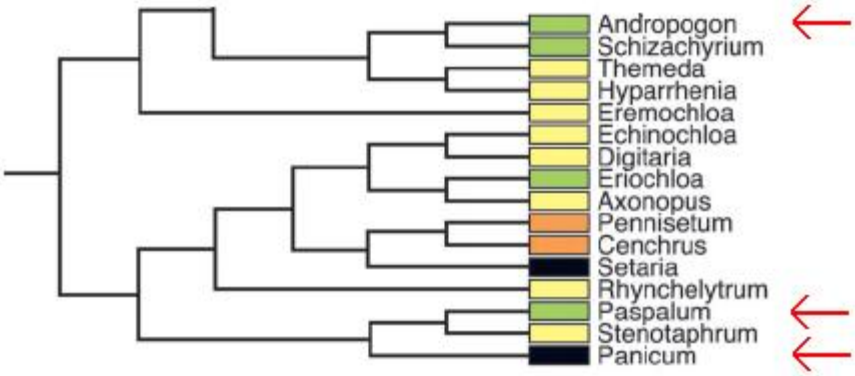

Figura 3. Hipótese filogenética para Gramineae proposta por Strauss *et al.* 2006. Note a distância relativa entre os gêneros *Andropogon* sp; *Panicum* sp e *Paspalum* sp.

O experimento foi conduzido em uma área de campo aberto e, portanto, livre de interferências ambientais causada por edificações e/ou vegetação adjacente, localizada na área de estufas do Departamento de Biologia Geral do Instituto de Ciências Biológicas da UFG (16° 36’

12’’ S & 49° 15’ 35’’ O). O clima da área é tropical semi-úmido, com umidade relativa média de 63,8% e temperatura média de 23,3 °C.

A análise da composição química do solo utilizado, antes do experimento, foi realizada pelo Laboratório de Análise de Solo e Foliar da Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos (UFG), e mostrou as seguintes características químicas: pH=5,2 ($CaCl_2$); P disponível (Mehlich I) = 2,3 mg/dm^3; K = 44,0 mg/dm^3; Ca = 5,7cmolc/dm^3; Mg = 0,5cmolc/dm^3; Al = 0,0 cmolc/dm^3 e Capacidade de Troca Catiônica = 9,4 cmolc/dm^3, o que atestou um solo com altos teores de Ca, médios de Mg e Matéria Orgânica, e baixos teores de P e K, sendo classificado como Latossolo Vermelho-Escuro Distrófico (Mozena, com. Pessoal).

Inicialmente foram realizados ensaios de germinação para avaliar o período necessário para que as espécies atingissem um desenvolvimento suficiente para o plantio. Esta avaliação foi necessária para padronizar o tamanho das mudas a serem plantadas (10,0 cm), evitando desta forma, quaisquer diferenças iniciais de tamanho que tendenciariam os resultados e análises finais. As sementes de cada espécie foram germinadas em papel-filtro dispostos em bandejas plásticas sem qualquer restrição hídrica ou tratamento químico, sob condições ambientais de temperatura e luminosidade.

Plântulas de mesmo tamanho foram transferidas para baldes plásticos com capacidade para 20 kg de solo, segundo cada tratamento especificado de acordo com o desenho experimental utilizado. Os baldes foram perfurados em sua base para drenar o excesso de água. A seguir foram adicionados 700g de argila expandida em sua base (para facilitar a percolação da água), e, em seguida, preenchido com substrato composto por Latossolo típico de Cerrado (coletado nas imediações das estufas do ICB - UFG Campus II) fertilizado por adubo composto por Nitrogênio – Fósforo – Potássio na proporção 4:30:10, e corrigido seu pH através da adição de 70g de calcário. A adubação seguiu a análise química do solo, em proporção adequada para o melhor desenvolvimento das gramíneas, segundo recomendação do Laboratório de Análise de Solos da Escola de Agronomia da UFG.

Os tratamentos foram montados segundo o desenho experimental Aditivo Linear (Figura 4), de acordo com Goldlberg & Scheiner (1993). Para esse experimento, *P. atratum* foi considerada a espécie focal, ou seja, o objetivo foi o de avaliar a resposta dessa espécie (em termos de ganho de biomassa) em relação ao aumento da densidade de duas espécies associadas, as exóticas *P. maximum* e *A. gayanus* (Goldlberg & Scheiner, 1993). Neste experimento aditivo,

a densidade da espécie focal foi mantida constante (um indivíduo) e as densidades das espécies associadas (exóticas) variaram entre zero (controle) e cinco indivíduos. Em cada balde, a distância entre os indivíduos foi mantida fixa e igual a 10 cm. Foram utilizadas quatro réplicas para cada um dos cinco tratamentos e para o controle de cada espécie invasora, e oito réplicas para o controle da espécie nativa totalizando, dessa forma, 56 unidades experimentais (20 baldes para cada espécie exótica e 16 baldes para a situação controle). As posições das unidades experimentais no campo foram inteiramente casualizadas.

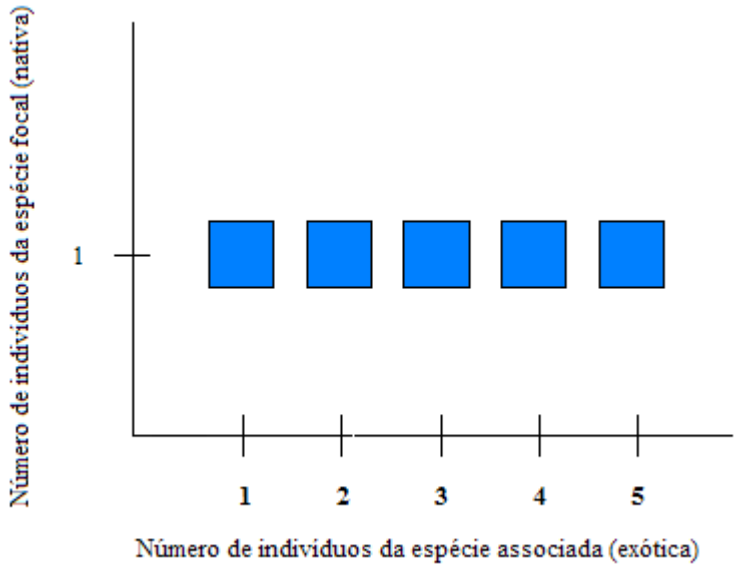

Figura 4. Representação esquemática do desenho experimental Aditivo Linear. Note que a densidade da gramínea nativa permanece constante, variando-se apenas a densidade da gramínea invasora.

O experimento foi executado entre 10/05/2008 e 02/08/2008, totalizando 53 dias, sem restrição hídrica, com aplicação de Tetrametrina 0,5% p/v (dimmy*pronto* II – Serv-San Saneamento Técnico e Comércio Ltda.) a cada duas semanas para eliminação de insetos herbívoros.

As seguintes variáveis respostas foram mensuradas: - espécie nativa: cada indivíduo foi avaliado quanto à Área Foliar Total (AFT) utilizando um medidor de Área Foliar (Modelo Li-Cor 3000), Massa Seca Aérea Total (MSA), Massa Seca Foliar (MSF) e Massa Seca do Caule (MSC),

obtidas após secagem em estufa a 80°C por 24 horas, e pesadas em balança de precisão, para avaliação das respostas da espécie nativa frente às crescentes densidades das espécies exóticas; - espécie invasora: avaliada a Massa Seca Aérea Total (MSAT) de cada indivíduo de cada espécie, após secagem em estufa (80°C por 24 horas) e posterior pesagem em balança de precisão. Esses resultados foram utilizados para quantificar os efeitos da competição intraespecífica entre os indivíduos de cada espécie exótica (mais o possível efeito da competição interespecífica com a espécie nativa, uma vez que um indivíduo de *P. atratum* estava presente em todas as unidades experimentais).

As análises preliminares dos dados demonstraram, em geral, que as variáveis respostas não apresentaram relações lineares com os valores da densidade. Portanto, uma vez que o experimento foi replicado (para as diferentes densidades das exóticas) e como recomendado por Cottingham *et al.* (2005), uma análise de variância simples (ANOVA) foi utilizada para testar o efeito do aumento da densidade das exóticas (*P. maximum* e *A. gayanus*) sobre a biomassa da espécie nativa (*P. atratum*). As médias dos valores de cada variável no controle e nos tratamentos, e os respectivos intervalos de confiança, foram plotadas contra a densidade da espécie invasora (eixo x) e o logaritmo da variável-resposta (eixo y).

No caso de efeitos significativos, o teste *a posteriori* de Newman-Keuls foi aplicado para verificar quais foram as diferenças detectadas pela ANOVA. O teste de Levene foi utilizado para testar o pressuposto da homogeneidade de variâncias. Antes das análises, todos os valores das variáveis respostas foram transformados em logaritmos.

O desenvolvimento da parte aérea de *Panicum maximum* e *Andropogon gayanus* foi avaliado a partir de uma regressão linear entre a massa seca total de cada espécie e sua densidade.

Resultados

Foram amostrados 62 indivíduos de *Andropogon gayanus* e 64 indivíduos de *Panicum maximum*, entre controles e tratamentos. A diferença observada entre o número de indivíduos das duas espécies invasoras ocorreu porque dois indivíduos de *Andropogon gayanus*, pertencentes a duas réplicas do tratamento da densidade um para um, morreram após o período de carência de três semanas. Este período foi adotado como sendo o mais adequado para espécies graminóides, por não representar um intervalo de tempo suficientemente grande para que os indivíduos pertencentes aos baldes-estoque estabeleçam entre si competição intraespecífica e, portanto, fiquem impossibilitados de serem transferidos para baldes onde por acaso tenha ocorrido a perda de um ou mais indivíduos da mesma espécie.

Foram amostrados também 46 indivíduos de *Paspalum atratum* entre tratamentos e controles. Após o período de carência de três semanas de desenvolvimento das espécies, em todos os tratamentos pertencentes ao conjunto com *Panicum maximum* não houve perda de nenhum indivíduo de *Paspalum atratum*, não sendo, portanto, necessária a substituição de qualquer um deles por outro dos baldes-estoque. Para o conjunto de tratamentos com *Andropogon gayanus*, apenas houve perda de dois indivíduos de *Paspalum atratum* no tratamento com freqüência de um para um, não sendo, portanto, substituídos.

Somente *P. maximum* causou um decréscimo significativo na biomassa de diferentes módulos botânicos e na área foliar de *P. atratum* (Tabela 1; Figura 5). Em geral, considerando as diferentes variáveis resposta, as magnitudes dos valores de *F* e, portanto, dos níveis de significância, foram similares. No entanto, de acordo com o teste *a posteriori* de Newman-Keuls, somente os valores médios do grupo controle (monocultura de *P. atratum*) foram significativamente maiores que àqueles estimados para quando a densidade de *P. maximum* foi maior que zero. Para todas as densidades, os valores de biomassa foliar foram maiores que os valores de biomassa do caule. Nas unidades experimentais em que *Andropogon gayanus* esteve presente não foi observado decréscimo significativo nas variáveis analisadas, o que sugere que processos competitivos não se estabeleceram.

Tabela 1 – Resultados da análise de variância (ANOVA) testando os efeitos dos aumentos das densidades de *P. maximum* e *A. gayanus* (espécies exóticas – associadas) sobre a biomassa de diferentes módulos botânicos e sobre a área foliar de *P. atratum* (espécie nativa – focal).

		N da exótica		Homogeneidade das variâncias	
Exótica	Variável	$F_{(5,22)}$	*P*	$F_{(5,22)}$	*P*
P. maximum	MSA	7.18	0.000	2.48	0.063
	MSF	6.96	0.000	2.83	0.041
	AF	6.21	0.001	1.53	0.221
	MSCaule	5.96	0.001	3.49	0.018
		$F_{(5,20)}$	*P*	$F_{(5,20)}$	*P*
A. gayanus	MSA	1.45	0.251	0.43	0.821
	MSF	1.30	0.304	0.54	0.743
	AF	1.83	0.153	1.29	0.308
	MSCaule	1.52	0.228	0.27	0.927

MSA, Massa Seca Aérea; MSF, Massa Seca Foliar; AF, Área Foliar; MSCaule, Massa Seca do Caule.

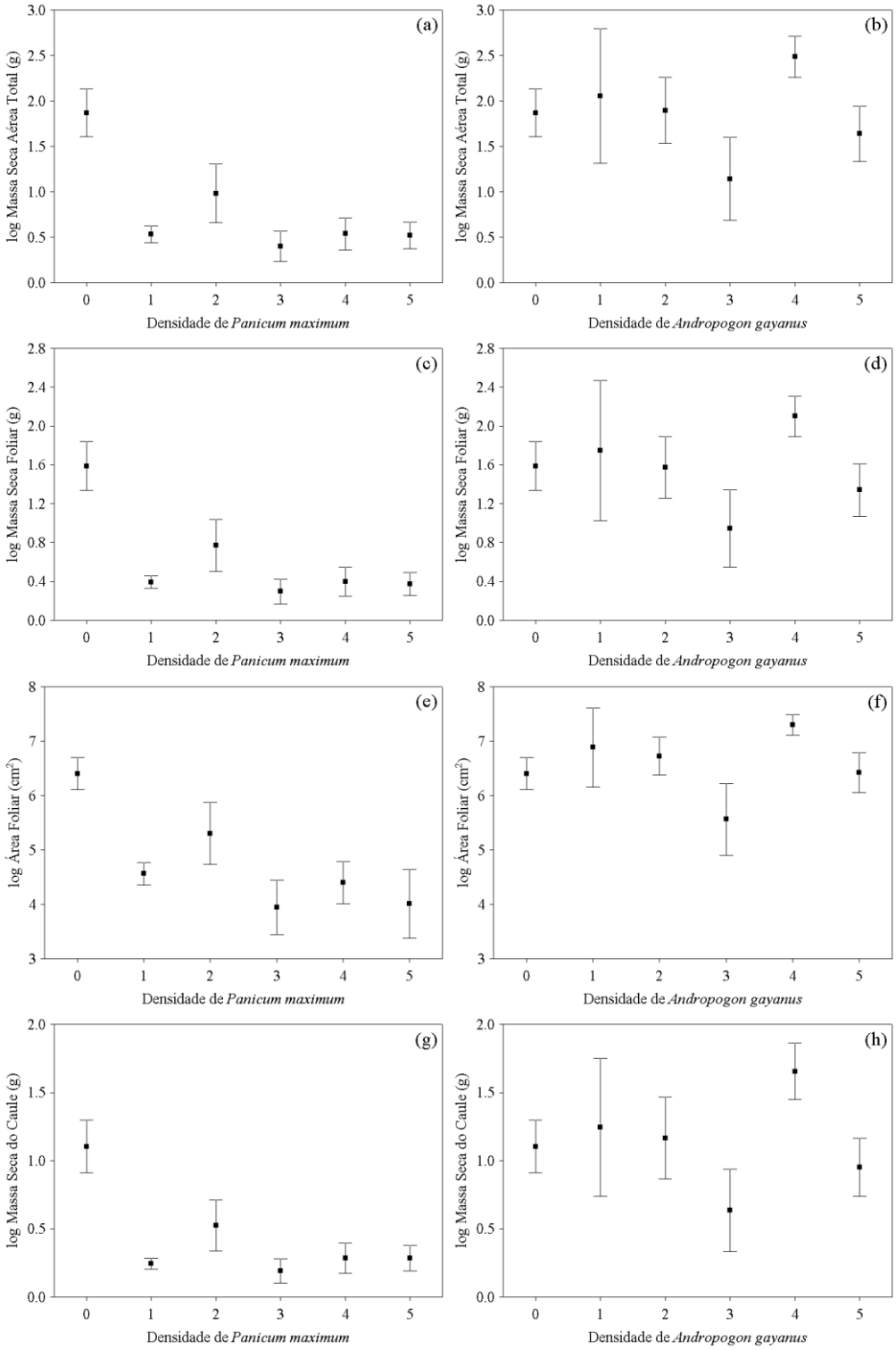

Figura 5 – Efeitos de densidades crescentes de espécies exóticas (*P. maximum* e *A. gayanus*) sobre a biomassa de diferentes módulos botânicos e sobre a área foliar de *P. atratum* (*n* = 8 para monocultura de *P. atratum* e 4 para densidades iguais a 1, 2, 3, 4 e 5 indivíduos das exóticas).

Competição intraespecífica

Os indivíduos de *Panicum maximum* diferiram quanto à Massa Seca Aérea Total entre os tratamentos a partir da proporção 2:1 (r^2= 0,90; P < 0,01; y = 1,90 – 0,17x) (Figura 6a). Por outro lado, não foram observadas diferenças na Massa Seca Aérea Total entre os indivíduos de *Andropogon gayanus* pertencentes tanto ao controle, quanto aos tratamentos (**r**^{2}= 0,11; P = 0,19; y = 0,27 + 0,08x) (Figura 6b).

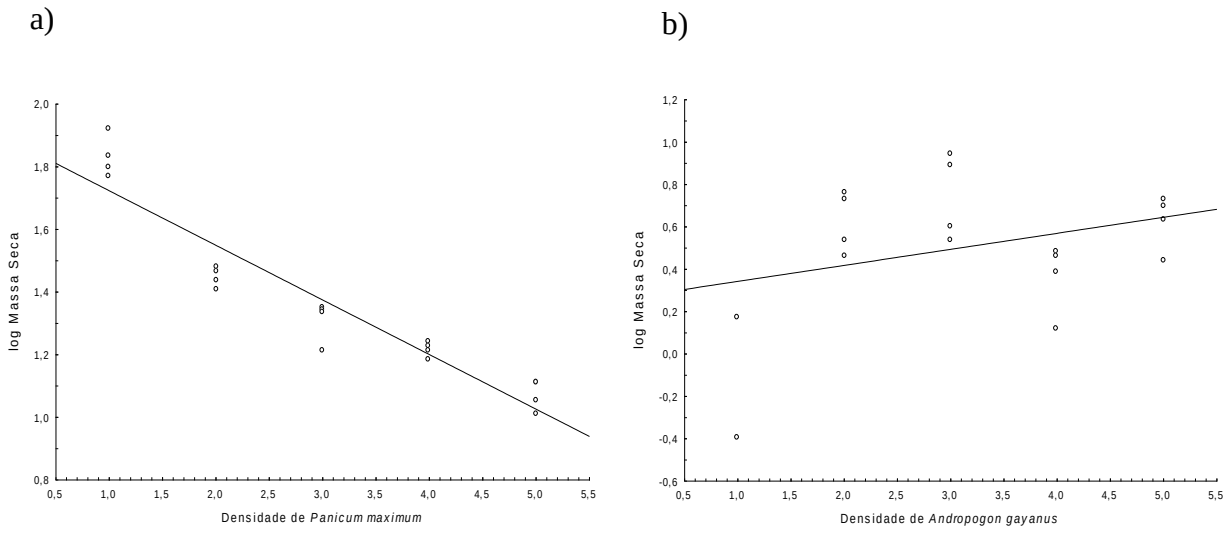

Figura 6. Massa Seca Aérea Total em função da densidade para (a) *Panicum maximum* e (b) *Andropogon gayanus*, na presença de *Paspalum atratum*.

Discussão

Panicum maximum foi a única espécie capaz de afetar significativamente as variáveis-resposta da gramínea nativa *Paspalum atratum*. O efeito de *Panicum maximum* foi significativo sobre o desenvolvimento da parte aérea de *Paspalum atratum*, evidenciado não apenas pela redução de toda sua massa aérea, mas também da biomassa de estruturas específicas como colmos e folhas, determinantes para o sucesso da planta em explorar a heterogeneidade do ambiente de luz estabelecido pela espécie exótica (Anten & Hirose, 1999, 2000).

A redução significativa na área foliar de *Paspalum atratum* sugere que os indivíduos analisados responderam com pouca eficiência à competição com *Panicum maximum*. Esta variável é uma forte preditora da quantidade de luz requerida para o desenvolvimento ótimo de uma espécie, fornecendo também evidências da capacidade de compensar restrições na disponibilidade deste recurso (Campos & Uchida, 2002). Desta forma, é esperado que, em ambientes sombreados, indivíduos de uma espécie com maior poder competitivo exibam áreas foliares significativamente maiores do que em áreas abertas (Campos & Uchida, 2002; Paciullo *et al.*, 2008; Gratani *et al.* 2006). Os dados sugerem, portanto, que o vigor de crescimento de *P. maximum* estabeleceu um ambiente com radiação fotossinteticamente ativa insuficiente para que o desenvolvimento da gramínea nativa, dentro dos tratamentos, fosse equivalente àquele observado no controle.

O decréscimo nos valores de massa seca foliar e massa seca do colmo da gramínea nativa também indicam baixa capacidade competitiva desta espécie frente a *Panicum maximum*. O decréscimo na massa seca da folha sugere que o sombreamento imposto por *Panicum maximum* sobre *Paspalum atratum* causou um decréscimo nos valores da atividade fotossintética em relação aos observados no controle (Gratani *et al.*, 2006). A queda na massa seca do colmo pode estar associada à diminuição na produção de novos órgãos e/ou com a diminuição em seu comprimento. Em ambos os casos, o efeito observado sugere uma diminuição na atividade fotossintética (Paciullo *et al*. 2008), mas não estiolamento (Peri *et al.*, 2007). Em análise conjunta com os resultados obtidos para a massa seca foliar, a redução estrutural em ambos os órgãos sob restrição de recursos sugere que não houve realocação de carboidratos e nutrientes para estruturas prioritárias, como esperado em situação de restrição de recursos.

Os valores de massa seca aérea total se comportaram de forma similar às variáveis medidas para folhas e colmos. A queda global na estrutura aérea está associada com atividades fisiológicas menos intensas (Knapp & Fahnestock, 1990; Musil *et al.*, 2009), o que significa que indivíduos de uma mesma espécie e de tamanhos diferentes apresentam diferenças significativas na capacidade de assimilar carbono, de interceptar luz, de produzir compostos orgânicos como açúcares e proteínas, de regular a perda de água e consequentemente manter estável o balanço de energia foliar. Hipóteses sobre a atividade fotossintética e concentração de clorofilas *a* e *b* por unidade de área foliar podem testar melhor os efeitos da presença da gramínea exótica na atividade fisiológica da espécie nativa (Musil *et al.*, 2009).

A redução no desenvolvimento dos vários órgãos da parte aérea de *Paspalum atratum* na presença de *Panicum maximum* indica que, muito provavelmente, o efeito competitivo observado foi por exploração de luz (interferência competitiva), e está de acordo com outros resultados observados em experimentos sobre competição com gramíneas (Shainsky & Radosevich, 1992; Dyer & Rice, 1999; Musil *et al.*, 2009). Os resultados encontrados neste trabalho sugerem também que o efeito competitivo sobre a espécie nativa termina por afetar também seu sucesso reprodutivo, sugerindo, portanto, uma queda na adaptabilidade desta espécie onde ela co-ocorrer com a gramínea exótica. Estas hipóteses podem ser testadas considerando como variáveis respostas as massas secas das inflorescências, das sementes e/ou suas taxas de germinação, de forma a elaborar predições sobre a viabilidade de populações de *Paspalum atratum*, assim como sua pressão potencial de propágulos, em áreas afetadas pela invasão biológica por *Panicum maximum* (Musil *et al.*, 2009).

Embora uma significativa redução tenha sido observada em todas as variáveis respostas na presença de *Panicum maximum*, não foram observadas diferenças significativas nestas variáveis com o aumento da densidade da espécie exótica, consideradas como tratamentos, ou seja, somente os valores médios estimados para o grupo controle (monocultura de *P. atratum*) diferiram significativamente dos demais (com densidade de *P. maximum* maior que zero). Este resultado sugere que a competição intra-específica entre indivíduos de *Panicum maximum* pode ter exercido um papel atenuador sobre a intensidade da competição interespecífica. De fato, a redução dos valores de massa de *P. maximum* com o aumento de sua densidade corrobora a hipótese de atenuação. Este efeito pode ser observado em formações vegetacionais densas, em que variáveis que descrevem o crescimento da planta (e.g., altura, massa seca aérea total ou

índice de área foliar) estão negativamente correlacionados com o aumento na densidade de indivíduos, um fenômeno conhecido como auto-redução (Londsdale & Watkinson, 1983; Ramírez & Bellot, 2009).

Este processo descreve a relação entre estas variáveis e a densidade de indivíduos, cuja reta ajustada aos dados plotados pode ter inclinação e interceptos em y variando, dependendo da área ocupada pela espécie (Londsdale & Watkinson, 1983; Ramírez & Bellot, 2009). Isto significa que a auto-redução pode ser regulada pela disponibilidade de recursos em uma área e pelas habilidades diferenciais, entre indivíduos e entre espécies, em explorá-los.

Desta forma, pode-se esperar que, embora a competição intraespecífica regule o desenvolvimento de indivíduos da espécie exótica, o impacto do seu desenvolvimento sobre a nativa depende de qual espécie exótica e da disponibilidade de recursos nas áreas sujeitas à invasão biológica. Londsdale & Watkinson (1982, 1983) e Ramírez & Bellot (2009) sugerem que podem ser encontrados padrões distintos de invasibilidade (como tempo necessário para uma espécie dominar uma determinada área, ou impactos na estrutura populacional de nativas ou no ecossistema, decorrentes da invasão) para uma determinada espécie exótica em áreas diferentes, o que reforça a abordagem relacional de Heger & Trepl (2003) na busca por espécies com maior poder de invasibilidade.

Considerando que *Panicum maximum*, ao contrário de *Andropogon gayanus*, foi capaz de afetar o desenvolvimento da gramínea nativa, como estes resultados podem ser aplicados a hipóteses que busquem predizer o potencial invasivo de uma espécie? Esta questão pode ser abordada a partir da caracterização filogenética das três espécies utilizadas neste trabalho, contidas na árvore filogenética de Gramineae proposta por Strauss *et al.* (2006), em que *Panicum maximum* está filogeneticamente mais próxima de *Paspalum atratum*, do que *Andropogon gayanus*.

Relação filogenética, intensidade de competição e hipótese de naturalização de Darwin

O declínio significativo da biomassa e área foliar da espécie nativa (*P. atratum*) em relação ao aumento da densidade de *P. maximum* (filogeneticamente mais relacionada com a nativa dentre as espécies analisadas nesse estudo) e a ausência de efeitos do aumento de densidade de *A. gayanus* sobre essa espécie nativa (filogeneticamente menos relacionadas), são resultados condizentes com a hipótese de que a intensidade de competição é maior entre espécies que são filogeneticamente mais relacionadas (e.g., Diez et al., 2008). A associação positiva entre o nível de relação filogenética e intensidade de competição é esperada porque espécies relacionadas apresentariam requerimentos similares (mediados por características similares) e, portanto, apresentariam maior sobreposição de nicho. A tendência de espécies reterem certas características ecológicas ao longo do processo evolutivo é conhecida como conservação do nicho e a importância dessa tendência tem sido frequentemente demonstrada na literatura recente (Wiens & Graham, 2005).

A associação entre nível de relação filogenética e intensidade de competição é geralmente assumida, mas raramente testada (ver Cahill *et al.*, 2008 para uma exceção). Assim, embora os resultados obtidos no presente estudo não possam ser extrapolados para um teste efetivo desta associação, eles indicam que ela pode existir.

A hipótese de naturalização de Darwin (HND) (Darwin, 1859) prediz que espécies exóticas com maior potencial de estabelecer populações persistentes em novas localidades são aquelas que apresentam menores relações filogenéticas com as espécies nativas dessas localidades, uma vez que as magnitudes das interações competitivas entre as espécies (exóticas e nativas) também seriam reduzidas (Daehler, 2001; Lockwood *et al.*, 2001; Strauss *et al.*, 2006). Esta hipótese foi corroborada para invasibilidade de gramíneas, sendo que exóticas filogeneticamente mais distantes das nativas tiveram maior sucesso no estabelecimento e nativas conseguiram prevenir o estabelecimento de exóticas mais próximas (Strauss *et al*., 2006), mesmo considerando níveis taxonômicos mais elevados, como gênero e família (Lockwood *et al.*, 2001). Maior resistência à invasão biológica também foi encontrada em comunidades em que foram introduzidas plantas exóticas de mesma guilda funcional das nativas (e.g., leguminosas, via fotossintética C3 e C4) (Fargione *et al*., 2003), o que sugere que espécies filogeneticamente distantes, ou, como previsto pela teoria da conservação de nicho, com pouca sobreposição de

nicho, como predadores com presas de diferentes tamanhos (Davies *et al.*, 2007), tendem a co-ocorrer com maior probabilidade do que o esperado pelo acaso.

No entanto, a HND também assume implicitamente que as espécies nativas deveriam apresentar maiores habilidades competitivas quando comparadas com exóticas ou, minimamente, que as maiores populações das espécies nativas seriam suficientes para reduzir o sucesso das exóticas através da ocupação prévia do espaço (Chadwell & Engelhardt, 2008**)**.

Como esperado pela HND, os resultados obtidos no presente estudo demonstram que a intensidade de competição foi maior entre as espécies que apresentam maiores relações filogenéticas (*P. atratum* e *P. maximum*). No entanto, o desenho experimental utilizado também possibilitou demonstrar que o efeito de *P. maximum* reduzindo a biomassa de *P. atratum* poderia ser ainda mais evidente se não existisse o efeito da auto-redução. Como também aventado por Darwin, um maior nível de relação filogenética com a comunidade nativa pode conferir uma vantagem para as espécies exóticas porque estas apresentariam características que são pré-adaptadas aos novos ambientes, superando as desvantagens potenciais causadas pela competição com as nativas (Duncan & Williams, 2002; Lambdom & Hulme, 2006). A profusa ocorrência de *P. maximum* na América do Sul é, bem como o resultado obtido no presente estudo, uma evidência contrária ao esperado pela HND. Muitos dos estudos que corroboram a HND foram realizados com dados biogeográficos compilados da literatura que estão sujeitos a diversos problemas de interpretação e vícios de amostragem.

Por outro lado, a Hipótese da Atração Filogenética prediz que espécies exóticas com maior potencial para estabelecer populações persistentes em novas localidades serão aquelas filogeneticamente mais próximas às nativas nestas áreas, porque a ocupação ocorreria através da seleção de características comuns de utilização de recursos, imposta por filtros ambientais. De fato, outros estudos indicam maiores taxas de naturalização para espécies de plantas exóticas com gêneros já representados na flora local, provavelmente devido ao compartilhamento de características entre exóticas e nativas, que compensou os efeitos negativos da competição e favoreceu o estabelecimento (Duncan & Williams, 2002). Em comunidades de bactérias foi encontrado padrão agregado em ambientes de baixa produtividade (dentro de um mesocosmo controlado), o que sugere que filtro ambiental foi mais importante do que competição para a assembléia desta comunidade (Horner-Devine & Bohannan, 2006). A estruturação de comunidades a partir do filtro ambiental foi encontrada também em espécies de parasitas de

peixes do gênero *Dactylogyrus*, indicando forte conservação de características ecológicas (Mouillot *et al.*, 2005).

Embora os resultados aqui apresentados possam sugerir que predições sobre espécies potencialmente invasoras podem ser feitas baseadas na Hipótese de Naturalização de Darwin (alertando tomadores de decisão, como gerentes de reservas e parques), há que se considerar que predições baseadas em uma ou outra teoria precisam necessariamente considerar mais do que três espécies, bem como as características do ambiente sujeito à invasão. Este reconhecimento aponta para a elaboração de experimentos baseados em modelos fatoriais como semeaduras controladas em área naturais, por exemplo.

Neste estudo, gramíneas se mostraram um modelo adequado para a realização de experimentos que testem hipóteses sobre regras de assembléia de comunidades e características determinantes de invasoras potenciais. Este grupo se distingue pela facilidade de obtenção de sementes, rápido crescimento, pequena área experimental exigida, manipulação rápida dos órgãos vegetais no período imediatamente pós-colheita e pequena duração de cada experimento, o que possibilita sua repetição com um período de três a quatro meses cada, manipulando diversas outras variáveis ambientais.

Pode-se concluir, portanto, que a intensidade de competição foi maior entre espécies filogeneticamente próximas e que a competição intraespecífica entre indivíduos de *Panicum maximum* atenuou a intensidade da competição interespecífica com *Paspalum atratum*, e o mesmo não foi observado para *Andropogon gayanus*.

Referências

Anderson, C. B., A. D. Rosemond. 2007. Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhances ecosystem function in Cape Horn, Chile. Oecologia **154**:141-153.

Anten, N. P. R., T. Hirose. 1999. Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. Journal of Ecology **87**:583-597.

Anten, N. P. R., T. Hirose. 2000. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. Oecologia **129**:186-196.

Ashton, I. W., L. A. Hyatt, K. M. Howe, J. Gurevitch, M. T. Lerdau. 2005. Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. Ecological Applications **15**:1263-1272.

Baruch, Z., B. Bilbao. 1999. Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C_4 grasses in a Neotropocal savanna. Oecologia **119**:510-520.

Cahill Jr., J. F., S. W. Kembel, E. G. Lamb, P. A. Keddy. 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **10**:41–50.

Callaway, R. M., J. L. Maron. 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years?. Trends in Ecology and Evolution **21**:369-374.

Campos, M. A. S., T. Uchida. 2002. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. Pesquisa Agropecuária Brasileira **37**:281-288.

Chadwell, T. B., K. A. M. Engelhardt. 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. Journal of Applied Ecology **45**:515-523.

Cottingham, K. L., J. T. Lennon, B. L. Brown. 2005. Knowing when to draw the line: designing more informative ecological experiments. Frontiers in Ecology and Environment **3**:145-152.

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

Daehler, C. C. 2001. Darwin's naturalization hypothesys revisited. The American Naturalist **158**:324-330.

Daehler, C. C., D. R. Strong Jr. 1993. Prediction and biological invasions. Trends in Ecology and Evolution **8**:380-381.

Darwin, C. 1859. The Origin of Species. John Murray, London.

Davies, T. J., S. Meiri, T. G. Barraclough, J. L. Gittleman. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. Ecology Letters **10:**146-152.

di Castri, F. 1989. History of biological invasions with special emphasis on the old world. Páginas 1-30 in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, M. Williamson, editors. Biological Invasions: A Global Perspective. SCOPE. John Wiley & Sons Ltd., USA.

Diez, J. M., J. J. Sullivan, P. E. Hulme, G. Edwards, R. P. Duncan. 2008. Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. Ecology Letters **11**:674-681.

Drenovsky, R. E., K. M. Batten. 2007. Invasion by *Aegilops triuncialis* (barb goatgrass) slows carbon and nutrient cycling in a serpentine grassland. Biological Invasions **9**:107-116.

Duncan, R. P., P. A. Williams. 2002. Darwin's naturalization hyphothesis challenged. Nature **417**:608-609.

Duyck, P. F., P. David, G. Junod, C. Brunel, R. Dupont, S. Quilici. 2006. Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous Tephritids in La Réunion. Ecology **87**:1770-1780.

Dyer, A. R., K. J. Rice. 1999. Effects of competition on resource avability and growth of a California Bunchgrass. Ecology **80**:2697-2710.

Ehrlich, P. R. 1989. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. Páginas 315-328 in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, M. Williamson, editors. Biological Invasions: A Global Perspective. SCOPE. John Wiley & Sons Ltd., USA.

Ellstrand, N. C., K. A. Schierenbeck. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? Proccedings of the National Academy of Sciences **97**:7043-7050.

Emerson, B. C., R. G. Gillespie. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. Trends in Ecology and Evolution **23**:619-630.

Fargione, J., C. S. Brown, D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. Proccedings of the National Academy of Sciences **100**:8916-8920.

Goldberg, D., S. M. Scheiner. 2001. ANOVA and ANCOVA: Field Competition Experiments. Pages 77-98 in S. M. Scheiner and J. Gurevich Editors. Design and Analysis of Ecological Experiments. Oxford University Press Inc., USA.

Gratani, L., F. Covone, W. Larcher. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. Trees **20:**549-558.

Heger, T., L. Trepl. 2003. Predicting biological invasions. Biological Invasions **5**:313-321.

Horner-Devine, M. C., B. J. M. Bohannan. 2006. Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. Ecology **87**:S100-S108.

Hubbel, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology **19**:166-172.

Johnson, P. T. J., J. D. Olden, C. T. Solomon, M. J. V. Zanden. 2009. Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. Oecologia **159**:161-170.

Kenis, M., M. A. A. Rozenberg, A. Roques, L. Timms, C. Péré, M. J. W. Cock, J. Settele, S. Augustin, C. L. Vaamonde. 2009. Ecological effects of invasive alien insects. Biological Invasions **11:**21-45.

Knapp, A. K., J. T. Fahnestock. 1990. Influence of plant size on the carbon and water relations of *Cucurbita foetidissima* HBK. Functional Ecology **4**:789-797.

Knight, K. S., J. S. Kurylo, A. G. Endress, J. R. Stewart, P. B. Reich. 2007. Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. Biological Invasions **9**:925-937.

Lambdon, P. W., P. E. Hulme. 2006. How strongly do interactions with closely-related native species influence plant invasions? Darwin's naturalization hypothesis assessed on Mediterranean islands. Journal of Biogeography **33:**1116-1125.

Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. Proccedings of the Royal Society of London **270**:775-781.

Lockwood, J. L., D. Simberloff, M. L. McKinney, B. von Holle. 2001. How many, and which, plants will invade natural areas?. Biological Invasions **3**:1-8.

Londsdale, W. M., A. R. Watkinson. 1983. Tiller dynamics and self-thinning in grassland habitats. Oecologia **60**:390-395.

Mack, R. N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. Biological Conservation **78**:107-121.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Londsale, H. Evans, M. Clout and F. B. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications **10**:689-710.

Mouillot, D., A. Simková, S. Morand, R. Poullin. 2005. Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. Oecologia **146:**269-278.

Musil, C. F., J. L. Arnolds, P. D. R. van Heerden, B. S. Kgope. 2009. Mechanisms of photosynthetic and growth inhibition of a southern African geophyte *Tritonia crocata* (L.) Ker. Gawl. by an invasive European annual grass *Lolium multiflorum* Lam. Environmental and Experimental Botany **66**:38-45.

Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy, S. Gale. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. Oikos **91**:97–108.

Nagel, J. M., K. L. Griffin. 2004. Can gas-exchange characteristics help explain the invasive success of *Lythrum salicaria*? Biological Invasions **6**:101-111.

Noble, I. R. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. Páginas 301-313 in J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, M. Williamson, editors. Biological Invasions: A Global Perspective. SCOPE. John Wiley & Sons Ltd., USA.

Osunkoya, O.O., F. E. Othman, R. S. Kahar. 2005. Growth and competition between seedlings of an invasive plantation tree, *Acacia mangium*, and those of a native Borneo heath-forest species, *Melastoma beccarianum*. Ecological Research **20**:205-214.

Paciullo, D. S. C., N. R. Campos, C. A. M. Gomide, C. R. T. Castro, R. C. Tavela, R. O. P. Rossielo. 2008. Crescimento de capim-braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. Pesquisa Agropecuária Brasileira **43**:917-923.

Peri, P. L., D. J. Moot, P. Jarvis, D. L. McNeil, R. J. Lucas. 2007. Morphological, anatomical, and physiological changes of Orchardgrass leaves grown under fluctuating light regimes. Agronomy Journal **90**:1502-1513.

Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. BioScience **50**:53-65.

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

Ramírez, D. A., J. Bellot. 2009. Linking population density and habitat structure to ecophysiological responses in semiarid Spanish steppes. Plant Ecology **200**:191-204.

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

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

Richardson, D. M., P. Pysek. 2008. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. Diversity and Distributions **14**:161-168.

Shainsky, L. J., S. R. Radosevich. 1992. Mechanisms of competition between douglas-fir and red alder seedlings. Ecology **73**:30-45.

Silvertown, J., K. McConway, D. Gowing, M. Dodd, M. F. Fay, J. A. Joseph, K. Dolphin. 2006. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. Proccedings of the Royal Society B **273**:39-44.

Strauss, S. Y., C. O. Webb, N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. Proccedings of the National Academy of Sciences **103**:5841-5845.

Stubbs, W. J., J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. Journal of Ecology **92**:557-567.

Sugiura, S., Y. Yamaura. 2009. Potencial impacts of the invasive flatworm *Platydemus manokwari* on arboreal snails. Biological invasions **11**:737-742.

Tremmel, D. C., F. A. Bazzaz. 1993. How neighbor canopy architecture affects target plant performance. Ecology **74**:2114-2124.

Vamosi, J. C., S. M. Vamosi. 2007. Body size, rarity, and phylogenetic community structure: insights from diving beetle assemblages of Alberta. Diversity and Distributions **13**:1-10.

Vitousek, P. M., L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Mueller-Dombois, P. A. Matson. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem developmentn in Hawaii. Science **238**:802-804.

Wardle, D. A., G. M. Barker, K. I. Bonner, K. S. Nicholson. 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems?. Journal of Ecology **86**:405-420.

Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeek, M. J. Donoghue. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics **33**:475-505.

Wiens, J. J., C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics **36**:519-539.

Wiens, J. J., C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics **36**:519-539.

Wiles, G. J., J. Bart, R. E. B. Beck Jr., C. F. Aguon. 2003. Impacts of the brown tree snake: patterns of decline and species persistence in Guam's avifauna. Conservation Biology **17**:1350-1360.

Williams, D. G., R. N. Mack, R. A. Black. 1995. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. Ecology **76**:1569-1580.

Williams, D. G., Z. Baruch. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. Biological Invasions **2**:123-140.

Williamson, M., A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. Ecology **77**:1661-1666.