



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Dinâmica populacional de uma gramínea invasora e um arbusto nativo: Implicações
para a restauração ecológica no Cerrado

Camila Prado Motta

Brasília, DF
Março de 2017



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Dinâmica populacional de uma gramínea invasora e um arbusto nativo: Implicações
para a restauração ecológica no Cerrado

Camila Prado Motta
Orientadora Dra. Isabel Belloni Schmidt

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília, DF
2017



Universidade De Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Camila Prado Motta

Dinâmica populacional de uma gramínea invasora e um arbusto nativo: Implicações
para a restauração ecológica no Cerrado
Banca examinadora

Profa. Dra. Isabel Belloni Schmidt
Presidente/PPGECL UnB

Prof. Dr. Aldicir Osni Scariot
Membro titular interno/PPGECL/UnB

Prof. Dr. Rodrigo Studart Corrêa
Membro titular externo/ PPGCA/FUB

Profa. Dra. Heloísa Miranda
Membro suplente/ PPGECL UnB

Dedicatória

Dedico este trabalho a memória dos meus pais Carlos Magno Motta e Leila Prado Motta, de quem eu sinto tanta saudade e que ficariam muito felizes em me ver trabalhando com tanto amor!

*Ninguém baterá tão forte quanto a vida.
Porém, não se trata de quão forte pode bater,
se trata de quão forte pode ser atingido
e continuar seguindo em frente.
É assim que a vitória é conquistada.
Rocky Balboa*

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus por me conceder a graça de cursar este mestrado após dois anos de tentativas, e por me dar forças para levantar dia após dia.

A minha orientadora, Isabel Schmidt, por todo apoio, incentivo, ensinamentos, conselhos, puxões de orelha, e por ser quase uma mãe para mim. Muito obrigada!

Aos professores que tive durante esses dois anos, Heloisa Miranda, Emerson Vieira, Mercedes Bustamante, Paulo César, Guarino Colli, Neander Heming, Aldicir Scariot, Edson Suji, Daniel Vieira, muito obrigada por todo ensinamento, suas aulas tiveram grande importância na minha formação como mestre.

A professora Sarah Caldas, por disponibilizar o laboratório de alelopatia para a realização do experimento de germinação.

Ao Alexandre Sampaio, Xandão! Muito obrigada por tudo! Seu apoio foi fundamental para eu estar onde cheguei!

Ao grande Claudomiro! Por me fazer brilhar os olhos a cada plantinha que vemos nascer e crescer!

Aos meus amigos e colegas do Coletivo Restaura Cerrado, Augusto, Gabi, Fabi, Keiko, Monique, Polliana, Max, Gustavo, Ana Carla, Alba, Carla, Maria Paula, Marina, Silvia. Muito obrigada por toda ajuda, sem vocês este trabalho não estaria aqui!

Aos meus colegas de pós-graduação, nós conseguimos! Muito obrigada por estarmos juntos e unidos durante todo o processo!

Ao CNPq pela bolsa concedida para a realização deste mestrado.

Aos membros da banca, pelo aceite em participar e avaliar este trabalho.

Aos meus amigos e familiares, meus irmãos, meus tios, minha tia-avó Mariete e minhas primas. Muito obrigada por todo apoio e incentivo!

Em especial, ao meu irmão Rafael Motta, por sempre me incentivar a continuar no caminho que escolhi seguir, sempre me apoiar e estar ao meu lado, te amo meu irmão!

Ao meu namorado, Felipe, muito obrigada pela paciência, pelo carinho e atenção, principalmente nos momentos em que eu mais precisei!

Resumo

A compreensão da dinâmica populacional de plantas é importante principalmente nos primeiros estágios sucessionais. Nestes estágios algumas espécies podem se tornar dominantes e alterar a trajetória sucessional do ambiente. Os estudos de dinâmica populacional em áreas de restauração podem ajudar a avaliar o sucesso dos projetos, e indicar quais processos demográficos estão afetando a persistência das populações. Neste trabalho, realizamos estudos de dinâmica populacional e análises matriciais de uma gramínea invasora (*Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster) e um arbusto nativo *Lepidaploa aurea* (Mart. ex DC.) em áreas experimentais de restauração de Cerrado. Apresentamos o capítulo 1 o estudo de dinâmica populacional com *L. aurea*, considerando uma cronosequência com três idades de estabelecimento desde a semeadura e duas condições de dominância. Neste capítulo também avaliamos como a densidade de indivíduos e riqueza de espécies arbóreas usadas em plantios de restauração variam entre as áreas dominadas por *L. aurea* e *U. decumbens*. Amostramos as populações em julho de 2015 e julho de 2016, em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO. Construímos quatro matrizes de transição representando as populações do 4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância (em áreas dominadas por *U. decumbens*). Somente a população do 2º ano em condição de dominância apresentou valores de λ maiores que um, indicando um aumento populacional. A análise de elasticidade mostrou que proporcionalmente λ é mais sensível a mudanças nas taxas vitais dos adultos maiores, em todas as populações, principalmente na mais velha (4º ano). A sobrevivência foi a taxa vital de maior elasticidade, ocorrendo um aumento da importância desta taxa vital conforme aumenta a idade das populações. Entre as populações de mesma idade e condições diferentes de dominância, a fertilidade foi mais importante para a dinâmica populacional da população não-dominante do que para a população dominante. As análises de LTRE indicaram que a redução da sobrevivência dos adultos maiores foi a principal causa das reduções no crescimento populacional observadas com o aumento da idade das populações. A redução da sobrevivência gerou maiores diferenças no crescimento populacional entre o 2º e o 3º ano após a semeadura. A condição de não-dominância gerou redução na sobrevivência dos indivíduos, mas esta foi em parte compensada por aumento na fertilidade. A densidade de indivíduos de 13 espécies arbóreas foi em média $15,1 \pm 1,2$ e $12,8 \pm 0,6$ indivíduos/m² em áreas dominadas por *L. aurea* e por *U. decumbens* respectivamente. O índice de Shannon foi de 2,03 e 2,10 para as parcelas dominadas por *L. aurea* e por *U. decumbens*, respectivamente. Estes resultados indicam que *L. aurea* pode ser uma espécie utilizada em projetos de restauração no Cerrado. Devido a características desta espécie, provavelmente suas populações se reduzirão no futuro não sendo mais tão dominantes do que quanto destas populações analisadas nos primeiros anos após a semeadura. Avaliamos, no capítulo 2, a dinâmica populacional de *U. decumbens* em diferentes condições de dominância (dominante e não-dominante, ou seja, em áreas dominadas por *L. aurea*). Encontramos que as duas populações apresentaram valores de λ menores que um, o que indicaria uma tendência de decréscimo populacional. A análise de elasticidade mostrou que os indivíduos maiores são os mais importantes para a dinâmica populacional da espécie em condição de dominância, e em condição de não-dominância os estágios A2, A3 e A4 são os mais importantes. A sobrevivência foi a taxa vital mais importante para as duas populações. A análise de LTRE evidenciou a influência das alterações nas taxas vitais dos indivíduos no estágio A3 para o pequeno aumento no valor de λ entre a população dominante e não-dominante. Enquanto que as diferenças nas taxas vitais dos indivíduos no estágio A4 contribuíram para redução dos valores de

λ na população não-dominante. A sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para o pequeno aumento do valor de λ na população não-dominante. Esses resultados demonstram que a competição com o arbusto nativo (*L. aurea*) teve pouco efeito na dinâmica populacional de *U. decumbens*. Embora os valores de λ encontrados indiquem uma tendência ao decréscimo populacional em condições estáveis, as populações de *U. decumbens* foram fortemente perturbadas antes do plantio de sementeira, e apresentam valores de λ similares a populações de espécies invasoras em estágios inicial e média de invasão. Mesmo que *L. aurea* tenha algum efeito na dinâmica de *U. decumbens*, a tendência é que este efeito minimize com o passar do tempo. A alta capacidade de rebrota desta espécie e a rápida recuperação das populações após fortes distúrbios (fogo e aragem) realizados para a sementeira direta indicam que é preciso manejar continuamente a área para o controle de *U. decumbens* para que sucesso da restauração seja alcançado.

Palavras chave: modelos matriciais, elasticidade, LTRE, *Lepidaploa aurea*, *Urochloa decumbens*.

Abstract

Understanding the population dynamics of plants can be especially important during early successional stages. At these stages, some species may become dominant and change plant community successional trajectory. Population dynamics studies in restoration areas can help to evaluate restoration success, and indicate which demographic process are affecting the persistence of populations. We carried out studies of population dynamics using matrix projection models of an invasive grass (*Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster and a native shrub *Lepidaploa aurea* (Mart. Ex DC.) in restoration areas in the Cerrado. In chapter 1, we analyzed *L. aurea* population dynamics considering a chronosequence of three years since direct sowing for restoration purposes, considering two conditions of dominance. We also evaluated density of individuals and richness of tree species sowed for restoration in areas dominated by *L. aurea* and *U. decumbens*. We sampled the populations in July 2015 and July 2016, in a restoration area in the Chapada dos Veadeiros National Park, GO. We build four transitions matrix representing the populations during their 4th, 3rd and 2nd year after direct sowing. For this last age of establishment, we also contrasted population dynamics in dominant vs. non-dominance condition (in areas dominated by *U. decumbens*). Only the population during the 2nd year of establishment in dominant condition presented values of λ greater than one, indicating a tendency of population increase. The elasticity analysis showed that λ is proportionally more sensitive to changes on vital rates of older adults in all populations, especially in the older one (4th year). Survival was the vital rate of higher elasticity, with an increased importance of this vital rate as the age of the populations increased. Fertility was more important for the population dynamics of the non-dominant population in comparison to the dominant population. LTRE analysis indicated that the reduction of survival rates in older adults was the main cause of reductions in population growth observed with increasing populations age. Survival rates decreases caused major differences in population growth between the 2nd and 3rd year after sowing. The non-dominance condition led to a reduction in the survival of the individuals, but an increase in fertility has partially compensated that effect on population growth rates. The density of individuals from 13 tree species was on average 15.1 ± 1.2 e 12.8 ± 0.6 individuals/m² in areas dominated by *L. aurea* and *U. decumbens* respectively. The Shannon index was 2.03 and 2.10 for the plots dominated by *L. aurea* and *U. decumbens*, respectively. These results indicate that *L. aurea* may be a useful species for restoration projects in the Cerrado. Due to the characteristics of this species, their populations will probably be reduced in the future, being no more dominant than in the populations analyzed in the first years after sowing. In chapter 2, we evaluated *U. decumbens* population dynamics in two dominance conditions (dominant and non-dominant). We found that the two populations presented λ values smaller than one, which would indicate a tendency of population decrease in stable environments. The elasticity analysis showed that the largest individuals are the most important for the population dynamics of this species in dominance condition, and in non-dominance condition the stages A2, A3 and A4 were the most important. Survival was the most important vital rate for both populations. LTRE analysis indicated that changes in the vital rates of individuals in stage A3 most influenced the small increase in λ value in non-dominant population compared to the dominant population. While differences in the vital rates of individuals in the A4 stage contributed to a reduction in λ values in the non-dominant population. Survival was the vital rate that most contributed to the small increase in λ value in the non-population. These results demonstrate that competition with the native shrub (*L. aurea*) had little

effects on the population dynamics of *U. decumbens*. Although the values found indicate a tendency to decrease population in stable conditions, the populations of *U. decumbes* were strongly disturbed (fire and soil plowing) before sowing. In the studied conditions, this species presented λ values similar to the ones described for invasive species populations in the initial and middle stages of invasion. Although *L. aurea* has some effect on the dynamics of *U. decumbens*, the tendency is that these effects will decrease over the time. The high sprout capacity of this grass species and the rapid recovery of populations after severe disturbances for direct seeding indicate that is necessary to continuously manage the area for control of *U. decumbens* in order achieve success in restoration.

Keywords: Matrix population models, elasticity, LTRE. *Lepidaploa aurea*, *Urochloa decumbens*.

Sumário

Introdução geral	13
Capítulo 1	22
Dinâmica populacional de um arbusto nativo em áreas com diferentes idades de restauração e diferentes condições de dominância	
Introdução	22
Perguntas:.....	24
Hipóteses:	25
Material e métodos	25
Espécie de estudo.....	25
Área de estudo	26
Delineamento amostral	27
Análise de dados	28
Resultados.....	34
Discussão.....	46
Capítulo 2	51
Dinâmica populacional de gramínea invasora (<i>Urochloa decumbens</i>): Implicações para a restauração ecológica do Cerrado	
Introdução	51
Perguntas	53
Hipóteses.....	53
Material e métodos	53
Espécie de estudo.....	53
Área de estudo	55
Delineamento amostral	55
Análise de dados	57
Resultados.....	63
Discussão.....	71
Conclusão geral.....	75
Referências Bibliográficas	76

Lista de tabelas

Introdução geral

Tabela 1. Área semeada, número de espécies semeadas, principais técnicas e avanços de técnicas de semeadura direta em área de restauração via semeadura direta no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, entre novembro de 2012 e novembro de 2016.

Capítulo 1

Tabela 1.1. Equação da matriz populacional de *Lepidaploa aurea* e taxas vitais: S: permanência, R: retrogressão, F: fertilidade e C: crescimento.

Tabela 1.2. Descrição das taxas vitais que compõem a matriz de transição de *Lepidaploa aurea*.

Tabela 1.3. Valores de altura (cm) média e desvio padrão (DP) para quatro populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em dois períodos (T0= julho/2015 e T1=julho/2016) em cronosequência (4o ano de estabelecimento, 3o ano, 2o ano em condição de dominância e 2o ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada do Veadeiros, GO.

Tabela 1.4. Porcentagem de indivíduos reprodutivos em relação ao total de indivíduos na população, para quatro populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em dois períodos (T0= julho/2015 e T1= julho/2016) em cronosequência (4o ano de estabelecimento, 3o ano, 2o ano em condição de dominância e 2o ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada do Veadeiros, GO.

Tabela 1.5. Densidade média de novos indivíduos/m² (recrutamento), total de novos indivíduos/m² ± desvio padrão (DP) entre T0 (julho de 2015) e T1 (julho/2016), em seis estágios de vida (J, A1, A2, A3, A4 e A5) para quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronosequência (4º ano de estabelecimento, 3ºano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Tabela 1.6. Matrizes construídas para as populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em cronosequência e em condições diferentes de dominância (4o ano de estabelecimento, 2o ano, 3o ano, 2o ano em condição de dominância e 2o ano em condição de não-dominância), estrutura populacional, valor reprodutivo, distribuição dos estágios estáveis (SSD) e ‘damping ratio’ (razão entre λ_1/λ_2).

Tabela 1.7. Densidade média ± desvio padrão (DP) de indivíduos/m² de espécies arbóreas semeadas em novembro de 2014, em áreas dominadas por *Lepidaploa aurea* e *Urochloa decumbens* amostradas em fevereiro de 2016, duas estações chuvosas após a semeadura, em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Capítulo 2

Tabela 2.1. Equação da matriz populacional de *Urochloa decumbens* e taxas vitais: S: permanência, R: retrogressão, F: fecundidade e C: crescimento.

Tabela 2.2. Descrição das taxas vitais que compõe a matriz de transição de *Urochloa decumbens*.

Tabela 2.3. Matrizes construídas para as populações de *Urochloa decumbens* em condições diferentes de dominância (dominante (Dom) e não-dominante (N_Dom)), estrutura populacional, valor reprodutivo, distribuição dos estágios estáveis (SSD) e ‘damping ratio’.

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1.1. Ciclo de vida de *Lepidaploa aurea*, com as taxas vitais que compõem a matriz populacional da espécie. Os círculos representam os estágios. Cada seta representa uma taxa vital identificada por letras: S (sobrevivência e permanência no mesmo estágio de vida); F (fertilidade); C (crescimento para estágios maiores) e R (retrogressão, ou seja, redução de tamanho dos indivíduos), e os números ao lado das letras representam as possíveis transições matriciais entre estágios de vida. Algumas setas no ciclo de vida combinam letras pois há mais de um tipo de transição entre os estágios de vida, por exemplo CF65 trata tanto do crescimento de indivíduos do estágio A4 (5) para A5 (6), C65, quanto da possível fertilidade de indivíduos no estágio A4 dando origem a novos indivíduos do estágio A5 no ano seguinte, F65; da mesma forma a transição a23 pode ocorrer tanto pela retrogressão (redução de tamanho) de indivíduos no estágio 3 (A2) para o estágio 2 (A1), ou seja R23, quanto pela fertilidade destes indivíduos A2 dando origem aos novos indivíduos no estágio A1 no ano seguinte (F23).

Figura 1.2. Estrutura populacional inicial (2015) de *Lepidaploa aurea*, em seis estágios de vida (J, A1, A2, A3, A4 e A5) para quatro populações em cronosequência (4º ano após a semeadura, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 1.3. Taxa de crescimento populacional (λ) e intervalo de confiança (IC; 95%) para as quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronosequência (4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 1.4. Valores de elasticidade para seis estágios de vida (Juvenil, Adulto 1, A2, A3, A4 e A5) para quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronosequência (4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 1.5. Valores de elasticidade por taxa vital (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) para quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronosequência (4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 1.6. Contribuições de LTRE dos estágios de vida (Juvenil, A1, A2, A3, A4 e A5) de *Lepidaploa aurea* para variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas nas análises de LTRE, realizadas entre as populações com mesma idade (2-3 anos, 3-4 anos e 2-4 anos), e entre as populações dominante e não-dominante de *L. aurea* em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 1.7. Contribuições de LTRE das taxas vitais (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) de *Lepidaploa aurea*, para variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas nas análises de LTRE, realizadas entre as populações de idades diferentes (2º, 3º e 4º ano após semeadura) e

populações de mesma idade em condições de dominância e não-dominância de *L. aurea* em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 1.8. (a) Área dominada por gramíneas exóticas invasoras (GEI) antes da intervenção da restauração (Foto: Keiko Pellizzaro); (b) Área três meses após a intervenção da restauração; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO. (Foto: Alexandre Sampaio).

Figura 1.9. (a) *Lepidaploa aurea* três meses após o plantio por semeadura direta; (b) *Lepidaploa aurea* oito meses após o plantio por semeadura; (c-d) Parcelas (1m²) amostradas para as populações de *Lepidaploa aurea* em condição de dominância (c; descritas no texto como população do 2º ano dominante) e em condição de dominância de *Urochloa decumbens* (d; descritas no texto como população do 2º ano não-dominante, oito meses após o plantio por semeadura direta; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Camila Motta).

Figura 1.10. (a) Indivíduos de *Lepidaploa aurea* marcados com placa de alumínio para amostragem da dinâmica populacional; (b) Indivíduo de *Lepidaploa aurea* sendo marcado quanto a altura com a fita métrica; (c) Inflorescência e infrutescência de *Lepidaploa aurea*; (d) Indivíduos de espécies arbóreas e arbustivas (*Magonia pubescens*, *Vernonia polyanthes*, *Mimosa claussenni*, *Solanum lycocarpum* e *Eremanthus sp.*) oito meses após o plantio por semeadura direta; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Camila Motta).

Capítulo 2

Figura 2.1. Ciclo de vida de *Urochloa decumbens*, com as taxas vitais que compõe a matriz populacional da espécie. Os círculos representam os estágios. Cada seta representa uma taxa vital identificada por letras: S (sobrevivência e permanência no mesmo estágio de vida); F (fertilidade); C (crescimento para estágios maiores) e R (retrogressão, ou seja, redução de tamanho dos indivíduos), e os números ao lado das letras representam as possíveis transições matriciais entre os estágios de vida. Algumas setas do ciclo de vida combinam letras, pois há mais de um tipo de transição entre os estágios de vida, por exemplo CF43 trata tanto do crescimento dos indivíduos do estágio A1 (3) para A2 (4), C43, quanto a possível fertilidade de indivíduos do estágio A1 dando origem a novos indivíduos do estágio A2 no ano seguinte, F43. Da mesma forma, a transição a34 pode ocorrer tanto a retrogressão (redução de tamanho) dos indivíduos no estágio 4 (A2) para o estágio 3 (A1), ou seja R34, quanto pela fertilidade destes indivíduos A2 dando origem a novos indivíduos A1 no ano seguinte (F34).

Figura 2.2. Estrutura populacional inicial (julho/2015) de *Urochloa decumbens* em quatro estágios de vida (A1, A2, A3 e A4), para duas populações analisadas em diferentes condições de dominância (dominante e não-dominante), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO. Os valores acima das barras representam o número de indivíduos em cada estágio e em cada população. O número total de indivíduos amostrados em julho/2015 na população dominante foi de 268 e a não-dominante 189.

Figura 2.3. Taxa de crescimento determinístico (λ) e intervalo de confiança (95%) para duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância, em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 2.4. Elasticidade em seis estágios de vida (S1, S2, A1, A2, A3 e A5) para duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante-branco; não-dominante-preto), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 2.5. Elasticidade por taxa vital (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) para as duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante-branco; não-dominante-preto), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 2.6. Contribuições de LTRE dos estágios de vida (S1, S2, A1, A2, A3 e A5) para as variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas na análise de LTRE, realizadas entre duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante – referência e não-dominante-tratamento), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 2.7. Contribuições de LTRE das taxas vitais (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) para as variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas na análise de LTRE, realizadas entre duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante – referência e não-dominante-tratamento), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 2.8. (a) Área dominada por gramíneas exóticas invasoras (GEI) antes da intervenção da restauração; (b) gramíneas exóticas invasoras (GEI) rebrotando e espécies nativas, três meses após o plantio por semeadura direta; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Alexandre Sampaio).

Figura 2.9. (a) Gramíneas exóticas invasoras (GEI) (re) estabelecidas após um ano de intervenção por fogo e aragem do solo; (b) Área sendo preparada com grade aradora, para o plantio em restauração em novembro de 2015 (Fotos a-b: Alexandre Sampaio); (c) Área sendo manejada com fogo, em maio de 2014, para o plantio de restauração (Foto: Alba Cordeiro); (d) *Urochloa decumbens* um ano após a intervenção por restauração, interagindo com *Senna alata*, espécie arbórea nativa plantada (Foto: Keiko Pellizzaro); (e) Detalhe para capacidade de rebrota de *Urochloa decumbens* (Foto: Camila Motta); no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Figura 2.10. (a-b) Parcelas (1m²) amostradas para as populações de *Urochloa decumbens* em condição de dominância (a; descrita no texto como população dominante) e em condição de dominância de *Lepidaploa aurea* (b; descritas no texto como população não-dominante), oito meses após o plantio de semeadura direta; (c) sementes de *Urochloa decumbens* sobre o solo; em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Camila Motta)

Introdução geral

A compreensão da dinâmica populacional de espécies vegetais é importante para a conservação e o manejo dos ecossistemas (Silvertown, Franco & Menges 1996; Menges 2000), bem como para a identificação dos padrões nas estratégias da história de vida (Salguero-Gómez *et al.* 2016). Para isto, é preciso entender como variações demográficas podem afetar as populações de plantas (Horvitz & Schemske 1995). A compreensão da dinâmica de populações em ambientes em fases iniciais de sucessão é especialmente importante (Marcante, Winkler & Erschbamer 2009). Em estágios iniciais de sucessão, algumas espécies podem rapidamente tornarem-se dominantes e alterar a composição de espécies da comunidade, pelo deslocamento das espécies nativas, determinando a trajetória sucessional destas áreas (Pivello, Shida & Meirelles 1999b; Guariguata & Ostertag 2001).

A sucessão em áreas degradadas pode ter uma trajetória diferente de áreas que não sofreram perturbação antrópica (Uhl, Buschbacher & Serrao 1988; Hooper, Legendre & Condit 2005). Em florestas tropicais úmidas, a dominância de espécies arbóreas pioneiras no início da sucessão ecológica após desmatamento e abandono da terra pode influenciar a trajetória sucessional e a composição de espécies ao longo da sucessão (Mesquita *et al.* 2001; Longworth *et al.* 2014). Devido às características de coexistência entre espécies de gramíneas, arbustos e árvores em ambientes savânicos, como em diversas fitofisionomias do Cerrado, as características sucessionais nas savanas são muito distintas daquelas descritas para florestas (Pennington, Prado & Pendry 2000; Veldman *et al.* 2015a). Os processos de sucessão ecológica iniciais no Cerrado são ainda pouco descritos.

O histórico de uso e ocupação do Brasil Central resultou tanto no desmatamento desse bioma quanto na sua degradação devido à introdução de espécies de gramíneas, que se tornaram invasoras, como *Hyparrhenia rufa* (capim-jaraguá), *Urochloa* spp. (capim-braquiária), *Panicum maximum* (capim-colonião) e *Melinis minutiflora* (capim-gordura), que frequentemente dominam o estrato herbáceo mesmo áreas ainda conservadas de Cerrado (Pivello, Carvalho & Lopes 1999a; Gorgone-Barbosa, Pivello & Meirelles 2008; Rossi *et al.* 2014; Lannes *et al.* 2016).

As espécies invasoras possuem uma série de características que as tornam nocivas à vegetação nativa, como: ampla capacidade de dispersão por reprodução

vegetativa e de sementes, alta germinabilidade, formação de banco de sementes persistente, ciclo reprodutivo rápido, alta taxa de crescimento, eficiência fotossintética e de utilização de nutrientes, e alta capacidade de rebrota, que facilitam o rápido estabelecimento em áreas perturbadas (Daehler 2003; Hoffmann & Haridasan 2008). Entretanto, Callaway & Aschehoug (2000) afirmam que o sucesso das espécies invasoras é dado principalmente, pelo fato de serem exóticas e não interagirem nos ambientes invadidos com seus ‘inimigos naturais’, isto é as espécies com as quais as invasoras co-evoluíram em seu habitat de origem, nos ambientes invadidos.

Frequentemente, gramíneas exóticas invasoras (GEI) apresentam alto poder competitivo em relação às espécies nativas, que acabam sendo excluídas localmente, principalmente pela formação de densa cobertura do solo e limitação de luz que resultam da forma de crescimento das GEI (Griscom, Griscom & Ashton 2009). Estas características podem limitar a germinação, estabelecimento e colonização por espécies nativas em áreas degradadas em estágios iniciais de sucessão (Martins, Leite & Haridasan 2004).

As interações entre espécies afetam a estrutura de comunidades vegetais nativas (Callaway & Walker 1997), e também quando estas comunidades estão invadidas por espécies exóticas (Case 1990). A competição é uma interação negativa entre organismos da mesma espécie ou de espécies diferentes (competição intra ou interespecífica, respectivamente) (Begon, Harper & Townsend 1996). As espécies de plantas competem entre si por diversos recursos, como água, luminosidade e nutrientes (Donald 1958; Weiner 1986; Casper & Jackson 1997; Seabloom *et al.* 2003). A competição entre espécies invasoras e nativas pode ser ainda mais evidente, devido às características que as espécies invasoras têm em relação às nativas (Daehler 2003; Hoffmann & Haridasan 2008). De forma geral, plantas de tamanho maior possuem poder de competição maior do que plantas de menor porte (Connell 1983). Entretanto, em comunidades invadidas, a competição também é importante nas fases iniciais de crescimento (Mangla *et al.* 2011). Os mecanismos relacionados a competição podem mudar o processo da invasão de três maneiras: a dominância da espécie invasora pode ser indicativa de sua superioridade em relação as espécies nativas, pode ser resultado de algum distúrbio antrópico e pode também estar relacionado ao efeito de prioridade das espécies (Seabloom *et al.* 2003). O efeito de prioridade é o nome dado as diferenças encontradas na estrutura e função de comunidades em relação às diferenças na ordem de chegada das espécies nessas comunidades (Fukami 2015). Este efeito pode ser ampliado ao longo do tempo e

espaço, modificando o crescimento populacional e as interações bióticas (Fukami 2015).

Outra interação entre plantas, que pode ser positiva ou negativa, é a alelopatia (Rice 1979). A alelopatia é um processo de liberação de compostos químicos, chamados aleloquímicos por um dado organismo (Whittaker 1970; Ferreira & Borghetti 2004). Estes compostos podem afetar os organismos vizinhos, estimulando ou inibindo seu crescimento ou desenvolvimento (Rice 1979). Esta interação pode ser observada também no contexto de espécies invasoras, em que tanto as espécies invasoras interferem no desenvolvimento das espécies nativas (Callaway & Aschehoug 2000; Hierro & Callaway 2003; Souza *et al.* 2006; Gorgone-Barbosa *et al.* 2008), quanto a vegetação nativa libera compostos alelopáticos que interferem no desenvolvimento das espécies invasoras (Ridenour & Callaway 2001; Lopes 2016).

Além das interações como a competição (Grime 1977) e alelopatia (Rice 1979), existe também a interação positiva do tipo facilitação (Callaway 1995), que frequentemente ocorre de forma simultânea com a competição (Holmgren, Scheffer & Huston 1997; Brooker *et al.* 2008). A facilitação ocorre quando determinadas plantas criam micro-climas favoráveis ao estabelecimento ou desenvolvimento de outras plantas (Hunter & Aarssen 1988). Por exemplo, árvores isoladas podem influenciar o crescimento e a produtividade de herbáceas do sub-bosque em savanas tropicais e subtropicais (Belsky 1994). Aleloquímicos liberados no ambiente por uma espécie também podem estimular a germinação ou crescimento de plântulas de outras espécies (Macias *et al.* 2003; Cândido *et al.* 2010). Estas interações também podem ocorrer tanto entre plantas nativas (Callaway 1995; Barnes & Archer 1996) quanto entre plantas nativas e invasoras (Callaway & Walker 1997; Fridley *et al.* 2007). Assim como a competição, as espécies invasoras podem se beneficiar e ter a ocorrência facilitada por outras espécies ou, de forma indireta, pela ocorrência de distúrbios (Bruno, Stachowicz & Bertness 2003). Por exemplo, GEI podem ser mais resistentes que espécies nativas de algumas comunidades vegetais à ocorrência de fogo, sendo beneficiadas por este distúrbio, aumentando a probabilidade de sua ocorrência (D'Antonio & Vitousek 1992).

O processo de facilitação pode ser útil no contexto da restauração ecológica, apesar de tradicionalmente as técnicas de restauração serem focadas na redução da competição com espécies invasoras, existe um crescente reconhecimento de que a facilitação pode trazer benefícios inerentes a conservação e manejo (Gómez-Aparicio 2009). Espécies que facilitam a emergência, sobrevivência, crescimento, e densidade de

espécies plantadas são chamadas de espécies companheiras ('nurse plants') no contexto da restauração (Callaway & Walker 1997; Ren, Yang & Liu 2008; Gómez-Aparicio 2009). Por exemplo, as espécies arbóreas podem ser plantadas juntamente às espécies herbáceas já estabelecidas, auxiliando no crescimento e sobrevivência delas (Gómez *et al.* 2004). Este plantio pode também ocorrer de forma simultânea, quando espécies de crescimento lento - geralmente arbóreas - são plantadas juntamente com espécies de crescimento rápido (ervas ou arbustos), que irão auxiliar nos primeiros anos de estabelecimento (King & Stanton 2008; Padilla *et al.* 2009; Gómez-Ruiz, Lindig-Cisneros & Vargas-Ríos 2013). Por exemplo, espécies de leguminosas plantadas juntamente com árvores aumentaram o sucesso da restauração, com o aumento da fertilidade do solo, diminuição da erosão do solo e facilitando o estabelecimento de outras espécies, em áreas áridas do Mediterrâneo (Padilla *et al.* 2009). Na Colômbia espécies de leguminosas também aumentaram o crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas plantadas conjuntamente (Gómez-Ruiz *et al.* 2013). Diversas espécies, inclusive arbustivas, podem ter efeitos de facilitação sobre espécies arbóreas (King & Stanton 2008).

Apesar das evidentes vantagens em se considerar a facilitação para o planejamento e execução de ações de restauração, a maior parte dos projetos de restauração são feitos plantando mudas de espécies arbóreas sem considerar as possíveis interações entre elas (Holl *et al.* 2011). Isto é um problema em áreas invadidas por GEI, pois o plantio de mudas arbóreas não interrompe o ciclo de dominância de GEI no estrato herbáceo. Isto é especialmente verdadeiro em ambientes savânicos em que o crescimento da parte aérea de espécies arbóreas é extremamente lento devido à escassez de nutrientes, sazonalidade da disponibilidade de água e maior investimento inicial na parte radicular das plantas (Kanegae, Braz & Franco 2000; Hoffmann & Franco 2003; Cabral, Barbosa & Simabukuro 2004; Silva *et al.* 2015). Além disto, esforços de restauração ecológica devem sempre considerar o ecossistema de referência a ser restaurado (Ansley & Castellano 2006). Assim, para a restauração ecológica em áreas savânicas e campestres, é importante manter a coexistência de espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas. Nestes tipos de ambiente, técnicas utilizadas em ambientes florestais para controle de GEI e restauração ecológica não são adequados (Corbin & D'Antonio 2004; Chazdon 2008; Veldman *et al.* 2015b).

Estudos recentes têm mostrado a eficácia e bom custo-benefício da utilização da técnica de semeadura direta em relação à técnica amplamente difundida de plantio de

mudas de espécies arbóreas. A possibilidade de utilização de maquinário, a isenção da fase de viveiro, e o transporte e plantio de mudas barateiam a restauração ecológica por semeadura direta (Engel & Parrotta 2001; Camargo, Ferraz & Imakawa 2002; Bonilla-Moheno & Holl 2010; Silva *et al.* 2015). Além de disso, o sistema radicular das plantas cresce sem os danos que acontecem durante o plantio de mudas, e a alta densidade de sementes plantadas pode se assemelhar às fases iniciais de sucessão ecológica (Doust, Erskine & Lamb 2006).

Contudo, grande parte dos trabalhos feitos com semeadura direta levam em consideração somente espécies arbóreas (Engel & Parrotta 2001; Bonilla-Moheno & Holl 2010; Silva *et al.* 2015). Seria então uma boa estratégia plantar juntamente com árvores espécies de ervas e arbustos também (Balandier, Frochot & Sourisseau 2009). Estas formas de vida podem funcionar como boas competidoras com as gramíneas exóticas, uma vez que o uso dos recursos é similar (Daehler 2003; Corbin & D'Antonio 2004; Starr *et al.* 2013), além de auxiliar as espécies arbóreas em um processo de facilitação (King & Stanton 2008).

Uma parte fundamental do processo de restauração é a avaliação do sucesso da restauração, que é feita por meio de indicadores ecológicos (Doren *et al.* 2009; González *et al.* 2013). Estes indicadores podem medir a integridade ecológica em todos os níveis de hierarquia, desde organismo até paisagem, sendo que os indicadores mais utilizados são riqueza de espécies, número de níveis tróficos, fragmentação, distribuição espacial das comunidades e presença de espécies invasoras (Dale & Beyeler 2001). Além dos indicadores geralmente utilizados, é preciso entender também quais processos demográficos das populações introduzidas em projetos de restauração estão afetando a persistência destas populações (Colas *et al.* 2008). Os estudos demográficos podem ajudar a entender como as interações ecológicas podem afetar o tamanho e distribuição das populações (Weinberg, Caswell & Whitlatch 1986).

Como as espécies invasoras são um grande problema para o sucesso dos projetos de restauração (D'Antonio & Meyerson 2002; Chazdon 2008), os estudos demográficos com estas espécies podem ajudar a identificar quais processos demográficos estão limitando ou promovendo o estabelecimento e persistência destas populações (Parker 2000). Os estudos demográficos de espécies invasoras, têm sido amplamente aplicados para aprimorar estratégias de controle e manejo destas espécies (Parker 2000; Sakai *et al.* 2001; Emery *et al.* 2013). Com base no resultado destes estudos é possível

identificar estratégias de manejo de plantas invasoras para otimizar os esforços de restauração e/ou conservação (James, Rinella & Svejcar 2012).

Por outro lado, raros são os estudos demográficos de espécies nativas utilizadas em plantios de restauração ecológicas (James, Svejcar & Rinella 2011). Estudos demográficos de espécies com alta capacidade de estabelecimento, em áreas em fase inicial de sucessão, podem auxiliar no manejo de ecossistemas e na compreensão de sua dinâmica sucessional (Rozendaal & Chazdon 2015).

A dinâmica populacional de plantas em áreas em estágios iniciais de sucessão pode variar no espaço e tempo (Marcante *et al.* 2009). Os estudos de dinâmica populacional são frequentemente feitos através de modelos matriciais, que permitem projetar os processos de dinâmica de uma população a partir das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, retrogressão e fertilidade) observadas nas populações estudadas (Caswell 2001). Para a construção de modelos matriciais, os indivíduos de uma população são classificados em estágios de vida de acordo com a idade (matrizes de Leslie) ou conforme características morfológicas e de tamanho (matrizes de Lefkovitch) (Caswell 2001). O ciclo de vida de uma população estruturada por idade ou estágios é representado pelo gráfico de ciclo de vida (Hubbell & Werner 1979). O modelo matricial simples é dado por:

$$n(t + 1) = \mathbf{A}n(t)$$

em que $n(t)$ e $n(t+1)$ são vetores que representam o número de indivíduos em cada estágio (ou classe de tamanho) do ciclo de vida, no tempo t e $t+1$. \mathbf{A} é a matriz de projeção, contendo as probabilidades de transição entre os estágios e entre períodos de tempo. O elemento a_{ij} da matriz \mathbf{A} representa a transição do estágio j para i (Caswell 2001).

As análises de projeção matricial populacional fornecem medidas da estrutura e comportamento da população, permitindo a comparação entre populações da mesma espécie e espécies diferentes (Caswell 2001). A partir das matrizes de transição é possível calcular o auto-valor dominante da matriz, que pode ser biologicamente interpretado como a taxa finita de crescimento (λ) da população. Neste caso, valores maiores que um indicam crescimento da população, valores menores que um projetam declínio populacional, enquanto que valores de λ iguais a um indicam tendência à estabilidade populacional caso as condições ambientais permaneçam constantes (Caswell 2001). A taxa finita de crescimento pode ser usada como medida do *fitness* dos organismos, fornecendo um conjunto de características em ambiente em particular

(Silvertown *et al.* 1993). Os auto-vetores direito e esquerdo da matriz (w e v), também têm interpretações ecológicas, correspondendo respectivamente, à distribuição estável de estágios, ou seja, a proporção de indivíduos em cada estágio de vida quando a dinâmica populacional estiver estável e aos valores reprodutivos específicos de cada estágio de vida, que indicam a contribuição potencial dos indivíduos de diferentes estágios para o crescimento populacional (Caswell 2001).

Nos modelos matriciais são assumidas as seguintes premissas: (i) as populações são fechadas, isto é não existem imigrações nem emigrações; (ii) as taxas de natalidade e mortalidade são constantes; (iii) ausência da estrutura etária; (iv) as mudanças nas taxas vitais são independentes da densidade populacional; (v) o ambiente é constante (Caswell 2001).

Além de projetar o crescimento populacional, modelos matriciais são usados para análises prospectivas de sensibilidade e elasticidade (Caswell 2001). Os valores de sensibilidade indicam qual seria o impacto de pequenas mudanças nos processos demográficos (taxas vitais) para os valores de crescimento populacional. Ou seja, como alterações nos valores de transição da matriz (a_{ij}) afetariam os valores de λ . A sensibilidade de cada elemento da matriz é dada por:

$$S_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij}$$

A elasticidade, que é a sensibilidade proporcional, calcula a contribuição proporcional de cada elemento da matriz, a_{ij} , para λ (de Kroon *et al.* 1986), dada por:

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda}\right) \left(\frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}}\right)$$

A soma das elasticidades de uma matriz, de suas colunas ou linhas, permite a comparação entre espécies ou populações da mesma espécie (de Kroon *et al.* 1986). A sensibilidade e a elasticidade podem ser calculadas por estágio de vida, ou por taxa vital (sobrevivência, crescimento e fertilidade) (Franco & Silvertown 2004). Adicionalmente, análises retrospectivas (*Life Table Response Experiments* - LTRE) permitem a identificação da contribuição de cada evento demográfico ou estágio de vida para as diferenças observadas entre populações em condições ou períodos distintos (Caswell 2001).

Neste trabalho, foram feitos estudos de dinâmica populacional e análises matriciais de uma espécie invasora (*Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster) e uma

espécie nativa *Lepidaploa aurea* (Mart. ex DC.) em áreas experimentais de restauração de Cerrado. Estes experimentos de esforços de controle de GEI e restauração ecológica por semeadura direta têm sido realizados no Parque Nacional da Chapada do Veadeiros-GO (PNCV) desde 2012. Estas áreas antes da implementação dos experimentos, estavam previamente dominadas por GEI (especialmente *Urochloa decumbens* e *Andropogon guayanus* Kunth). Atualmente, totalizando as áreas em restauração e os experimentos, encontram-se 108 ha. em processo de restauração ecológica. Estes 108 ha. foram semeados anualmente, entre 2012 e 2016, sendo que a cada ano foram semeadas áreas de diferentes tamanhos (Tabela 1). Em cada ano, foram respondidas perguntas ecológicas pelos trabalhos acadêmicos realizados pelo Coletivo Restaura Cerrado, este coletivo conta com a colaboração do CECAT/ICMBio, Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (servidores, voluntários, colaboradores), Embrapa Cenargen e Departamento de Ecologia/UnB (professores, alunos de pós-graduação, alunos de graduação e colaboradores). Pellizzaro (2016) analisou os efeitos de diferentes densidades de semeadura de espécies de cobertura (herbáceas) e o sucesso das espécies utilizadas no projeto. Alves (2016) analisou diferentes densidades de plantio de *Stylosantes* spp. e o efeito de prioridade em relação a invasão de GEI. Lopes (2016) analisou o potencial alelopático de *Lepidaploa aurea* sobre espécies nativas e exóticas. Além destes trabalhos, outros trabalhos estão em andamento. Dentre as espécies utilizadas neste projeto, *L. aurea* tem se estabelecido muito bem e dominado algumas áreas, evitando o estabelecimento de GEI, seja por competição ou por efeitos de alelopatia ou mesmo de prioridade.

Este trabalho está inserido no contexto dos esforços de desenvolvimento de técnicas de restauração ecológica para o Cerrado, bem como de prática de restauração em curso em Unidades de Conservação, em especial no PNCV. Os resultados aqui apresentados contribuem para o aumento do conhecimento ecológico acerca de estágios iniciais de sucessão no Cerrado, processos de competição entre espécies nativas e invasoras bem como para a melhoria de estratégias de restauração de áreas savanas e campestres do Cerrado. De forma mais ampla, este trabalho contribui para o aumento do conhecimento da dinâmica populacional de espécies herbáceo-arbustivas, que ainda são relativamente pouco estudadas em ambientes tropicais.

A pergunta central do presente trabalho é: Como duas espécies (*Lepidaploa aurea* (Mart. ex DC.) H. Rob. e *Urochloa decumbens* (Stapf) R.D. Webster),

dominantes em áreas em restauração no Cerrado, afetam a dinâmica populacional uma da outra?

Esta dissertação está dividida em dois capítulos: o primeiro apresenta o estudo em área de restauração da dinâmica populacional com *L. aurea*, considerando uma cronosequência com três idades de estabelecimento desde a semeadura e duas condições de dominância. O segundo capítulo apresenta um estudo, também realizado em área de restauração, de dinâmica populacional de *U. decumbens* em duas condições de dominância.

Tabela 1. Área semeada, número de espécies semeadas, principais técnicas e avanços de técnicas de semeadura direta em área de restauração via semeadura direta no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, entre novembro de 2012 e novembro de 2016.

Data	Área semeada	Nº de espécies	Técnica testada	Aprimoramento em relação ao ano anterior
Nov/12	3ha	23	Linhas vs. área total	-
Nov/13	3ha	26	1-Desidades de semeadura das espécies de cobertura 2-Queima e pré-preparo do solo	Plantios em área total
Nov/14	7ha	30	Intensidade de preparo do solo	-Queima pré-preparo do solo -Alta densidade de sementes
Nov/15	37ha	42	Grupos de espécies de cobertura	Preparo intenso do solo (gradeamento e nivelamento)
Nov/16	58ha	66	-	Alta densidade de espécies de cobertura

Capítulo 1

Dinâmica populacional de um arbusto nativo em áreas com diferentes idades de restauração e diferentes condições de dominância

Introdução

O estudo da dinâmica de populações é importante para a compreensão de como variações demográficas espaço-temporais afetam as populações de plantas (Horvitz & Schemske 1995). Estes estudos podem contribuir particularmente para um melhor entendimento da dinâmica da vegetação em áreas em processo de restauração ecológica, onde as populações são estabelecidas artificialmente (Sarrazin & Barbault 1996). Estudos demográficos podem ajudar a avaliar o sucesso de projetos de restauração (Bottin *et al.* 2007; Colas *et al.* 2008) para além dos parâmetros de diversidade e estrutura de comunidades (Ruiz-Jaen & Aide 2005), e de indicadores ecológicos de integridade, como número de níveis tróficos e presença de espécies invasoras (Dale & Beyeler 2001; González *et al.* 2013).

Os modelos matriciais permitem acessar várias informações acerca dos processos demográficos nas populações de interesse (Silvertown *et al.* 1993). Por meio das análises matriciais é possível calcular a taxa de crescimento populacional (λ), realizar análises prospectivas que indiquem como alterações em processos demográficos ou estágios de vida afetariam a dinâmica populacional e análises retrospectivas de LTRE (*Life Table Response Experiment*) que permitem compreender quais processos demográficos ou estágios de vida mais contribuiriam para diferenças observadas entre populações (Caswell 2001). Além disso, os estudos feitos com modelos matriciais podem estimar a viabilidade populacional ou permitir identificar práticas de manejo adequadas para a conservação ou manejo de espécies, inclusive em áreas de restauração (Crone *et al.* 2011).

Em áreas de restauração, que estão em processos iniciais de sucessão, as espécies nativas introduzidas precisam ter taxa de crescimento que permita a persistência destas populações ao longo de gerações (Colas *et al.* 2008; Wong & Ticktin 2015). O recrutamento pode ser um dos fatores que limitam os processos demográficos nestas áreas (James *et al.* 2011). Ainda são raros estudos demográficos em áreas de restauração, especialmente utilizando-se modelos matriciais (mas veja Bell, Bowles & McEachern 2003; Endels *et al.* 2005; Colas *et al.* 2008; Wong & Ticktin 2015; Arias-Medellín, Bonfil & Valverde 2016).

Alguns dos estudos de dinâmica populacional realizados em áreas de restauração foram feitos comparando as populações em áreas em restauração com populações em áreas nativas, ou em áreas degradadas (Endels *et al.* 2005; Wong & Ticktin 2015; Arias-Medellín *et al.* 2016). Como por exemplo, Arias-Medellín *et al.* (2016) analisaram a demografia de *Agave angustifolia*, no México, comparando populações em área conservada e área em restauração com presença de gado. Estes autores encontraram taxa de crescimento populacional maior na área em restauração, sendo que a sobrevivência e o crescimento foram as taxas vitais que mais contribuíram para o crescimento desta população (Arias-Medellín *et al.* 2016). Wong & Ticktin (2015) compararam populações conservadas e em processo de restauração no Havaí, EUA, da espécie *Alyxia stellata*, e também encontraram a taxa de crescimento maior nas populações em área de restauração do que na conservada. Apesar de serem maiores, a taxa de crescimento das populações restauradas não será suficiente para a persistência dessa população nas áreas em restauração, devido a baixa sobrevivência de adultos pequenos e juvenis (Wong & Ticktin 2015). Assim como para outras espécies perenes (Franco & Silvertown 2004), a sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para o crescimento populacional (Wong & Ticktin 2015). Endels *et al.* (2005), compararam populações de *Primula veris* em área de restauração e degradada na Bélgica e encontraram que na área em restauração a sobrevivência foi a taxa vital mais importante para a persistência das populações, além do recrutamento nas duas populações estudadas.

As interações ecológicas também devem ser consideradas em projetos de restauração (Padilla & Pugnaire 2006; Gómez-Aparicio 2009). As interações que afetam as comunidades vegetais podem ser: (i) competição, que é uma interação negativa entre organismos que podem competir por vários recursos como água, nitrogênio, luz e nutrientes (Donald 1958; Weiner 1986; Casper & Jackson 1997); (ii) alelopatia, que pode ser uma interação positiva ou negativa, em que plantas liberam aleloquímicos que podem afetar os organismos vizinhos estimulando ou inibindo seu crescimento ou desenvolvimento (Whittaker 1970; Rice 1979; Ferreira & Borghetti 2004); e (iii) facilitação, que é uma interação positiva entre plantas (Callaway 1995), quando determinadas plantas criam um microclima favorável para o desenvolvimento de outras plantas (Hunter & Aarssen 1988). Exemplo de facilitação é dado por espécies arbustivas que podem ser chamadas de plantas companheiras e que podem auxiliar o

estabelecimento de outras plantas em projetos de restauração (Callaway & Walker 1997; Ren *et al.* 2008; Gómez-Aparicio 2009).

Os modelos matriciais também podem ser usados para avaliar o efeito de interações em populações de plantas (Horvitz, Schemske & Caswell 1997). Modelos matriciais podem ajudar a explicar como interações bióticas podem afetar a demografia das populações estabelecidas artificialmente em projetos de restauração, ajudando assim a planejar ações de manejo e manutenção destas.

Lepidaploa aurea (Mart. ex DC.) H. Rob. (Asteraceae) é um arbusto perene que tem sido utilizado com sucesso em plantios de restauração realizados anualmente entre 2012 e 2016 no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. Esta espécie tem potencial alelopático (Lopes *et al.* in press; Lopes 2016) e tem dominado áreas, impedindo a reocupação do solo por gramíneas exóticas, principalmente *Urochloa decumbens*, que dominavam as áreas antes da restauração ser implementada. Estas gramíneas têm contribuído para impedir o sucesso de espécies arbóreas semeadas (Pellizzaro 2016; Pellizzaro *et al.* 2017).

Estas características de *L. aurea* tornam a espécie aparentemente promissora e recomendável para uso em projetos de restauração de áreas degradadas e campestres no Cerrado (Sampaio *et al.* 2015). No entanto, por se tratar de uma espécie ruderal, bastante abundante em áreas perturbadas e vista como daninha em áreas de pastagens plantadas (Lorenzi 2000), é possível que esta espécie torne-se dominante em áreas em restauração, impedindo ou retardando a sucessão ecológica. Diante disso, o presente estudo tem como objetivos:

1. Descrever a dinâmica populacional de *L. aurea* em uma área com idades diferentes (cronossequência desde o plantio) de restauração;
2. Avaliar os efeitos da *U. decumbens* sobre a dinâmica populacional e processos demográficos de *L. aurea*; e
3. Avaliar como a densidade de indivíduos e riqueza de espécies arbóreas usadas em plantios de restauração variam entre áreas dominadas por *L. aurea* e áreas dominadas por gramíneas exóticas invasoras (GEI), especialmente *U. decumbens*.

Perguntas:

1. Como o aumento da idade de restauração influencia a dinâmica populacional de *L. aurea*?

2. Quais são os estágios de vida e taxa vitais mais importantes para a dinâmica populacional de *L. aurea*?
3. Como a ocorrência e a dominância de *U. decumbens* afetam a dinâmica populacional de *L. aurea*?
4. Como a dominância de *L. aurea* afeta a diversidade, riqueza e densidade de plântulas arbóreas semeadas, em comparação com a dominância de *U. decumbens* em áreas em restauração semeadas com a mesma composição e densidade de espécies arbóreas?

Hipóteses:

1. A taxa de crescimento populacional é diferente entre as populações de *L. aurea* com idades diferentes, com menores valores de crescimento populacional em populações mais antigas, devido à redução do número de propágulos anos após a semeadura.
2. Os estágios de vida e taxas vitais de maior importância para a dinâmica populacional variam entre as populações de idades distintas. Nas populações mais velhas, os indivíduos maiores são os mais importantes, e a sobrevivência tem maior influência sobre a dinâmica populacional do que outras taxas vitais; enquanto que, nas populações mais novas os indivíduos menores são mais importantes.
3. A dominância de *U. decumbens* altera os padrões de dinâmica populacional de *L. aurea*, alterando taxas de crescimento e a importância relativa dos estágios de vida e/ou taxas vitais, especialmente o aumento do investimento relativo em fertilidade.
4. Há maior densidade de plântulas e riqueza de espécies arbóreas semeadas em áreas dominadas por *L. aurea* em comparação com áreas dominadas por *U. decumbens*, visto que a primeira espécie pode agir como facilitadora e a segunda como competidora para espécies arbóreas de crescimento lento do Cerrado.

Material e métodos

Espécie de estudo

Lepidaploa aurea (Mart. ex DC.) H. Rob. (= *Vernonia aurea* Mart. ex DC.) é um arbusto nativo do Brasil, pertence à tribo Vernonieae, da família Asteraceae. Ocorre nos biomas Cerrado e Mata Atlântica, e suas vegetações de ocorrência são: campo rupestre, cerrado (*lato sensu*), floresta estacional semidecidual, floresta ombrófila mista (Dematteis & Almeida 2015). É popularmente conhecida como amargoso ou assa-peixe (Figura 1.10c).

As espécies do gênero *Lepidaploa* geralmente possuem porte reduzido (herbáceo-arbustivo) e ocorrem preferencialmente em locais abertos, com alta luminosidade. Apesar de não possuir reprodução clonal, sua propagação em ambientes alterados é favorecida pela produção de grande número de sementes, altas taxas de germinação e estabelecimento (Lima-Ribeiro & Prado 2007). Algumas espécies deste gênero são consideradas ervas daninhas associadas a pastagens e culturas por serem capazes de se estabelecer nestes ambientes (Lorenzi 2000). A fenologia de *L. aurea* não é bem documentada, mas observações na área de estudo indicam que *L. aurea* apresenta floração e frutificação ao longo do ano, com pico de floração entre abril e maio e frutificação entre maio e outubro.

Esta espécie apresenta potencial alelopático, afetando principalmente o crescimento do sistema radicular de *Urochloa decumbens* (Lopes 2016). As observações de campo demonstram que *L. aurea* pode ser uma espécie-chave para esforços de restauração em áreas savânicas, pois apresenta características funcionais de bom desempenho, bom estabelecimento de plantas em campo após semeadura, rápido crescimento e frutificação, recrutamento de novos indivíduos a partir da produção de sementes de indivíduos plantados e sombreamento de gramíneas exóticas.

Área de estudo

O estudo foi realizado em área de restauração ecológica, no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (14° 7' 2.54" S 47° 38' 30.36" W), município de Alto Paraíso de Goiás, GO. Originalmente a área de estudo apresentava a vegetação do tipo cerrado aberto, tendo sido convertida em pastagem e abandonada há cerca de 20 anos, devido à implantação da Unidade de conservação (UC). Apesar da ausência de manejo do pasto e de pastejo pelo gado, as gramíneas exóticas permanecem dominantes na área, especialmente *Urochloa decumbens*, *U. brizantha*, *U. humidicola*, e em menor densidade, *Hyparrhenia rufa*, *Andropogon gayanus* e *Melinis minutiflora* (Figura 1.8a). O solo é classificado pelo mapeamento RADAMBRASIL como Latossolo vermelho-amarelo álico (Da Rosa & Marca 2009). O clima da região é do tipo Aw (Köppen), tropical com duas estações bem definidas: inverno seco e verão chuvoso. A precipitação média anual é de 1.500 a 1.700 mm, tendo sido de 917,5mm no período de estudo, de julho de 2015 a julho de 2016 (INMET 2016). A área de estudo possui 108 ha. em processo de restauração ecológica, realizado com a técnica de semeadura direta em área total (Figura 1.8b).

Lepidaploa aurea foi semeada por toda a área em restauração (em média $1,012 \pm 0,159$ gramas de sementes/m², o que corresponde a 1.265 ± 530 sementes /m²; Figuras 1.9a e 1.9b) e ocorre amplamente com várias manchas em dominância em relação às outras espécies semeadas. Este estudo foi realizado em áreas que haviam sido semeadas com espécies nativas entre outubro e dezembro de 2012, 2013 e 2014.

Delineamento amostral

Para compreender como a idade da população afeta a dinâmica populacional, estabelecemos, em julho de 2015, parcelas permanentes para acompanhamento de indivíduos de *L. aurea* nas áreas semeadas em 2012 (durante o 4º ano de estabelecimento da população), 2013 (3º ano) e 2014 (2º ano). Alocamos as parcelas em áreas de dominância de indivíduos de *L. aurea*. Para compreender os efeitos da competição com *U. decumbens* na dinâmica de *L. aurea* marcamos parcelas adicionais para acompanhamento de uma população em seu segundo ano de vida (semeada em 2014) em locais dominados por *U. decumbens*, representando a população não-dominante de *L. aurea*. Nas áreas de dominância de *L. aurea* escolhemos manchas onde a espécie representava mais do que 50% de cobertura do solo (Figuras 1.9c e 1.9d). A cobertura do solo foi medida visualmente, sempre pela mesma pessoa, com auxílio de quadrado de 1x1m subdividido em quadrantes de 10x10cm, onde foram contados quantos quadrantes a espécie de estudo estava cobrindo. Sendo que a condição para estabelecimento da parcela foi que a espécie de estudo cobrisse mais de 50 quadrantes que representavam mais de 50% da cobertura do solo.

Alocamos, em cada população, parcelas (1m²) em número suficiente para a amostragem de no mínimo 300 indivíduos (11 a 7 parcelas por população). Definimos como uma população o conjunto de indivíduos em todas as parcelas de cada idade e condição de dominância (para a população semeada em 2014). Assim, este estudo compreendeu quatro populações, tratadas no texto como: 4º ano, 3º ano, 2º ano dominante e 2º ano não-dominante.

Marcamos todos os indivíduos de *L. aurea* enraizados nas parcelas com placas de alumínio numeradas (Figura 1.10a). Logo após a demarcação das parcelas, em todos os indivíduos medimos a altura total (cm), com fita métrica, do solo à inserção da última folha (Figura 1.10b) ; o diâmetro do caule à altura do solo (mm), com paquímetro digital; área da copa (cm), medida com fita métrica, representada pelo comprimento máximo da copa e sua perpendicular (πab) (adaptado de (Cunningham 2001)); e

anotamos o estado reprodutivo (sim ou não). Acompanhamos todas as populações através de duas amostragens, a primeira em julho de 2015 (T0) e a segunda após um ano, em julho de 2016 (T1).

Em cada parcela das populações do 2º ano dominante e não-dominante, também amostramos, em fevereiro de 2016 todos os indivíduos arbóreos presentes nas parcelas que foram semeadas juntamente com *L. aurea* em novembro de 2014, em densidades semelhantes para cada espécie em toda a área de restauração (Figura 1.10d).

Análise de dados

Fizemos a classificação dos indivíduos em estágios de vida com base na altura. Os estágios foram classificados utilizando os algoritmos propostos por (Vandermeer 1978), a fim de minimizar erros de amostragem e distribuição. Distribuimos os indivíduos em seis estágios: Juvenil (J; 1-15cm de altura), Adulto 1 (A1; 15,5-30cm), Adulto 2 (A2; 30,5-45cm), Adulto 3 (A3; 45,5-60cm), Adulto 4 (A4; 60,5-75cm) e Adulto 5 (A5; >75,5cm). Os estágios de vida estão representados no diagrama de ciclo de vida (Figura 1.1 e Tabela 1.1).

Por não existirem dados bibliográficos sobre a longevidade das sementes de *L. aurea*, instalamos um experimento para verificar se esta espécie forma banco de sementes persistente no solo. Em setembro de 2015, enterramos a 1cm de profundidade, 24 sacos de organza (10x10cm) contendo 100 sementes cada, no local de estudo. A cada mês desenterramos dois sacos, por 12 meses de avaliação. Tratamos as sementes com hipoclorito de sódio a 5%, e colocamos para germinar em papel filtro, em quatro sacos de plástico (quatro repetições de 50 sementes), na câmara de germinação a 25º com foto-período de 12h, por 30 dias. A germinação das sementes enterradas em campo nos primeiros três meses foi em média de 28% ($\pm 17\%$), após seis meses esta média decresceu a 19% ($\pm 19\%$) e a partir do 10º mês ficou abaixo de 15% ($\pm 14\%$), e menor que 10% ($\pm 8\%$) no 12º mês. O fato de se tratar de sementes pequenas, com esta forte perda de viabilidade após um ano no solo, nos indica que apesar da possível formação de um pequeno banco de sementes permanente no solo a germinação de sementes a partir do banco de sementes provavelmente não influencia de forma significativa a dinâmica populacional, por isto, não incluímos no modelo matricial um estágio de sementes.

Apenas indivíduos classificados como adultos (A1 a A5) têm capacidade reprodutiva. Calculamos a fertilidade a partir do número de recrutas em cada estágio em

$t+1$ em relação ao número de indivíduos adultos em t . Com base na classificação dos estágios, estimamos que a reprodução potencial (capacidade de produção de sementes) aumenta com o aumento do tamanho dos indivíduos, devido ao aumento de tamanho e quantidade de galhos em que são produzidas as inflorescências e infrutescências. Assim, consideramos a que a capacidade reprodutiva aumentou gradativamente com o aumento dos indivíduos em cada estágio.

Construímos as matrizes de transição (Caswell 2001) para as quatro populações estudadas (Tabelas 1.1 e 1.2). Em cada matriz calculamos as probabilidades de transição entre os estágios, onde o elemento a_{ij} representa a probabilidade de transição do estágio j para i , entre o tempo t e $t+1$. Na população semeada em 2012 (4º ano) marcamos apenas um indivíduo juvenil (J) em T0, que morreu até T1, de forma que as transições deste estágio não foram observadas nesta população. Para garantir a irreduzibilidade da matriz (Caswell 2001), calculamos as transições deste estágio, $a_{1,1}$; $a_{2,1}$; $a_{3,1}$; $a_{4,1}$; $a_{5,1}$., com base nas taxas vitais destes indivíduos observadas nas demais populações.

Calculamos o auto-vetor dominante de cada matriz (λ), que representa a taxa de crescimento assintótico da população, e re-amostramos os valores de λ encontrados por “bootstrap” de 10.000 iterações, calculado a média e o intervalo de confiança (95%). Consideramos que os valores de λ encontrados são significativamente diferentes se os intervalos de confiança não estão sobrepostos (Lande 1988). Fizemos análise prospectiva de elasticidade para verificar as contribuições de cada estágio e taxas vitais (sobrevivência, crescimento, retrogressão e fertilidade) para λ . Para avaliar o efeito do envelhecimento das populações de *L. aurea* e as diferenças entre as dinâmicas populacionais de *L. aurea* em relação à presença e dominância de *U. decumbens*, fizemos a análise de LTRE (*Life table response experiments*), sendo a população dominante tratada como referência e a não-dominante como tratamento (Caswell 2001).

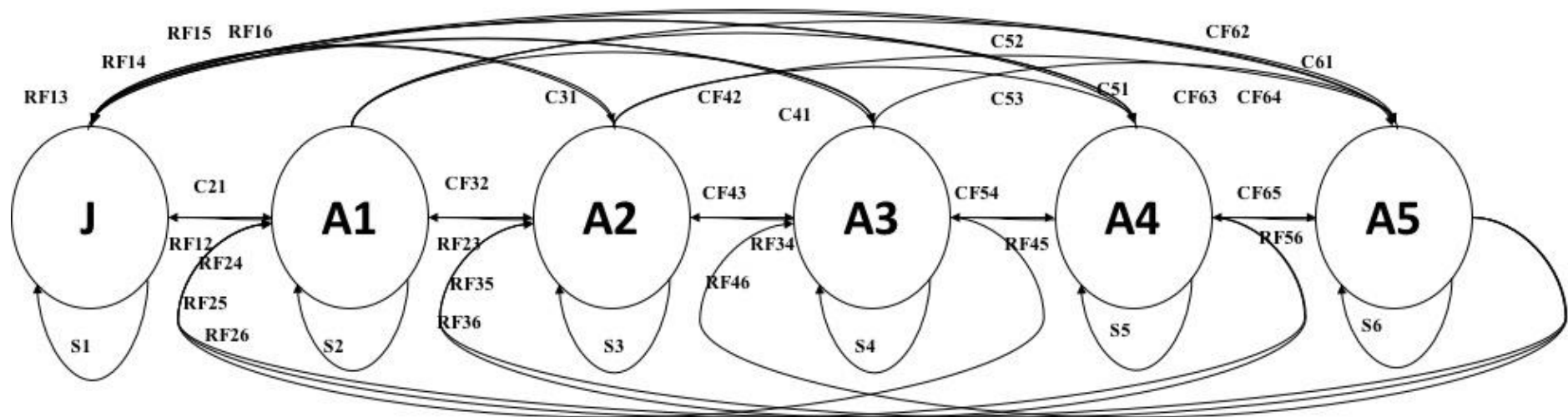


Figura 1.1. Ciclo de vida de *Lepidaploa aurea*, com as taxas vitais que compõem a matriz populacional da espécie. Os círculos representam os estágios (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5). Cada seta representa uma taxa vital identificada por letras: S (sobrevivência e permanência no mesmo estágio de vida); F (fertilidade); C (crescimento para estágios maiores) e R (retrogressão, ou seja, redução de tamanho dos indivíduos), e os números ao lado das letras representam as possíveis transições matriciais entre estágios de vida. Algumas setas no ciclo de vida combinam letras pois há mais de um tipo de transição entre os estágios de vida, por exemplo CF65 trata tanto do crescimento de indivíduos do estágio A4 (5) para A5 (6), C65, quanto da possível fertilidade de indivíduos no estágio A4 dando origem a novos indivíduos do estágio A5 no ano seguinte, F65; da mesma forma a transição a₂₃ pode ocorrer tanto pela retrogressão (redução de tamanho) de indivíduos no estágio 3 (A2) para o estágio 2 (A1), ou seja R23, quanto pela fertilidade destes indivíduos A2 dando origem aos novos indivíduos no estágio A1 no ano seguinte (F23).

Para analisar a diversidade das espécies arbóreas calculamos o índice de diversidade de Shannon para as espécies arbóreas amostradas nas áreas dominadas por *L. aurea* e naquelas dominadas por GEI, em especial *U. decumbens*, descrito pela equação:

$$H' = \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

onde, n_i é o número de indivíduos em cada espécie (abundância), S é o número de espécies (riqueza), N é o número total de todos os indivíduos ($\sum_{i=1}^S n_i$), p_i é a abundancia relativa de cada espécie.

Para analisar se houve diferença significativa na densidade por espécies arbóreas amostradas nas áreas dominadas por *L. aurea* e naquelas dominadas por GEI, em especial *U. decumbens*, primeiramente testamos a normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk, que indicou que a não normalidade dos dados, e por isto realizamos o teste estatístico de Wilcoxon-Mann-Whitney para dados não-paramétricos e amostras independentes.

Realizamos todas as análises no programa R versão 3.2.4 (R Development Core Team 2011) com auxílio do pacote “popbio” (Stubben & Milligan 2007) e “vegan”.

Tabela 1.1. Equação da matriz populacional de *Lepidaploa aurea* e taxas vitais: S: permanência, R: retrogressão, F: fertilidade e C: crescimento.

	Juvenil (1)	A1 (2)	A2 (3)	A3 (4)	A4 (5)	A5 (6)
Juvenil (1)	$S_1*(1-C_{21}-C_{31}-C_{41}-C_{15}-C_{16})$	$S_2*R_{12}+F_{12}$	$S_3*R_{13}+F_{13}$	$S_4*R_{14}+F_{14}$	$S_5*R_{15}+F_{15}$	$S_6*R_{16}+F_{16}$
A1 (2)	S_1*C_{21}	$S_2*(1-R_{12}-C_{32}-C_{42}-C_{52}-C_{62}) +F_{22}$	$S_3*R_{23}+F_{23}$	$S_4*R_{24}+F_{24}$	$S_5*R_{25}+F_{25}$	$S_6*R_{26}+F_{26}$
A2 (3)	S_1*C_{31}	$S_2*C_{32}+F_{32}$	$S_3*(1-R_{13}-R_{23}-C_{43}-C_{53}-C_{63}) +F_{33}$	$S_4*R_{34}+F_{34}$	$S_5*R_{35}+F_{35}$	$S_6*R_{36}+F_{36}$
A3 (4)	S_1*C_{41}	$S_2*C_{42}+F_{42}$	$S_3*C_{43}+F_{43}$	$S_4*(1-R_{14}-R_{24}-R_{34}-C_{54}-C_{64}) +F_{44}$	$S_5*R_{45}+F_{45}$	$S_6*R_{46}+F_{46}$
A4 (5)	S_1*C_{51}	$S_2*C_{52}+F_{52}$	$S_3*C_{53}+F_{53}$	$S_4*C_{54}+F_{54}$	$S_5*(1-R_{15}-R_{25}-R_{35}-R_{45}-C_{65}) +F_{55}$	$S_6*R_{56}+F_{56}$
A5 (6)	S_1*C_{61}	$S_2*C_{62}+F_{62}$	$S_3*C_{63}+F_{63}$	$S_4*C_{64}+F_{64}$	$S_5*C_{65}+F_{65}$	$S_6*(1-R_{16}-R_{26}-R_{36}-R_{46}-R_{56}) +F_{66}$

Tabela 1.2. Descrição das taxas vitais que compõem a matriz de transição de *Lepidaploa aurea*

Taxa Vital	Processo
S1	Sobrevivência do J
S2	Sobrevivência do A1
S3	Sobrevivência do A2
S4	Sobrevivência do A3
S5	Sobrevivência do A4
S6	Sobrevivência do A5
C21	Crescimento do J para A1
C31	Crescimento do J para A2
C41	Crescimento do J para A3
C51	Crescimento do J para A4
C61	Crescimento do J para A5
C32	Crescimento do A1 para A2
C42	Crescimento do A1 para A3
C52	Crescimento do A1 para A4
C62	Crescimento do A1 para A5
C43	Crescimento do A2 para A3
C53	Crescimento do A2 para A4
C63	Crescimento do A2 para A5
C54	Crescimento do A3 para A4
C64	Crescimento de A3 para A5
C65	Crescimento do A4 para A5
R12	Retrogressão do A1 para J
R13	Retrogressão do A2 para J
R14	Retrogressão do A3 para J
R15	Retrogressão do A3 para J
R16	Retrogressão do A4 para J
R23	Retrogressão do A2 para A1
R24	Retrogressão do A3 para A1
R25	Retrogressão do A4 para A1
R26	Retrogressão do A5 para A1
R34	Retrogressão do A3 para A2
R35	Retrogressão do A4 para A2
R36	Retrogressão do A5 para A2
R45	Retrogressão do A4 para A3
R46	Retrogressão do A5 para A3
R56	Retrogressão do A5 para A4
F12	Fertilidade de 1,2
F13	Fertilidade de 1,3
F14	Fertilidade de 1,4
F15	Fertilidade de 1,5

Tabela 1.2. (Continuação) Descrição das taxas vitais que compõem a matriz de transição de *Lepidaploa aurea*

Taxa Vital	Processo
F16	Fertilidade de 1,6
F22	Fertilidade de 2,2
F23	Fertilidade de 2,3
F24	Fertilidade de 2,4
F25	Fertilidade de 2,5
F26	Fertilidade de 2,6
F32	Fertilidade de 3,2
F33	Fertilidade de 3,3
F34	Fertilidade de 3,4
F35	Fertilidade de 3,5
F36	Fertilidade de 3,6
F42	Fertilidade de 4,2
F43	Fertilidade de 4,3
F44	Fertilidade de 4,4
F45	Fertilidade de 4,5
F46	Fertilidade de 4,6
F52	Fertilidade de 5,2
F53	Fertilidade de 5,3
F54	Fertilidade de 5,4
F55	Fertilidade de 5,5
F56	Fertilidade de 5,5
F62	Fertilidade de 6,2
F63	Fertilidade de 6,3
F64	Fertilidade de 6,4
F65	Fertilidade de 6,5
F66	Fertilidade de 6,6

Resultados

A densidade média de indivíduos por metro quadrado foi de 32 ($\pm 1,5$), 47 ($\pm 2,3$), 48 ($\pm 1,6$) e 36 ($\pm 2,7$) para as populações do 4º ano, 3º, 2º dominante e 2º não-dominante respectivamente. A estrutura populacional inicial de *L. aurea* mostrou-se distinta entre as populações. As populações do 3º e 4º ano apresentaram proporcionalmente mais indivíduos no estágio A5, em relação aos outros estágios (66% e 47% respectivamente). Já as populações do 2º ano apresentaram os indivíduos distribuídos, principalmente nos primeiros estágios (J a A3), sendo que a população do 2º ano dominante, o estágio A2 foi o que apresentou mais indivíduos proporcionalmente

aos outros estágios (23%), e a população do 2º ano não-dominante, o estágio A1 foi o que apresentou mais indivíduos (33%) (Figura 1.2).

Para a altura média, a população mais velha (4º ano) foi a que apresentou os indivíduos mais altos na primeira amostragem (T0; em média $85,3 \pm 24,3$ cm) em relação a outras populações, enquanto que na segunda amostragem (T1) a população do 2º ano dominante foi a que apresentou os indivíduos mais altos ($103,6 \pm 45,3$ cm) em relação a outras populações (Tabela 1.3). Para a porcentagem de indivíduos reprodutivos em relação ao total de indivíduos nas populações, a população mais velha (4º ano) foi a que apresentou maior porcentagem de indivíduos reprodutivos, tanto no T0 quanto no T1 (95% e 97% respectivamente). Na população do 2º ano dominante foi de 15,8% e 84,7% de indivíduos reprodutivos em relação ao total de indivíduos nas populações em T0 e T1, respectivamente, e na população do 2º ano não-dominante foi de 1,1% e 61,9% respectivamente (Tabela 1.4). O recrutamento médio foi de 0,3 ($\pm 0,0$), 1,1 ($\pm 0,0$), 3,9 ($\pm 0,1$), 3,0 ($\pm 0,0$) novos indivíduos/m² para as populações do 4º ano, 3º, 2º dominante e 2º não-dominante respectivamente (Tabela 1.5).

A taxa de crescimento populacional foi distinta entre as populações com idades diferentes. As populações do 4º ano e 3º ano apresentaram valores de λ semelhantes entre si e significativamente inferiores a um, o que indica uma tendência de declínio populacional. Em contraste, a população do 2º ano em condição de dominância apresentou crescimento populacional significativamente maior que as populações mais velhas e próximo a um, o que indicaria uma tendência à estabilidade da população em condições estáveis. Já a população do 2º ano em condição de não-dominância, apresentou valor de λ inferior a um, indicando uma tendência ao declínio desta população. A taxa de crescimento da população do 2º ano não-dominante foi inferior à da população de mesma idade em condição de dominância e semelhante às taxas de crescimento populacional das populações no 3º e 4º anos de vida (Figura 1.3 e Tabela 1.6).

Para todas as populações, os adultos maiores (A5) apresentaram maiores valores de elasticidade. Proporcionalmente, λ foi mais sensível a mudanças nas taxas vitais destes adultos em comparação com outros estágios de vida, em todas as populações. Entre as populações, a mais velha (4º ano), foi a que apresentou maiores valores de elasticidade no A5. A população intermediária (3º ano) apresentou valores de elasticidade distribuídos nos estágios adultos de tamanho intermediários (A4 e A3, Figura 1.4).

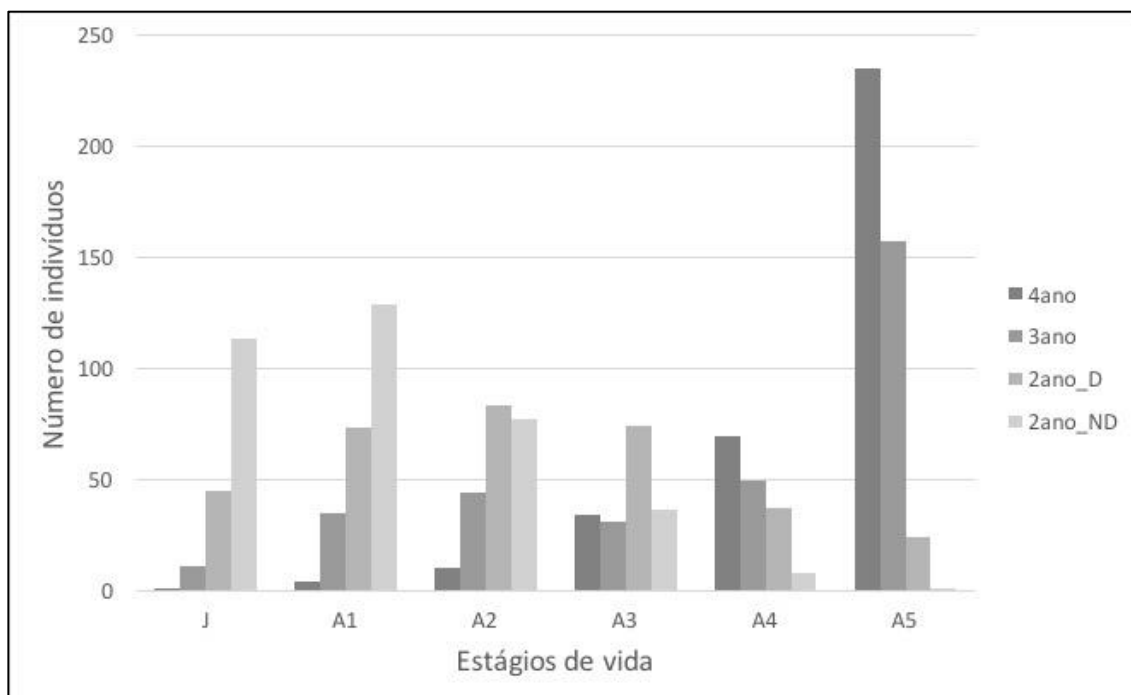


Figura 1.2. Estrutura populacional inicial (2015) de *Lepidaploa aurea*, em seis estágios de vida (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5) para quatro populações em cronossequência (4º ano após a sementeira, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Tabela 1.3. Valores de altura (cm) média e desvio padrão (DP) para quatro populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em dois períodos (T0= julho/2015 e T1=julho/2016) em cronossequência (4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada do Veadeiros, GO.

População	Altura média (cm)	
	julho/2015	julho/2016
4º ano	85,3 ± 24,3	101,7 ± 26,2
3º ano	71,5 ± 34,2	83,8 ± 29,0
2º ano Dominante	40,3 ± 21,4	103,6 ± 45,3
2º ano Não-dominante	24,8 ± 15,5	73,9 ± 40,6

Tabela 1.4. Porcentagem de indivíduos reprodutivos em relação ao total de indivíduos na população, para quatro populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em dois períodos (T0= julho/2015 e T1= julho/2016) em cronossequência (4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada do Veadeiros, GO.

População	Indivíduos reprodutivos (%)	
	julho/2015	julho/2016
4º ano	95,5	97,4
3º ano	71,9	88,3
2º ano Dominante	15,8	84,7
2º ano Não-dominante	1,1	61,9

Tabela 1.5. Densidade média de novos indivíduos/m² (recrutamento) e total de novos indivíduos/m² ± desvio padrão (DP) entre T0 (julho de 2015) e T1 (julho de 2016), em seis estágios de vida (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5) para quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronossequência (4º ano de estabelecimento, 3ºano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

População	J	A1	A2	A3	A4	A5	Total ± DP
4º ano	0	0	0,1	0	0	0,2	0,3±0,0
3º ano	0,1	0,1	0,1	0,4	0	0,3	1,1±0,0
2º ano Dominante	2,4	0,3	0,1	0,3	0	0,7	3,9±0,1
2º ano Não-dominante	0,7	1,0	0,7	0,1	0	0,5	3,0±0,0

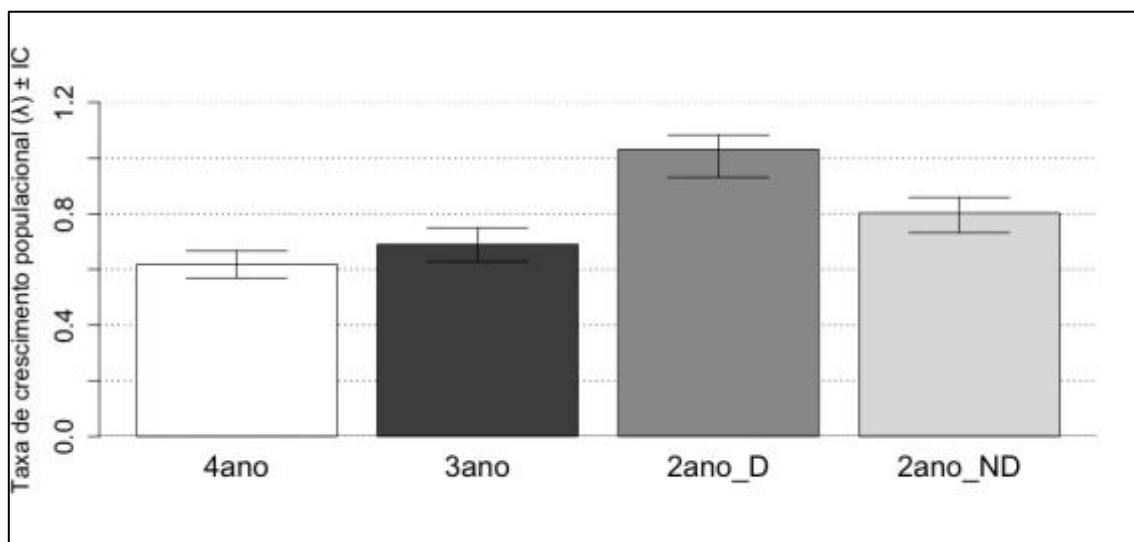


Figura 1.3. Taxa de crescimento populacional (λ) e intervalo de confiança (IC; 95%) para as quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronossequência (4º ano de estabelecimento, 3ºano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Tabela1.6. Matrizes construídas para as populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em cronossequência e em condições diferentes de dominância (4º ano de estabelecimento, 2º ano, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em seis estágios de vida (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5), estrutura populacional, valor reprodutivo, distribuição dos estágios estáveis (SSD) e ‘damping ratio’ (razão entre λ_1/λ_2).

População	Matrizes							Parâmetros Populacionais			
		J	A1	A2	A3	A4	A5	Estrut. Pop.	Valor reprodutivo	SSD	Damping ratio
4º ano $\lambda= 0,6180$	J	0,0764	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1	1,0000	0,0000	8,0928
	A1	0,0823	0,0006	0,0013	0,0019	0,0170	0,0032	4	2,7215	0,0068	
	A2	0,0529	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	10	4,2987	0,0000	
	A3	0,0176	0,0000	0,2000	0,0294	0,0290	0,0085	34	1,9607	0,0169	
	A4	0,0235	0,0000	0,1000	0,0588	0,0725	0,0468	69	2,3828	0,0788	
	A5	0,0000	0,2513	0,3025	0,1509	0,1790	0,5978	235	6,6810	0,8975	
3º ano $\lambda= 0,6901$	J	0,0909	0,0008	0,0017	0,0025	0,0033	0,0042	11	1,0000	0,0063	5,9204
	A1	0,0000	0,0294	0,0017	0,0025	0,0033	0,0042	35	1,8902	0,0057	
	A2	0,0909	0,2580	0,0926	0,0025	0,0033	0,0105	44	3,4806	0,01702	
	A3	0,0000	0,0596	0,1641	0,1043	0,0917	0,0507	31	3,2501	0,0945	
	A4	0,0909	0,0000	0,1136	0,0645	0,2041	0,1210	49	3,1074	0,189	
	A5	0,0000	0,0302	0,2306	0,3276	0,2312	0,5752	157	5,1481	0,6874	

Tabela1.6. (Continuação) Matrizes construídas para as populações de *Lepidaploa aurea* analisadas em cronossequência e em condições diferentes de dominância (4º ano de estabelecimento, 2º ano, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em seis estágios de vida (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5), estrutura populacional, valor reprodutivo, distribuição dos estágios estáveis (SSD) e ‘damping ratio’ (razão entre λ_1/λ_2).

População	Matrizes							Parâmetros Populacionais			
		J	A1	A2	A3	A4	A5	Estrut. Pop.	Valor reprodutivo	SSD	Damping ratio
2º ano											
Dom.	J	0,1333	0,0235	0,0590	0,0704	0,0939	0,1125	45	1,0000	0,1082	9,5922
$\lambda = 1,0318$	A1	0,0667	0,0028	0,0055	0,0083	0,0110	0,0132	73	3,2010	0,01806	
	A2	0,0444	0,0699	0,0028	0,0041	0,0055	0,0066	83	5,4612	0,0114	
	A3	0,0222	0,0713	0,0176	0,0218	0,011	0,0132	74	6,4515	0,01493	
	A4	0,0444	0,1644	0,0482	0	0	0	37	6,7316	0,0081	
	A5	0	0,1987	0,7608	0,9532	1,0006	0,9914	24	6,7161	0,8393	
		J	A1	A2	A3	A4	A5	Estrut. Pop.	Valor reprodutivo	SSD	Damping ratio
2º ano											
N_Dom	J	0,0531	0,0164	0,0457	0,0491	0,0654	0,0818	113	1	0,0728	7,8589
$\lambda = 0,8026$	A1	0,0973	0,0311	0,0597	0,0701	0,0996	0,1168	129	3,8359	0,1067	
	A2	0,0531	0,1249	0,0717	0,0491	0,0654	0,0841	77	5,996	0,0896	
	A3	0,0177	0,1264	0,0566	0,007	0,0461	0,0308	36	7,1273	0,0464	
	A4	0,0088	0,093	0,1169	0,0278	0,092	0,0719	8	4,9705	0,08	
	A5	0	0,1977	0,5948	0,8962	0,4577	0,6627	1	6,3839	0,6046	

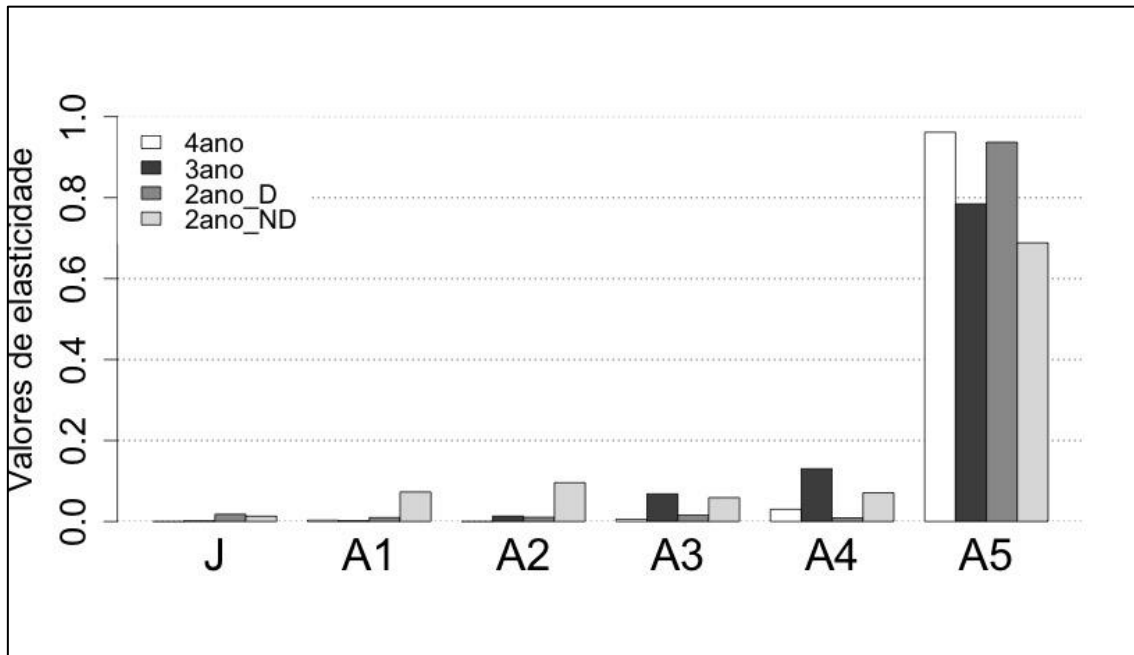


Figura 1.4. Valores de elasticidade para seis estágios de vida (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5) para quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronossequência (4º ano de estabelecimento, 3º ano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

A análise de elasticidade mostrou que a sobrevivência foi a taxa vital de maior elasticidade comparada à demais em todas as populações. Entre as populações, pode-se observar um aumento de valores de elasticidade para sobrevivência com o aumento da idade das populações, isto é a sobrevivência tem maior importância para o crescimento populacional na população do 4º ano, decrescendo de importância para as populações mais jovens. Na direção contrária, a fertilidade declina conforme as populações envelhecem. Entre as populações de mesma idade e condições contrastantes de dominância, a fertilidade foi mais importante para a dinâmica populacional da população não-dominante do que para a população em condição de dominância. Os valores de elasticidade da retrogressão foram maiores nas populações mais velhas (4º ano e 3º ano) em comparação com as populações mais novas (2º ano), ou seja, a redução de tamanho dos indivíduos contribui mais para os valores de λ observados nas populações mais velhas em relação às populações mais novas (Figura 1.5).

As análises de LTRE por estágio de vida indicaram que as reduções nos valores de λ observadas nas populações mais velhas se deram principalmente por diferenças nas taxas vitais dos indivíduos maiores (A5). Diferenças nas taxas vitais dos indivíduos A5 também contribuíram para as diferenças observadas entre os valores de λ das

populações de mesma idade e em condições contrastantes de dominância (dominante x não-dominante, Figura 1.6).

As análises de LTRE por taxas vitais mostraram que a diminuição da sobrevivência (aumento da mortalidade) foi a principal causa das reduções no crescimento populacional observadas com o aumento de idade das populações. A redução da sobrevivência gerou maiores diferenças no crescimento populacional entre o 2º e o 3º ano após a semeadura. Além disso, é possível observar que no envelhecimento do 3º para o 4º ano houve um aumento da retrogressão, isso é os indivíduos diminuíram mais de tamanho do 3º para o 4º ano do que do 2º para o 3º ano (Figura 1.7). A condição de não-dominância gerou redução na sobrevivência dos indivíduos, mas esta foi em parte compensada por aumento da fertilidade (Figura 1.7).

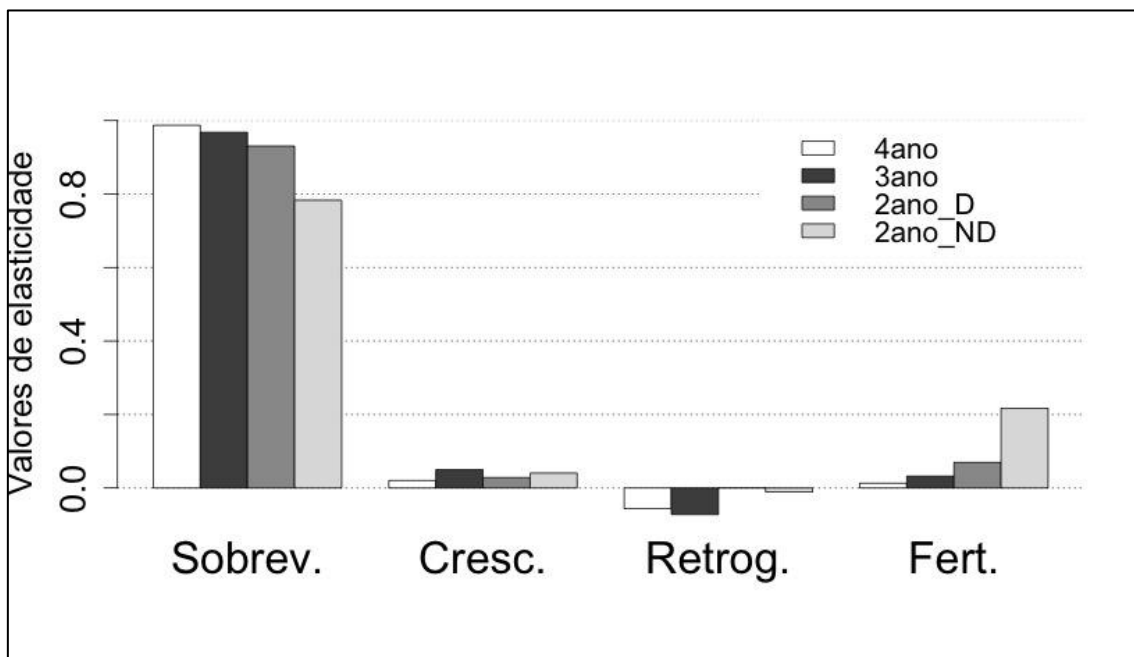


Figura 1.5. Valores de elasticidade por taxa vital (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) para quatro populações de *Lepidaploa aurea*, analisadas em cronosequência (4º ano de estabelecimento, 3ºano, 2º ano em condição de dominância e 2º ano em condição de não-dominância), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

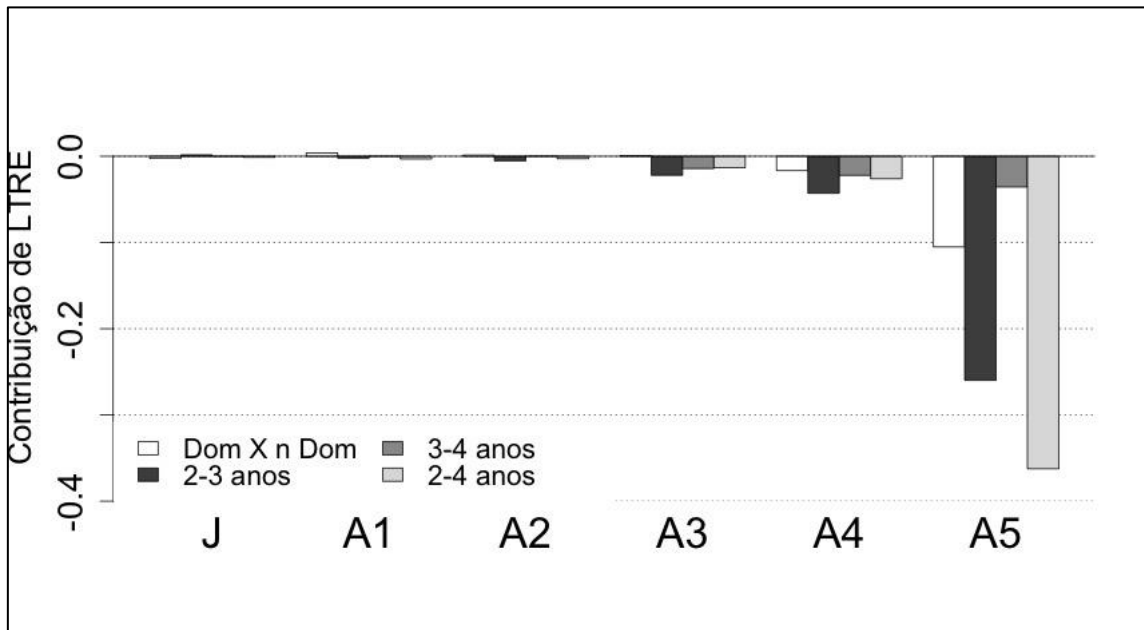


Figura 1.6. Contribuições de LTRE dos estágios de vida (J= Juvenil, A1= Adulto 1, A2= Adulto 2, A3= Adulto 3, A4= Adulto 4; A5=Adulto 5) de *Lepidaploa aurea* para variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas nas análises de LTRE, realizadas entre as populações com mesma idade (2-3 anos, 3-4 anos e 2-4 anos), e entre as populações dominante e não-dominante de *L. aurea* em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

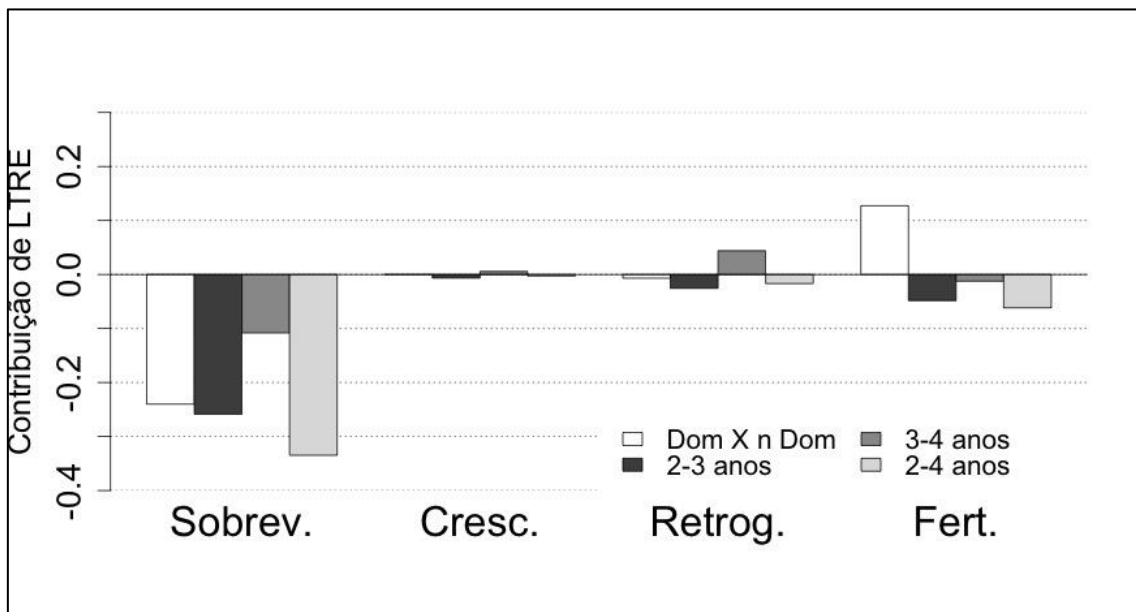


Figura 1.7. Contribuições de LTRE das taxas vitais (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. =fertilidade) de *Lepidaploa aurea*, para variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas nas análises de LTRE, realizadas entre as populações de idades diferentes (2º, 3º e 4º ano após semeadura) e populações de mesma idade em condições de dominância e não-dominância de *L. aurea* em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Foram amostrados 234 indivíduos de 13 espécies arbóreas de seis famílias, sendo que 106 indivíduos de 13 espécies estavam nas sete parcelas de um metro quadrado dominadas por *L. aurea*, enquanto que 128 indivíduos de 11 espécies estavam nas 10 parcelas de um metro quadrado dominadas por *U. decumbens*. As parcelas dominadas por *L. aurea* apresentaram, em média, $15,1 \pm 1,2$ indivíduos/m² e nas parcelas dominadas por *U. decumbens* foram encontrados em média $12,8 \pm 0,6$ indivíduos/m². Das espécies arbóreas amostradas, *Solanum lycocarpum* foi a espécie arbórea mais abundante encontrada em relação as outras espécies (apresentando $4,9 \pm 0,4$ e $3,4 \pm 0,2$ indivíduos/m² nas áreas dominadas por *L. aurea* e por *U. decumbens*, respectivamente). O teste de Wilcoxon-Mann-Whitney mostrou que não houve diferenças significativas na densidade de indivíduos entre as áreas domindas por *L. aurea* e por *U. decumbens* para nenhuma das 13 espécies amostradas. O índice de Shannon foi de 2,03 e 2,10 para as parcelas dominadas por *L. aurea* e por *U. decumbens*, respectivamente.

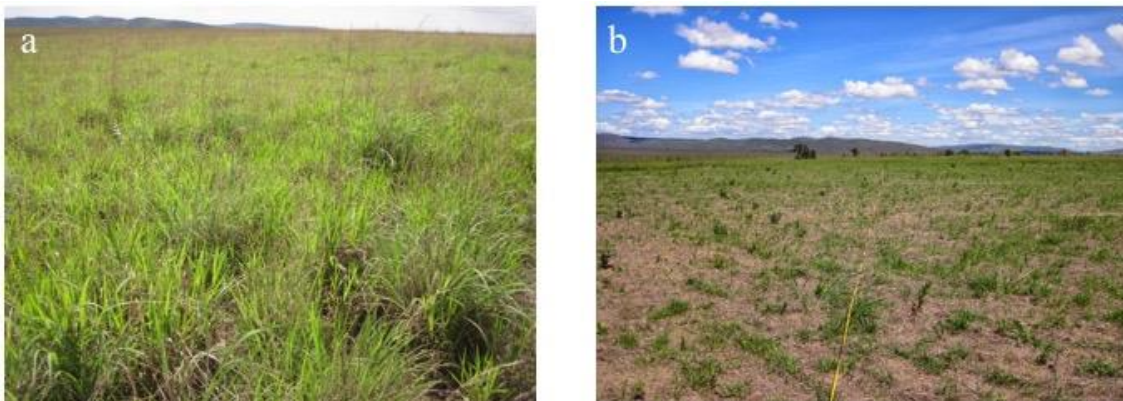


Figura 1.8. (a) Área dominada por gramíneas exóticas invasoras (GEI) antes da intervenção da restauração (Foto: Keiko Pellizzaro); (b) Área três meses após a intervenção da restauração; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO. (Foto: Alexandre Sampaio).

Tabela 1.7. Densidade média \pm desvio padrão (DP) de indivíduos/m² de espécies arbóreas semeadas em novembro de 2014, em áreas dominadas por *Lepidaploa aurea* e *Urochloa decumbens* amostradas em fevereiro de 2016, duas estações chuvosas após a semeadura, em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO. De acordo com o teste Wilcoxon-Mann-Whitney, não houve diferenças significativas na densidade de indivíduos entre as parcelas dominadas por *L. aurea* e *U. decumbens* para nenhuma das espécies encontradas.

Nome científico	Nome comum	Família	Dominância	
			<i>L. aurea</i>	<i>U. decumbens</i>
<i>Anacardium occidentale</i> L.	Caju	Anacardiaceae	0,7 \pm 0,1	0,3 \pm 0,0
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	Gonçalo	Anacardiaceae	0,6 \pm 0,1	0,9 \pm 0,1
<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less.	Candeia	Asteraceae	2,4 \pm 0,4	1,8 \pm 0,3
<i>Jacaranda brasiliana</i> (Lam.) Pers.	Caroba	Bignoniaceae	0,1 \pm 0,0	0
<i>Tabebuia aurea</i> (Mart.) Bureau	Ipê	Bignoniaceae	0,1 \pm 0,0	0,3 \pm 0,0
<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	Mirindiba	Combretaceae	0,4 \pm 0,1	0,7 \pm 0,0
<i>Terminalia argentea</i> Mart.	Capitão	Combretaceae	0,1 \pm 0,0	0,1 \pm 0,0
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Copaíba	Fabaceae	1,4 \pm 0,2	2,0 \pm 0,1
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Baru	Fabaceae	0,6 \pm 0,1	0,8 \pm 0,1
<i>Mimosa clausenii</i> Benth	Mimosa	Fabaceae	2,7 \pm 0,3	1,3 \pm 0,2
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	Carvoeiro	Fabaceae	0,3 \pm 0,1	0
<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil.	Tingui	Sapindaceae	0,7 \pm 0,1	1,2 \pm 0,1
<i>Solanum lycocarpum</i> A. St.-Hil.	Lobeira	Solanaceae	4,9 \pm 0,4	3,4 \pm 0,2



Figura 1.9. (a) *Lepidaploa aurea* três meses após a sementeira direta; (b) *Lepidaploa aurea* oito meses após o plantio por sementeira; (c-d) Parcelas (1m²) para amostragem das populações *Lepidaploa aurea* em condição de dominância (c; descritas no texto como população do 2º ano dominante) e em condição de dominância de *Urochloa decumbens* (d; descritas no texto como população do 2º ano não-dominante, oito meses após o plantio por sementeira direta; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Camila Motta).



Figura 1.10. (a) Indivíduos de *Lepidaploa aurea* marcados com placa de alumínio para amostragem da estrutura populacional e acompanhamento da dinâmica populacional; (b) Indivíduo de *Lepidaploa aurea* sendo amostrado quanto à altura com a fita métrica; (c) Inflorescência e infrutescência de *Lepidaploa aurea*; (d) Indivíduos de espécies arbóreas e arbustivas (*Magonia pubescens*, *Vernonia polyanthes*, *Mimosa claussenni*, *Solanum lycocarpum* e *Eremanthus sp.*) oito meses após o plantio por semeadura direta; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Camila Motta).

Discussão

Com exceção da população do 2º ano em condição de dominância, todas as outras populações de *Lepidaploa aurea* apresentaram valores de λ inferiores a 1. Este resultado corrobora a hipótese de que a taxa de crescimento seria menor para as populações mais velhas. Isto demonstra que a semeadura em alta densidade é capaz de estabelecer populações densas (entre 32 a 48 indivíduos/m²), e com tendência à estabilidade ou aumento populacional apenas nos primeiros anos após a semeadura. Estas populações são dominantes nas áreas semeadas, com densidades de indivíduos muito maiores do

que o encontrado em áreas nativas, onde espécies deste gênero apresentam em média de 0,1 a 0,2 indivíduos/m² (Lima-Ribeiro & Prado 2007).

No entanto, nossos resultados indicam que estas populações tenderão a ser reduzidas com o passar do tempo após a semeadura, visto que não são capazes de se auto-sustentarem nestas condições apenas por reprodução dos indivíduos estabelecidos. Nas condições estudadas, o recrutamento de *L. aurea* da população no 4º ano de estabelecimento foi de, em média, apenas 0,3 ($\pm 0,0$) novos indivíduos/m², em relação a população no 2º ano de estabelecimento em condição de dominância que foi em média 3,9 ($\pm 0,1$) novos indivíduos/m². Este resultado indica que o recrutamento pode ser o fator limitante para a persistência destas populações em áreas de restauração em longo prazo. O recrutamento pode ser grande gargalo dos projetos de restauração, devido a alta mortalidade das sementes e a baixa sobrevivência das plântulas nos primeiros estágios de vida que morrem entre uma estação e outra (James *et al.* 2011).

Mesmo que *L. aurea* seja considerada uma espécie que se estabelece bem em áreas perturbadas e com alto percentual de germinação (Lima-Ribeiro & Prado 2007), nossos resultados sugerem que as populações estabelecidas artificialmente por plantios de semeadura terão declínios populacionais e possivelmente não permanecerão como dominantes em áreas em início de sucessão por muitos anos, mas podem permanecer em menor densidade. Os valores de λ encontrados ($\lambda=0,618$ (0,569-0,667); 0,690 (0,628-0,749); 1,032 (0,931-1,082); 0,803 (0,732-0,859) respectivamente, para as populações do 4º ano, 3º ano, 2º ano dominante e 2º não-dominante) se assemelham ao encontrados para populações introduzidas há um ano, de um arbusto nativo (*Centaurea corymbosa*) na França ($\lambda=0,887$) (Colas *et al.* 2008) e para populações de uma trepadeira lenhosa (*Alyxia stellata*) no Havaí, introduzidas há quatro anos (valores de λ entre 0,913 (0,904-0,923) e 0,957 (0,938-0,977); Wong & Ticktin 2015).

Entre as populações, a população mais velha (4º ano) foi a que apresentou maiores valores de elasticidade para o A5. Isto pode ocorrer pelo fato de a população do 4º ano, ter proporcionalmente mais indivíduos no estágio A5 (66% dos indivíduos no estágio A5 em relação aos outros estágios) e proporcionalmente mais indivíduos reprodutivos (97,4% dos indivíduos reprodutivos em relação ao total de indivíduos na população). Este padrão é esperado para espécies de herbáceas perenes, que em geral apresentam maiores valores de elasticidade para a sobrevivência de indivíduos maiores, o que indica que mudanças nestes indivíduos afetariam mais a dinâmica populacional do que

mudanças nas taxas vitais de indivíduos menores (Silvertown *et al.* 1993; Franco & Silvertown 2004).

A sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para valores de λ , em todas as populações. Isso também demonstra que as populações de *L. aurea* estabelecidas artificialmente por semeadura não irão persistir como dominantes nas áreas por muito tempo, visto que a sobrevivência dos adultos maiores tende a cair com o aumento da idade da população. Estes resultados corroboram a hipótese de que a sobrevivência seria a taxa vital mais importante para as populações de *L. aurea*. Jongejans *et al.* (2010) compararam espécies nativas perenes e de vida curta, do gênero Asteraceae, em diferentes locais da Europa (Holanda, Republica Checa e Alemanha) e encontraram em todas as áreas e espécies que a sobrevivência e crescimento foram as taxas vitais com valores mais altos de elasticidade. Por outro lado, espécies consideradas ruderais e de vida curta tendem a investir mais em fertilidade, com valores maiores de elasticidade para esta taxa vital em relação à sobrevivência (Silvertown *et al.* 1993; Franco & Silvertown 2004).

As reduções observadas na sobrevivência, especialmente dos indivíduos maiores, foram as principais responsáveis pelas reduções nos valores de λ observados com o envelhecimento das populações, como indicaram as análises de LTRE. Ainda que *L. aurea* seja característica de áreas perturbadas e mesmo considerada planta daninha em áreas cultivadas (Lima-Ribeiro & Prado 2007), o padrão de dinâmica populacional encontrado para esta espécie aproxima-se mais dos padrões descritos para espécies de vida longa e com capacidade de crescimento populacional por um curto período de tempo (Silvertown *et al.* 1993). Por isso, esta espécie pode ser utilizada em projetos de restauração que ocorram no bioma Cerrado. O breve tempo de vida desta espécie poderá criar novos ambientes, facilitando assim a ocupação por outras espécies, dando sequência a sucessão ecológica.

A condição de dominância afetou o investimento de *L. aurea* entre as diferentes taxas vitais. A importância da fertilidade foi maior para a dinâmica populacional em condições de não-dominância em comparação com a população em condição de dominância, o que indica que a competição com gramíneas exóticas invasoras altera a dinâmica populacional de *L. aurea* conforme havíamos previsto. A competição entre espécies, principalmente entre espécies nativas e invasoras, pode ser um dos principais fatores que limitam o sucesso de projetos de restauração (Mangla *et al.* 2011). Por exemplo, na Califórnia, EUA, a competição entre a gramínea invasora *Bromus diandrus*

e o arbusto nativo endêmico *Oenothera doltooides* afeta as populações da espécie nativa, que aumentam a emergência dos indivíduos, a sobrevivência e a taxa de crescimento quando a invasora é manejada (corte) (Thomson 2005). No Canadá, Williams & Crone (2006) compararam o impacto de gramíneas invasoras na dinâmica populacional de *Anemone patens*, uma herbácea perene, e encontraram que as espécies invasoras causam diminuição da taxa de crescimento em todas as taxas vitais (sobrevivência, crescimento e fertilidade). Mas, dentre as taxas vitais, o crescimento foi a taxa mais limitada pela competição com as gramíneas invasoras (Williams & Crone 2006).

A diversidade de espécies arbóreas encontrada (Índice de Shannon: 2,03 e 2,10) em parcelas dominadas por *L. aurea* e *U. decumbens* no segundo ano após a semeadura foi inferior a valores de diversidade de espécies arbóreas geralmente encontrados em áreas conservadas de cerrado *sensu stricto* (Índice de Shannon: 2,87) (Felfili & Fagg 2007), o que é esperado para áreas em restauração (Kanowski *et al.* 2003; Colmanetti *et al.* 2016). No entanto, neste estudo a área amostrada para contabilizar espécies arbóreas foi pequena (7 e 10 m²) e não houve diferenças nas densidades de plântulas nem na diversidade de espécies arbóreas em áreas dominadas por *L. aurea* em comparação com áreas dominadas por *U. decumbens* dois anos após a semeadura. É importante verificar, no entanto que estas espécies podem ter efeitos diferentes no crescimento das plântulas nos próximos anos. É possível que *L. aurea* aja como facilitadora para o crescimento de plantas arbóreas por promover o sombreamento sem fechar completamente a chegada de luz ao solo. Enquanto que *U. decumbens*, devido a seu hábito decumbente e grande crescimento proporcional de indivíduos (touceiras, ver resultados do capítulo 2), pode provocar mortalidade ou estagnação do crescimento destas plântulas arbóreas como descrito em outros estudos (Matos & Pivello 2009; Ferreira *et al.* 2016; Oliveira *et al.* 2016). Ambas espécies têm compostos alelopáticos (Lopes *et al. in press*; Gorgone-Barbosa *et al.* 2008). A hipótese de novas armas (novel weapons, Callaway & Ridenour 2004) indica que os aleloquímicos produzidos por espécies exóticas podem ter mais efeitos sobre espécies nativas e por isto facilitar a invasão de novas áreas por espécies exóticas. Esta mesma hipótese prevê que plantas podem ter maior tolerância aos compostos aleloquímicos de espécies com as quais co-ocorrem naturalmente. De fato, Lopes *et al. (in press)* verificaram que dentre as espécies analisadas, *L. aurea* teve efeitos negativos mais acentuados no crescimento inicial de plântulas da gramínea exótica *U. decumbens*, e efeitos positivos em *Copaifera langsdorffii* estimulando o

crescimento da parte aérea desta espécie arbórea que também ocorre em áreas savânicas.

Os efeitos alelopáticos de *L. aurea* sobre plântulas de *U. decumbens* (Lopes *et al. in press*; Lopes 2016) ajudam a explicar a dominância de *L. aurea* em algumas áreas de semeadura, apesar da agressividade e alta capacidade competitiva desta gramínea invasora (Ferreira *et al.* 2016). Por outro lado, nossas observações de campo indicam que em diversas situações *U. decumbens* torna-se dominante em relação a *L. aurea* e altera a dinâmica populacional deste arbusto.

Nossos resultados indicam que *L. aurea* pode ser uma espécie utilizada em projetos de restauração no Cerrado. Devido as características desta espécie, provavelmente suas populações se reduzirão no futuro não sendo mais tão dominantes quanto nas áreas aqui estudadas. Após os esforços de restauração ecológica, a área estudada poderá passar por um processo de sucessão ecológica diferente daquele onde *U. decumbens* e outras GEI dominassem por completo. Visto que esta espécie tende a diminuir densidade e crescimento populacional alguns anos após o plantio, a ressemeadura pode parecer uma boa estratégia para manter a espécie em densidades relativamente altas em que possa competir com GEI e/ou facilitar o estabelecimento de outras espécies nativas. Apesar de existirem outras espécies estabelecidas na área, a ressemeadura seria possível por meio da semeadura direta manual a lanço, onde ainda é possível observar solo exposto suficiente para a chegada dessas sementes no solo. Entretanto, as análises de dinâmica populacional indicam que esta possível ressemeadura apenas seria efetiva se permitisse o recrutamento de indivíduos nos estágios adultos. Visto que este estudo foi feito em áreas semeadas após aragem e sem nenhuma cobertura de solo, e que esta é uma espécie de característica de áreas abertas e/ou perturbadas, é preciso certificar-se que a semeadura de *L. aurea* em áreas com alguma cobertura vegetal seria efetiva para o estabelecimento de plantas adultas.

Capítulo 2

Dinâmica populacional de gramínea invasora (*Urochloa decumbens*): Implicações para a restauração ecológica do Cerrado

Introdução

Estudos de dinâmica populacional com plantas invasoras têm sido amplamente utilizados, pois podem contribuir para indicar ações de manejo e controle destas espécies (Parker 2000; Koop & Horvitz 2005; DeWalt 2006; Jongejans, Skarpaas & Shea 2008; McMahon & Metcalf 2008; Crone *et al.* 2011). Por meio destes estudos, é possível comparar as populações de espécies invasoras em diferentes situações, para entender quais são os mecanismos que estão determinando a ocorrência e a dominância destas populações nas áreas invadidas (Wallace & Prather 2013). Como por exemplo, Parker (2000) comparou populações do arbusto invasor *Cytisus scoparius*, na costa oeste dos Estados Unidos, em diferentes locais e em diferentes estágios de invasão (inicial, médio e avançado), encontrou que as populações nos estágios avançados projetaram o aumento populacional ($\lambda > 1$), e as populações nos estágios médios e iniciais o declínio populacional ($\lambda < 1$) provavelmente devido a resistência biótica das espécies nativas, ou pela plasticidade fenotípica da espécie ou pela variação genética. Apesar de apresentarem o declínio populacional, não quer dizer que estas populações não irão chegar aos estágios avançados de invasão, mas sim que pode haver algo limitando o crescimento dessas populações ou que representam apenas o início do processo de invasão. Lambrecht-McDowell & Radosевич (2005) compararam populações com diferentes densidades, de espécies do gênero *Rubus*, sendo uma nativa *R. ursinus*, e a outra invasora *R. discolor*, ambas espécies apresentaram tendência a aumento populacional ($\lambda > 1$) nas populações com baixa densidade, e tendência de declínio ($\lambda < 1$) para as populações com alta densidade, provavelmente devido a densidade-dependente do recrutamento, pois esse recrutamento pode ser limitado em áreas com alta densidade, além disso essas espécies parece apresentar um limite de crescimento anual por serem espécies de vida curta.

As espécies consideradas invasoras possuem uma série de características que as tornam nocivas a vegetação nativa, como: ampla capacidade de dispersão por reprodução vegetativa e de sementes, alta germinabilidade, formação de banco de sementes, ciclo reprodutivo rápido, alta taxa de crescimento, eficiência fotossintética e de utilização de nutrientes, alta capacidade de rebrota, que facilitam o rápido

estabelecimento, principalmente em áreas perturbadas (Daehler 2003; Hoffmann & Haridasan 2008). Ambientes perturbados também modificam a demografia das populações de espécies invasoras (Crone *et al.* 2011). Por exemplo, Emery *et al.* (2013) analisaram como o fogo pode alterar os padrões demográficos de uma gramínea invasora (*Microstegium vimineum*) nos Estados Unidos. De acordo com a época do ano em que ocorre, o fogo pode reduzir a taxa de crescimento populacional (λ), e até reduzir a produção de sementes, que é um fator limitante para a persistência das populações desta espécie (Emery *et al.* 2013). Silva *et al.* (1991) compararam populações de *Andropogon semiberbis* na Venezuela, sendo uma população queimada anualmente ao final da estação chuvosa e outra protegida do fogo por um ano, e encontraram que a população queimada apresentava declínio populacional ($\lambda=0,2762$) enquanto que a população protegida por fogo o crescimento populacional ($\lambda=1,2524$). Essas diferenças foram devidas a taxas mais altas de sobrevivência, crescimento e reprodução dos indivíduos de menor tamanho (1 perfilho e 2-10 perfilhos) na população protegida do fogo.

As espécies invasoras são um grande entrave para o sucesso dos projetos de restauração em todo o mundo (Chazdon 2008; Cordell *et al.* 2016). O estudo de dinâmica populacional destas espécies oferece uma ferramenta adicional para melhorar e também avaliar o sucesso dos projetos de restauração em áreas com incidência de espécies invasoras (Jongejans *et al.* 2008; James *et al.* 2011). A presença e/ou densidade de espécies invasoras é frequentemente considerada para indicar a efetividade da restauração (Doren *et al.* 2009). Além disso, as interações ecológicas na demografia das espécies plantadas, principalmente a competição entre as espécies invasoras e as nativas também devem ser levadas em consideração nos projetos de restauração (Wong & Ticktin 2015). Além da competição, a alelopatia também pode ter efeito na demografia das espécies invasoras. Algumas espécies invasoras produzem compostos aleloquímicos que interferem no estabelecimento das espécies nativas (Ridenour & Callaway 2001; Gorgone-Barbosa *et al.* 2008). E o contrário também pode ocorrer, quando espécies nativas reduzem o sucesso de estabelecimento de espécies invasoras (Cummings, Parker & Gilbert 2012).

O bioma Cerrado tem um histórico de uso e ocupação que resultou tanto no desmatamento quanto na sua degradação, devido a introdução de gramíneas invasoras, como *Hyparrhenia rufa* (capim-jaraguá), *Urochloa* spp. (capim-braquiária), *Panicum*

maximum (capim-colonião) e *Melinis minutiflora* (capim-gordura), que frequentemente dominam o extrato herbáceo mesmo em áreas conservadas de Cerrado (Pivello *et al.* 1999a; Gorgone-Barbosa *et al.* 2008; Rossi *et al.* 2014; Lannes *et al.* 2016). Neste contexto, *Urochloa decumbens* tem sido um problema em áreas de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás. Esta gramínea é uma das espécies que dominavam a área antes do projeto de restauração ser estabelecido. As gramíneas invasoras são um dos principais fatores que limitam o sucesso de espécies arbóreas semeadas (Pellizzaro 2016; Pellizzaro *et al.* 2017). Em contraste, uma das espécies de arbusto nativa (*Lepidaploa aurea*) que foi semeada nestas áreas, já conhecida por seu potencial alelopático (Lopes *et al. in press*; Lopes 2016), tem dominado algumas áreas limitando a reocupação por gramíneas exóticas (principalmente *U. decumbens*). O presente estudo tem como objetivo caracterizar a dinâmica de *U. decumbens* em uma área de restauração, em populações com condições contrastantes de dominância e ocorrência de *L. aurea*, ou seja, em áreas em que *Urochloa decumbens* é dominante e recobre mais de 50% do solo e em áreas em que esta espécie está em condição de não-dominância e mais de 50% do solo é coberto por *Lepidaploa aurea*.

Perguntas

1. Como a dominância e a ocorrência de *L. aurea* influenciam a dinâmica populacional de *U. decumbens*?
2. Quais são os estágios de vida e taxas vitais mais importantes para a dinâmica populacional de *U. decumbens* em diferentes condições de dominância?

Hipóteses

1. A taxa de crescimento populacional é diferente entre as populações com condições de dominância diferentes.
2. Os indivíduos maiores são os que mais contribuem para o crescimento populacional de *U. decumbens* em ambas situações. Por ser uma planta perene, com capacidade de reprodução clonal, a taxa vital mais importante será a sobrevivência (Franco & Silvertown 2004).

Material e métodos

Espécie de estudo

A espécie de gramínea *U. decumbens* (Stapf) R.D. Webster (= *Brachiaria decumbens* Stapf) é nativa da África (Shirasuna 2015). No Brasil é conhecida

popularmente como capim-braquiária. Desde 1952, diversas espécies do gênero *Urochloa* foram introduzidas no Brasil, e uma das espécies foi *U. decumbens* (Karia, Duarte & Araújo 2006). Esta espécie foi introduzida para forragem de gado e continua sendo amplamente utilizada até hoje, com grande pressão de propágulo (Miles, Maass & Do Valle 1996), atualmente ocorrendo em todos os estados do Brasil (Pivello *et al.* 1999b). Há registro de ocorrência da espécie em diversas vegetações conservadas, onde não necessariamente houve semeadura, por exemplo: campos rupestres, cerrado (*lato sensu*), florestas estacionais semidecíduais, palmeirais (Shirasuna 2015), o que evidencia sua capacidade de expansão e colonização de áreas além daquelas em que foi introduzida.

Fora de sua zona de ocorrência natural é considerada uma gramínea exótica invasora (Blackburn *et al.* 2011), pois é capaz de dispersar, colonizar e dominar novas áreas em diversos tipos de ambiente independentemente de auxílio humano (Pivello *et al.* 1999b). Além disso, apresenta características de rápida propagação, como alta produção de sementes e reprodução clonal (Miles *et al.* 1996; Figura 2.9c e 2.10c), assim como dominância de áreas por longos períodos, após abandono de terra, impedindo a regeneração natural de espécies nativas nestas áreas (Durigan *et al.* 1998) e potencial alelopático (Souza *et al.* 2006). Espécies deste gênero estabelecem-se facilmente em solos de baixa fertilidade, têm alta produção de biomassa e cobrem o solo rapidamente, e são tolerantes a estações secas prolongadas (Mesquita *et al.* 2004; Jakelaitis *et al.* 2005; Ramos *et al.* 2009).

Quanto a morfologia e reprodução, *U. decumbens* é uma espécie perene, estolonífera com colmos entre 30-45cm de altura quando vegetativa e mais que 1m de altura quando reprodutiva (Loch 1977). Na área de estudo, a floração inicia-se em janeiro apresentando panículas floridas continuamente, até o final da época seca (outubro), e a frutificação e dispersão de sementes inicia-se em fevereiro, um mês após a floração (Observação pessoal). Cada inflorescência produz em média 26,3 sementes (Pancera 2011). As sementes produzidas podem permanecer viáveis armazenadas por mais de dois anos em condições laboratoriais (Usberti 1990). No local de estudo, em áreas em que o solo foi gradeado e queimado, como parte da preparação para a semeadura direta de espécies nativas com vistas à restauração, o banco de sementes de *U. decumbens* é de, em média 478 (± 45) sementes/ m², das quais cerca de 13% estavam viáveis (Tinoco 2016).

Área de estudo

O estudo foi realizado em área de restauração ecológica, no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV; 14°7'2.54" S 47°38'30.36" W), no município de Alto Paraíso de Goiás, GO. Originalmente o local de estudo apresentava a vegetação do tipo cerrado aberto. O solo é classificado pelo mapeamento RADAMBRASIL como latossolo vermelho-amarelo álico (Da Rosa & Marca 2009). O clima da região é do tipo Aw (Köppen), tropical com duas estações bem definidas: inverno seco e verão chuvoso. A precipitação média anual é de 1.500 a 1.700 mm, e no período de estudo, de julho 2015 a julho de 2016, foi de 917,5 mm (INMET 2016).

A área de estudo era originalmente coberta por cerrado ralo que foi convertido em pastagem com gramíneas africanas. O manejo da pastagem e o pastoreio foram interrompidos há cerca de 20 anos devido à implantação do PNCV e a área é dominada por gramíneas africanas, especialmente *Urochloa decumbens*, *U. brizantha*, *U. humidicola*, e em menor densidade, *Hyparrhenia rufa*, *Andropogon gayanus* e *Melinis minutiflora* (Figura 2.8a). Em julho de 2014 uma área de cerca de sete hectares foi queimada e posteriormente gradeada com vistas à redução das populações de gramíneas exóticas. Estas gramíneas são extremamente resistentes ao fogo e não morrem após a queima (Veldman *et al.* 2009). O objetivo deste preparo do solo é reduzir a dominância das gramíneas exóticas integrando o fogo ao revolvimento mecanizado do solo. A queima tende a reduzir a quantidade de sementes viáveis disponíveis (tanto recém-produzidas pelas plantas quanto na superfície do solo), além de eliminar a parte aérea das gramíneas. O fogo facilita o gradeamento que tem por objetivos descompactar o solo e matar os indivíduos adultos das gramíneas estabelecidos na área há anos (Figura 2.9b e 2.9c).

Apesar deste preparo do solo, e do plantio em altas densidades de sementes nativas (30 espécies, com média de 58 sementes/m²), as gramíneas exóticas permanecem na área em processo de restauração, competindo com espécies nativas e muitas vezes impedindo seu estabelecimento e desenvolvimento. Dentre as gramíneas exóticas invasoras (GEI), *U. decumbens* é a mais abundante na área de estudo (Figura 2.8b; 2.9a; 2.9d).

Delineamento amostral

Para entender como a condição de dominância e a competição afetam a dinâmica populacional desta espécie, estabelecemos parcelas permanentes, em julho de

2015, para o acompanhamento dos indivíduos de *U. decumbens*. Alocamos as parcelas em áreas de dominância de indivíduos de *U. decumbens*. Para entender os efeitos da competição com *L. aurea* na dinâmica da população de *U. decumbens*, marcamos adicionalmente parcelas para acompanhamento de uma população em locais dominados por *L. aurea*, representando a população não-dominante. As áreas de dominância de *U. decumbens* escolhemos manchas onde *U. decumbens* estivesse com mais que 50% da cobertura do solo (dominante). Medimos a cobertura do solo visualmente sempre pela mesma pessoa, com o auxílio de um quadrado de 1x1m subdividido em quadrantes de 10x10cm. A cobertura do solo foi medida visualmente, sempre pela mesma pessoa, com auxílio de quadrado de 1x1m subdividido em quadrantes de 10x10cm, onde foram contados quantos quadrantes a espécie de estudo estava cobrindo. Sendo que a condição para estabelecimento da parcela foi que a espécie de estudo cobrisse mais de 50 quadrantes que representavam mais que 50% da cobertura do solo.

As parcelas aqui descritas são as mesmas utilizadas para estudo das populações de *L. aurea* no 2º ano de vida (Capítulo 1), sendo que as condições de dominância entre as duas espécies estudadas são alternadas. Ou seja, nas parcelas em que *U. decumbens* é não-dominante foi estudada a população de *L. aurea* dominante. Enquanto que as parcelas de *U. decumbens* em condição de dominância são aquelas em que *L. aurea* foi estudada em condição de não-dominância (Figura 2.10a e 2.10b).

Alocamos em cada população parcelas (1m²) suficientes para a amostragem de no mínimo 240 indivíduos, para cada população (8 e 7 parcelas por população). Consideramos o conjunto de indivíduos de todas as parcelas na mesma condição de dominância como uma população. Sendo assim, este estudo avaliou duas populações de *U. decumbens*, tratadas no texto como: dominante e não-dominante. Marcamos todos os indivíduos enraizados nas parcelas com placa de alumínio numeradas. Em cada parcela medimos todos os indivíduos contando o número de perfilhos e medindo o diâmetro de base da touceira (cm) com fita métrica, a partir do comprimento máximo e sua perpendicular (πab) (adaptado de Cunningham 2001). Além disso, registramos a presença ou ausência de estruturas reprodutivas. Acompanhamos as populações durante duas amostragens, a primeira em julho de 2015 (T0) e a segunda após um ano, em julho de 2016 (T1). Consideramos como indivíduos separados (genetas) aqueles que estavam no mínimo a 5 cm de outros indivíduos, já que esta foi a distância em que não era possível identificar raízes superficiais ligando a maior parte dos indivíduos. Indivíduos a menos de 5 centímetros de distância foram considerados como rametas de uma mesma

geneta. Por se tratar de uma espécie com alta capacidade de rebrotamento radicular, é muito provável que vários dos indivíduos aqui considerados separadamente sejam de fato clones. No entanto, ao considerar esta distância mínima entre indivíduos, e a não-conexão radicular ao menos em camadas superficiais, assumimos que as taxas vitais (sobrevivência, crescimento e reprodução) destes indivíduos sejam independentes entre si. A definição de indivíduo para estudos de dinâmica de população não precisa, necessariamente ser a de indivíduos genotipicamente únicos, mas sim considerar as condições ecológicas destes indivíduos (Cook 1983; Hamilton, Schmid & Harper 1987; Caswell 2001).

As populações de *U. decumbens* apesar de estarem estabelecidas há muito tempo (mais que 50 anos), foram fortemente perturbadas tendo ao menos a parte aérea de todos os indivíduos adultos retiradas antes do plantio de sementeira pela queima e o gradeamento do solo. Neste contexto, consideramos que as populações estudadas foram artificialmente estabelecidas em novembro de 2014, visto que todas as plantas nestas populações se (re) estabeleceram por germinação de sementes ou rebrota de raízes após o gradeamento do solo para sementeira de espécies nativas.

Análise de dados

Classificamos os indivíduos em estágios de vida com base no número de perfilhos, utilizando os algoritmos propostos por Vandermeer (1978), para minimizar erros de amostragem e distribuição. Os indivíduos foram classificados em quatro estágios: Adulto1 (A1; 1 perfilho), Adulto2 (A2; 2-5 perfilhos), Adulto3 (A3; 6-9 perfilhos) e Adulto4 (A4; >10 perfilhos). Todos estes indivíduos têm capacidade para reprodução, pois nesta espécie, a partir de um único perfilho, os indivíduos já podem produzir inflorescências. Além disso, consideramos dois estágios de sementes no banco de sementes, Semente1 e Semente2 (S1 e S2; Figura 2.1). Para a classificação em estágio de vida, analisamos separadamente as taxas vitais de rametas (indivíduos pertencentes a uma geneta formada por mais de uma rameta) e de indivíduos independentes (genetas com apenas uma rameta). Visto que não houve diferenças, as taxas vitais entre estes dois tipos de indivíduos (rametas de uma geneta e genetas independentes), não consideramos esta informação para a classificação dos estágios de vida, para evitar erros de amostragem.

Apesar do longo histórico de uso desta espécie, só existem informações sobre a longevidade de sementes de *U. decumbens* quando armazenadas em condições

controladas (Usberti 1990; Castro *et al.* 1996; Hopkinson & English 2005). Por não existirem dados para a avaliação da durabilidade do banco de sementes em condições naturais, nós consideramos que as sementes podem permanecer viáveis no solo por mais de dois anos, consideramos que a taxa sobrevivência no primeiro ano de 28,4% e no segundo ano de 13,8% (Usberti 1990).

Ainda que exista o banco de sementes, nossos dados indicam que ele contribui relativamente pouco com o recrutamento de novos indivíduos em situações em que as populações já estão estabelecidas. A estimativa das parcelas estudadas é que as populações tenham produzido cerca de 52.000 e 31.000 sementes para as populações dominante e não-dominante, respectivamente. Há apenas cerca de 1 a 14% desta quantidade de sementes viáveis no banco de sementes amostrado em áreas submetidas ao mesmo preparo do solo que as áreas estudadas (Tinoco 2016). Desta forma, estimamos que 99% dos novos recrutas vieram de germinação de sementes recém produzidas (T0), e somente 1% do banco de sementes. Assumimos que 66% das plântulas vieram do primeiro ano de banco de sementes e 33% do segundo ano do banco de sementes, com base nos dados de Usberti (1990) que indicam que há perda de cerca de metade da viabilidade de sementes do primeiro para o segundo ano de armazenamento em condições controladas.

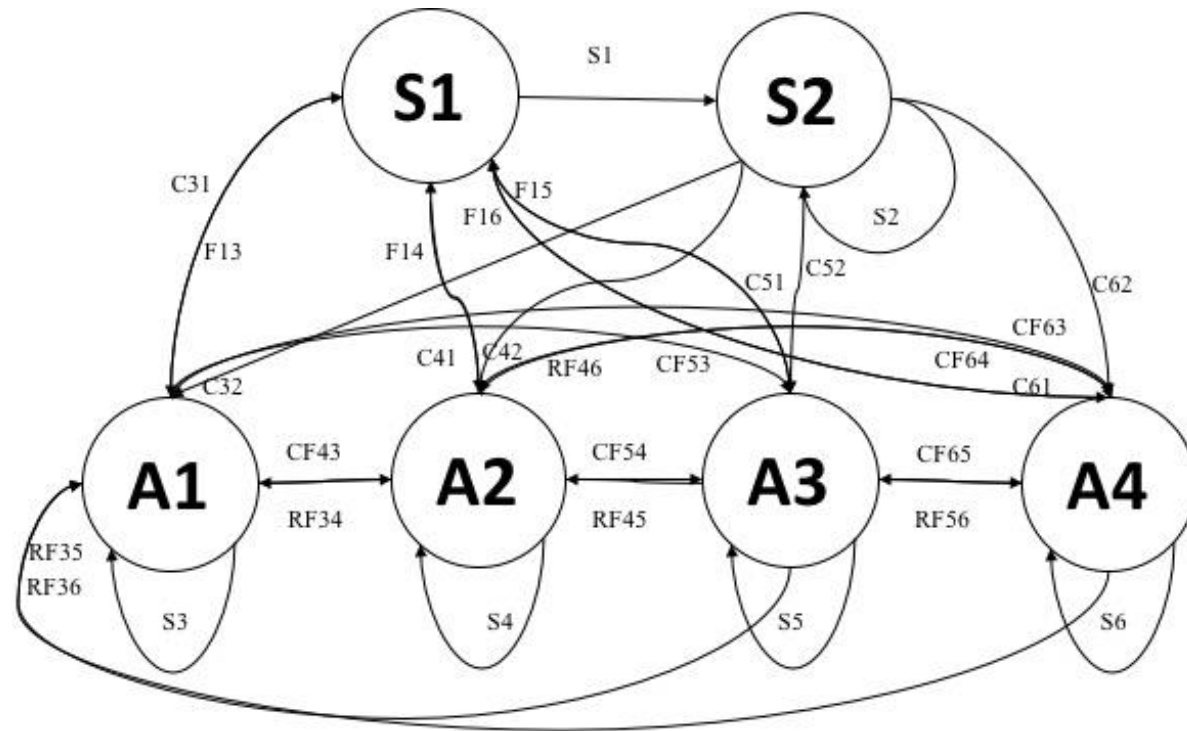


Figura 2.1. Ciclo de vida de *Urochloa decumbens*, com as taxas vitais que compõe a matriz populacional da espécie. Os círculos representam os estágios (Semente1=S1, Semente2=S2, Adulto1=A1, Adulto2=A2, Adulto3=A3, Adulto4=A4). Cada seta representa uma taxa vital identificada por letras: S (sobrevivência e permanência no mesmo estágio de vida); F (fertilidade); C (crescimento para estágios maiores) e R (retrogressão, ou seja, redução de tamanho dos indivíduos), e os números ao lado das letras representam as possíveis transições matriciais entre os estágios de vida. Algumas setas do ciclo de vida combinam letras, pois há mais de um tipo de transição entre os estágios de vida, por exemplo CF43 trata tanto do crescimento dos indivíduos do estágio A1 (3) para A2 (4), C43, quanto a possível fertilidade de indivíduos do estágio A1 dando origem a novos indivíduos do estágio A2 no ano seguinte, F43. Da mesma forma, a transição a₃₄ pode ocorrer tanto a retrogressão (redução de tamanho) dos indivíduos no estágio 4 (A2) para o estágio 3 (A1), ou seja R34, quanto pela fertilidade destes indivíduos A2 dando origem a novos indivíduos A1 no ano seguinte (F34).

Calculamos a fertilidade para os estágios A1, A2, A3 e A4 a partir do número de recrutas encontrados em cada estágio ($t+1$) em relação a produção total de sementes por população. Para calcular a produção total de cada população calculamos o somatório do número de perfilhos * número médio de sementes puras por inflorescência (26,3 sementes, Pancera (2011) + número médio de sementes estimado para o banco de sementes de cada população. Calculamos o número total do banco de sementes do banco de cada população a partir do número médio de sementes viáveis encontradas no banco de sementes na área de estudo (Tinoco, 2016): 63,75 sementes/m² * área amostrada (8 e 7m², para a população dominante e não-dominante, respectivamente).

Construímos as matrizes de transição (Caswell 2001) para as duas populações estudadas (Tabelas 2.1 e 2.2) e calculamos em cada matriz as probabilidades de transição entre os estágios, onde o elemento a_{ij} representa a probabilidade de transição do estágio j para i (Caswell 2001).

Calculamos o auto-vetor dominante de cada matriz (λ), que representa a taxa de crescimento assintótico da população, e re-amostramos os valores de λ encontrados por “bootstrap” com 10.000 iterações, calculado a média e o intervalo de confiança (95%). Consideramos que os valores de λ encontrados são significativamente diferentes se os intervalos de confiança não estão sobrepostos (Lande 1988). Para caracterizar os efeitos de possíveis mudanças em estágios e taxas vitais (sobrevivência, crescimento, retrogressão e fertilidade) nos valores de λ , fizemos a análise prospectiva de elasticidade. Para avaliar as diferenças na dinâmica populacional de *U. decumbens* em relação a presença e dominância de *L. aurea* (população dominante como referência e a não-dominante como tratamento), fizemos a análise de LTRE (*Life table response experiments*) (Caswell 2001).

Todas as análises foram realizadas no programa R versão 3.2.4 (R Development Core Team 2011), especificamente o pacote “popbio” (Stubben & Milligan 2007).

Tabela 2.1. Equação da matriz populacional de *Urochloa decumbens* e taxas vitais: S: permanência, R: retrogressão, F: fecundidade e C: crescimento.

	S1 (1)	S2 (2)	A1 (3)	A2 (4)	A3 (5)	A4 (6)
S1 (1)	0	0	F ₁₃	F ₁₄	F ₁₅	F ₁₆
S2 (2)	S ₁ *(1-C ₃₁ -C ₄₁ -C ₅₁ -C ₆₁)	S ₂ *(1-C ₃₂ -C ₄₂ -C ₅₂ -C ₆₂)	0	0	0	0
A1 (3)	S ₁ *C ₃₁	S ₂ *C ₃₂	S ₃ *(1-C ₄₃ -C ₅₃ -C ₆₃) +F ₃₃	S ₄ *R ₃₄ +F ₃₄	S ₅ *R ₃₅ +F ₃₅	S ₆ *R ₃₆ +F ₃₆
A2 (4)	S ₁ *C ₄₁	S ₂ *C ₄₂	S ₃ *C ₄₃ +F ₄₃	S ₄ *(1-R ₃₄ -C ₅₄ -C ₆₄) +F ₄₄	S ₅ *R ₄₅ +F ₄₅	S ₆ *R ₄₆ +F ₄₆
A3 (5)	S ₁ *C ₅₁	S ₂ *C ₅₂	S ₃ *C ₅₃ +F ₅₃	S ₄ *C ₅₄ +F ₅₄	S ₅ *(1-R ₃₅ -R ₄₅ -C ₆₅) +F ₅₅	S ₆ *R ₅₆ +F ₅₆
A4 (6)	S ₁ *C ₆₁	S ₂ *C ₆₂	S ₃ *C ₆₃ +F ₆₃	S ₄ *C ₆₄ +F ₆₄	S ₅ *C ₆₅ +F ₆₅	S ₆ *(1-R ₃₆ -R ₄₆ -R ₅₆) +F ₆₆

Tabela 2.2. Descrição das taxas vitais que compõe a matriz de transição de *Urochloa decumbens*.

Taxa Vital	Processo
S1	Permanência do banco de sementes do 1o para o 2o ano
S2	Permanência do banco de sementes do 2o ano para os próximos
S3	Sobrevivência do A1
S4	Sobrevivência do A2
S5	Sobrevivência do A3
S6	Sobrevivência do A4
C31	Recrutamento de sementes do 1o ano para A1
C41	Recrutamento de sementes do 1o ano para A2
C51	Recrutamento de sementes do 1o ano para A3
C61	Recrutamento de sementes do 1o ano para A4
C32	Recrutamento de sementes do 2o ano para A1
C42	Recrutamento de sementes do 2o ano para A2
C52	Recrutamento de sementes do 2o ano para A3
C62	Recrutamento de sementes do 2o ano para A4
C43	Crescimento de A1 para A2
C53	Crescimento de A1 para A3
C63	Crescimento de A1 para A4
C54	Crescimento de A2 para A3
C64	Crescimento de A2 para A4
C65	Crescimento de A3 para A4
R34	Retrogressão de A2 para A1
R35	Retrogressão de A3 para A1
R36	Retrogressão de A4 para A1
R45	Retrogressão de A3 para A2
R46	Retrogressão de A4 para A2
R56	Retrogressão de A4 para A3
F13	Fertilidade do 1,3
F14	Fertilidade do 1,4
F15	Fertilidade do 1,5
F16	Fertilidade do 1,6
F33	Fertilidade do 3,3
F34	Fertilidade do 3,4
F35	Fertilidade do 3,5
F36	Fertilidade do 3,6
F43	Fertilidade do 4,3
F44	Fertilidade do 4,4
F45	Fertilidade do 4,5
F46	Fertilidade do 4,6
F53	Fertilidade do 5,3

Tabela 2.2. (Continuação) Descrição das taxas vitais que compõe a matriz de transição de *Urochloa decumbens*.

Taxa Vital	Processo
F54	Fertilidade do 5,4
F55	Fertilidade do 5,5
F56	Fertilidade do 5,6
F63	Fertilidade do 6,3
F64	Fertilidade do 6,4
F65	Fertilidade do 6,5
F66	Fertilidade do 6,6

Resultados

A estrutura populacional inicial de *U. decumbens* se mostrou semelhante entre as populações. As duas populações apresentaram proporcionalmente a maior parte dos indivíduos no estágio A2 (38% e 31% respectivamente para as populações dominante e não-dominante) em relação aos outros estágios (Figura 2.2). A densidade média de indivíduos foi de 33 ($\pm 1,8$) e 27 ($\pm 2,1$) indivíduos/m² em T0 e 26 ($\pm 1,2$) e 24 ($\pm 1,4$) em T1, respectivamente para as populações dominante e não-dominante. A densidade média de perfilhos encontrados foi de 248 ($\pm 6,1$) e 171 ($\pm 9,2$) perfilhos/m² em T0 e 174 ($\pm 4,7$) e 139 ($\pm 7,7$) perfilhos/m² em T1, respectivamente para as populações dominante e não-dominante. O recrutamento também foi semelhante entre as populações, sendo em média 3,5 ($\pm 1,0$) e 3,8 ($\pm 1,1$) novos indivíduos/m² (T1) para as populações dominante e não-dominante, respectivamente. A porcentagem de indivíduos reprodutivos em relação ao total de indivíduos na população no T0, foi de 69% e 58% e de 64% e 69% no T1 para as populações dominante e não-dominante, respectivamente.

A taxa de crescimento foi similar entre as populações, visto que os intervalos de confiança se sobrepõem. Os valores de λ encontrados foram de 0,705 (0,600-0,808) e 0,723 (0,629-0,812) para as populações dominante e não-dominante, respectivamente (Figura 2.3 e Tabela 2.3).

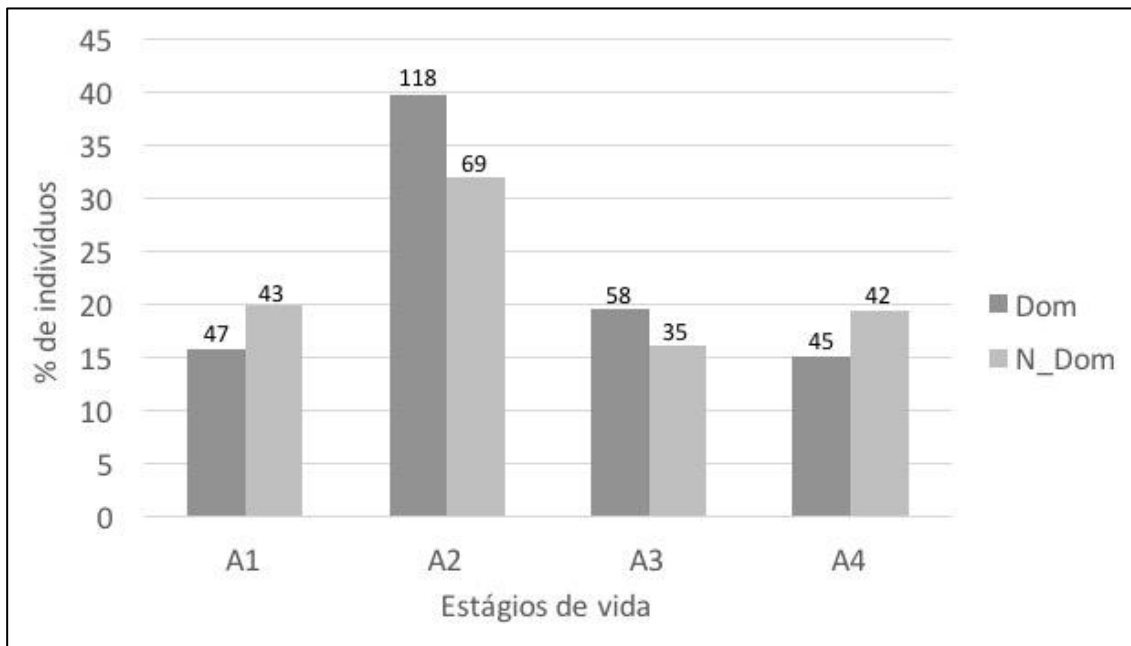


Figura 2.2. Estrutura populacional inicial (julho/2015) de *Urochloa decumbens* em quatro estágios de vida (A1, A2, A3 e A4), para duas populações analisadas em diferentes condições de dominância (dominante e não-dominante), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO. Os valores acima das barras representam o número de indivíduos em cada estágio e em cada população. O número total de indivíduos amostrados em julho/2015 na população dominante foi de 268 e na não-dominante de 189.

A elasticidade dos estágios de vida foi diferente entre as populações. Para a população dominante, λ foi mais sensível a mudanças proporcionais nas taxas vitais do estágio A4 em relação aos outros estágios de vida. Para a população não-dominante, λ foi mais sensível a mudanças proporcionais nas taxas vitais dos estágios A4, A2 e A3 em relação aos outros estágios de vida. O estágio A1 e os dois estágios do banco de sementes (S1 e S2) apresentaram valores baixos de elasticidade em comparação com os estágios de maior tamanho (Figura 2.4).

Para as taxas vitais, a análise de elasticidade foi semelhante nas duas populações. Nas duas populações a sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para λ , em relação a outras taxas vitais, seguida pela retrogressão em menor proporção, evidenciando a diminuição da taxa de crescimento (Figura 2.5).

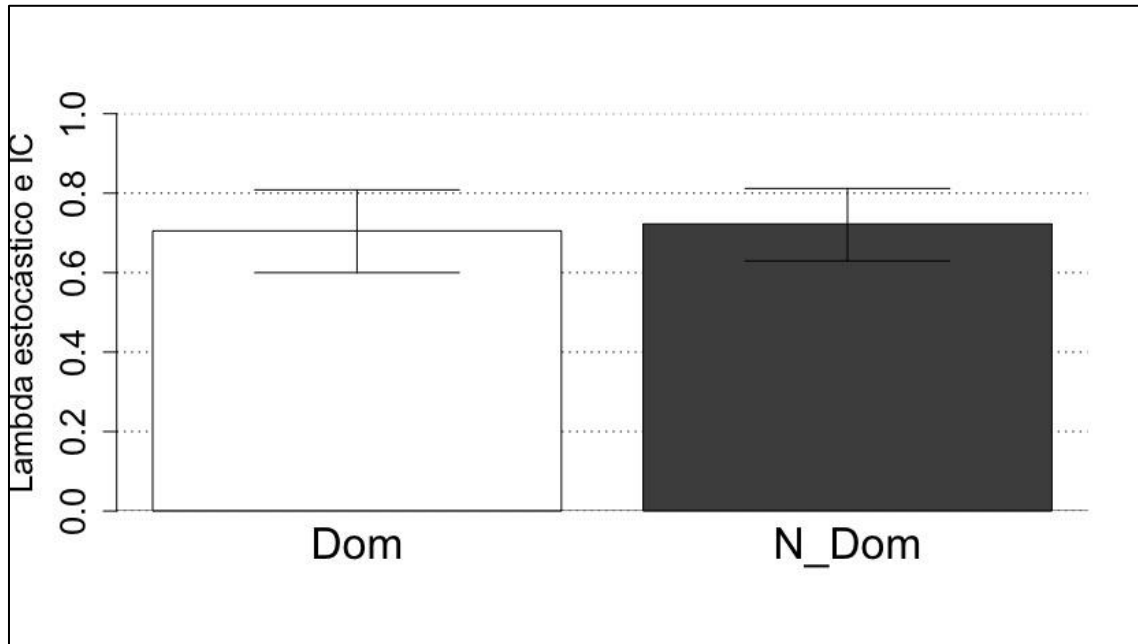


Figura 2.3. Taxa de crescimento determinístico (λ) e intervalo de confiança (95%) para duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância, em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

Tabela 2.3. Matrizes construídas para as populações de *Urochloa decumbens* em condições diferentes de dominância (dominante (Dom) e não-dominante (N_Dom)), estrutura populacional, valor reprodutivo, distribuição dos estágios estáveis (SSD) e ‘damping ratio’.

População	Matrizes							Parâmetros Populacionais			
	S1	S2	A1	A2	A3	A4	Estrut. Pop.	Valor reprodutivo	SSD	Damping ratio	
Dom $\lambda=0,705$	S1	0,0000	0,0000	10,9200	34,8885	79,2641	276,1547	-	1,0000	0,6931	1,5493
	S2	0,2800	0,1300	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	0,4916	0,3005	
	A1	0,0000	0,0000	0,2172	0,1667	0,1013	0,1125	47	0,0005	0,0013	
	A2	0,0000	0,0000	0,1786	0,4336	0,4748	0,3681	118	0,0000	0,0031	
	A3	0,0000	0,0000	0,0000	0,0440	0,2967	0,1680	58	0,0000	0,0007	
	A4	0,0000	0,0000	0,0000	0,0270	0,0553	0,6791	45	0,0000	0,0013	
N_Dom $\lambda=0,723$	S1	0,0000	0,0000	10,9200	34,1843	74,3167	180,4400	-	1,0000	0,7024	1,5503
	S2	0,2800	0,1400	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-	0,4979	0,2872	
	A1	0,0000	0,0000	0,2135	0,1293	0,1400	0,0702	43	0,0037	0,0018	
	A2	0,0000	0,0000	0,1523	0,5761	0,4200	0,3533	69	0,0001	0,0058	
	A3	0,0000	0,0000	0,0014	0,0479	0,3707	0,3091	36	0,0004	0,0016	
	A4	0,0000	0,0000	0,0007	0,0167	0,1715	0,5593	42	0,0007	0,0014	

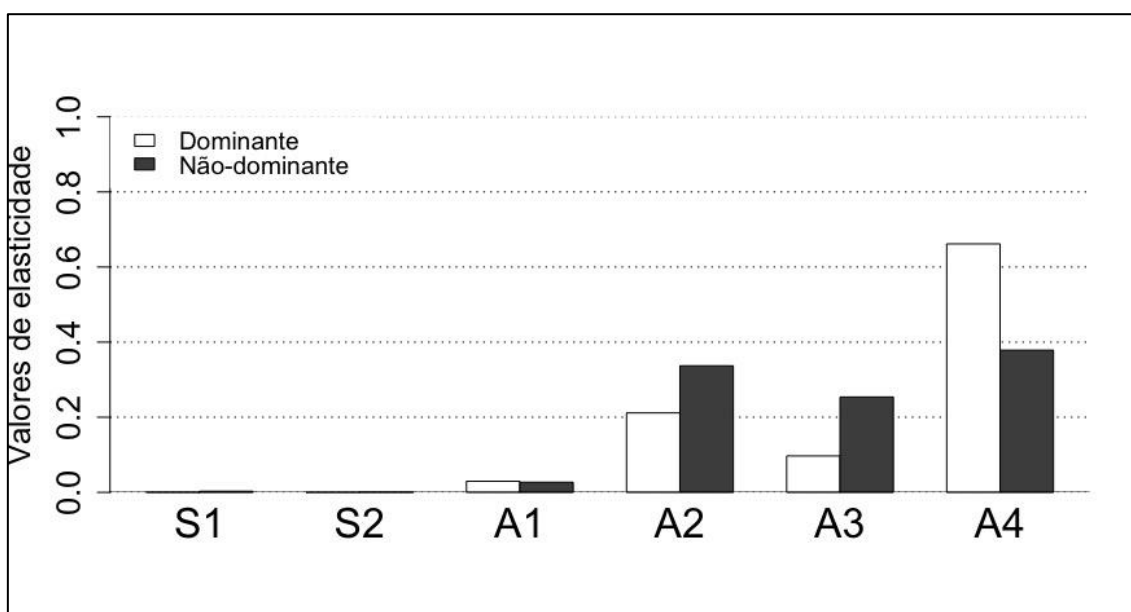


Figura 2.4. Elasticidade em seis estágios de vida (S1, S2, A1, A2, A3 e A5) para duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante=branco; não-dominante=preto), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

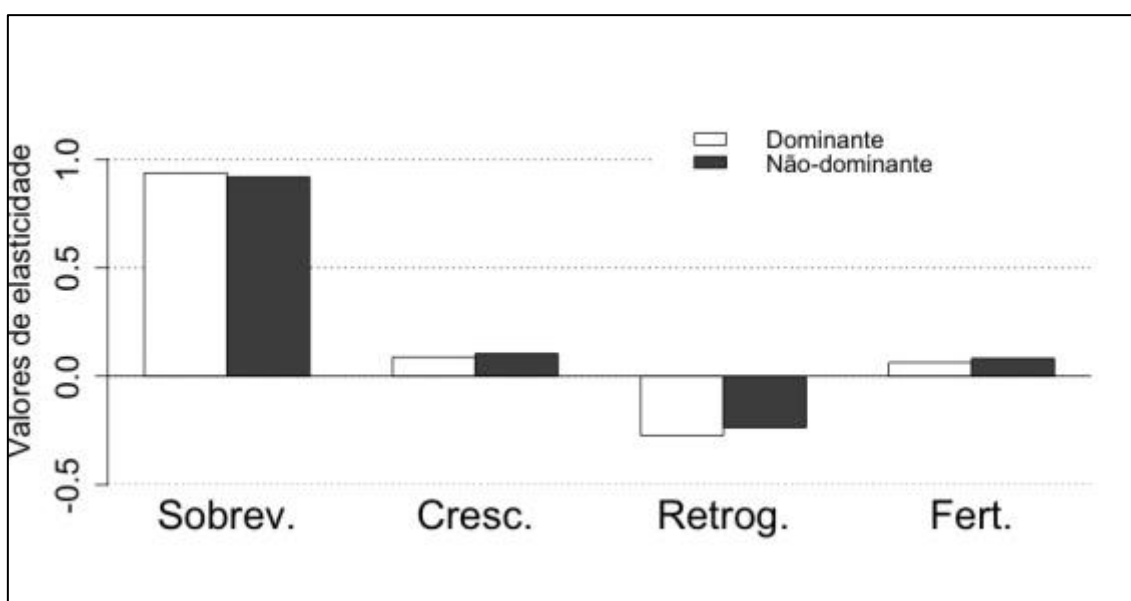


Figura 2.5. Elasticidade por taxa vital (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) para as duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante=branco; não-dominante=preto), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

A análise de LTRE para os estágios de vida evidenciou a influência das alterações nas taxas vitais dos indivíduos no estágio A3 e em menor proporção dos indivíduos no estágio A2, para o pequeno aumento no valor de λ entre a população dominante (referência) e a não-dominante (tratamento). Enquanto que as diferenças nas taxas vitais dos indivíduos no estágio A4 contribuíram para uma redução dos valores de λ na população não-dominante. As alterações das taxas vitais do banco de sementes (estágios S1 e S2) e do estágio A1 pouco influenciaram as diferenças entre os valores de λ das duas populações (Figura 2.6).

Para as taxas vitais na análise de LTRE, a sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para o pequeno aumento do valor de λ , em relação às outras taxas vitais, entre a população dominante (referência) e a não-dominante (tratamento), seguida pela fertilidade e crescimento, em menores proporções. No entanto, a retrogressão contribuiu para reduções no valor de λ (Figura 2.7).

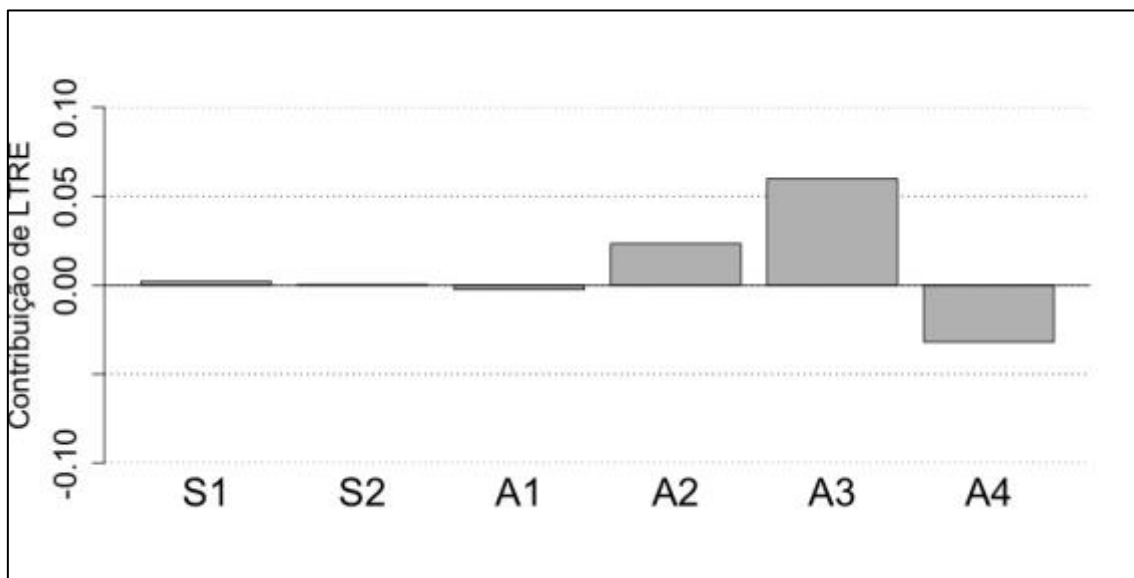


Figura 2.6. Contribuições de LTRE dos estágios de vida (S1, S2, A1, A2, A3 e A4) para as variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas na análise de LTRE, realizadas entre duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante – referência e não-dominante - tratamento), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

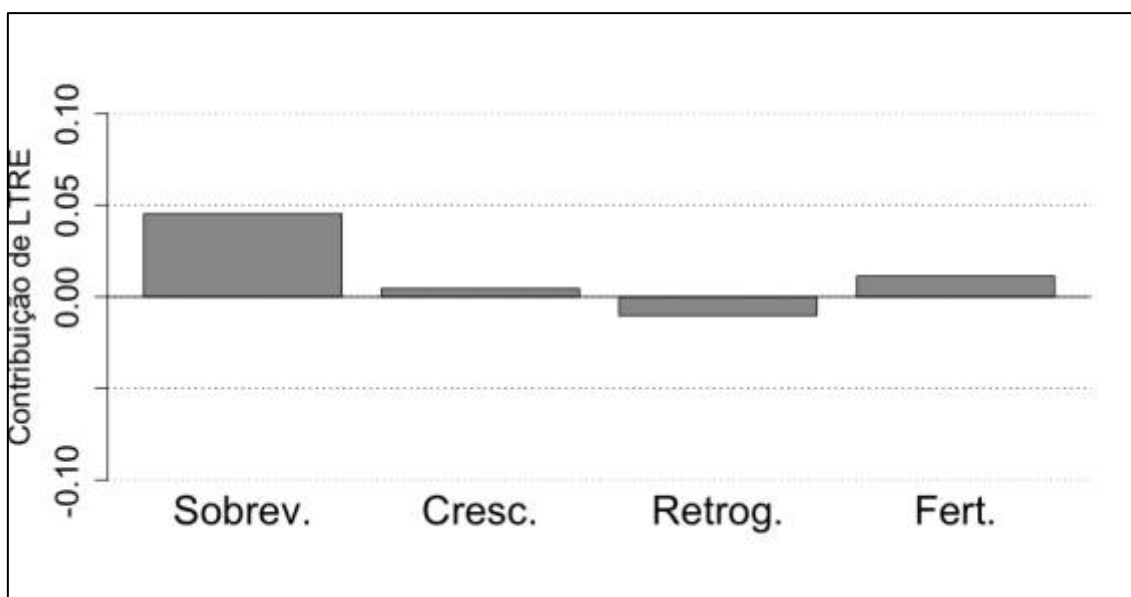


Figura 2.7. Contribuições de LTRE das taxas vitais (Sobrev. = sobrevivência; Cresc. = crescimento; Retrog. = retrogressão; Fert. = fertilidade) para as variações observadas nas taxas de crescimento, encontradas na análise de LTRE, realizadas entre duas populações de *Urochloa decumbens*, no segundo ano após distúrbio em condições contrastantes de dominância (dominante – referência e não-dominante-tratamento), em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.

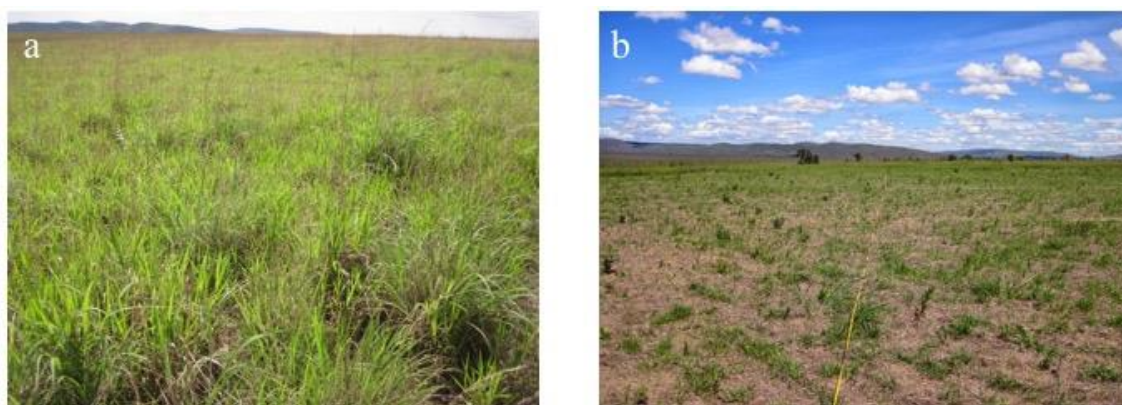


Figura 2.8. (a) Área dominada por gramíneas exóticas invasoras (GEI) antes da intervenção da restauração; (b) gramíneas exóticas invasoras (GEI) rebrotando e espécies nativas, três meses após o plantio por sementeira direta; no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Alexandre Sampaio).



Figura 2.9. (a) Gramíneas exóticas invasoras (GEI) (re) estabelecidas após um ano de intervenção por fogo e aragem do solo; (b) Área sendo preparada com grade aradora, para a semeadura direta em área de restauração, em novembro de 2015 (Fotos a-b: Alexandre Sampaio); (c) Área sendo manejada com fogo, em maio de 2014, para o plantio de restauração (Foto: Alba Cordeiro); (d) *Urochloa decumbens* um ano após a intervenção por restauração, interagindo com *Senna alata*, espécie arbórea nativa semeada (Foto: Keiko Pellizzaro); (e) Detalhe da capacidade de rebrota de *Urochloa decumbens* (Foto: Camila Motta); no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO.



Figura 2.10. (a-b) Parcelas (1m²) amostradas para as populações de *Urochloa decumbens* em condição de dominância (a; descrita no texto como população dominante) e em condição de dominância de *Lepidaploa aurea* (b; descritas no texto como população não-dominante), oito meses após o plantio de sementeira direta; (c) sementes de *Urochloa decumbens* sobre o solo; em área de restauração no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO (Fotos: Camila Motta).

Discussão

As populações estudadas foram fortemente perturbadas antes do plantio de sementeira em novembro de 2014, um ano e meio antes do início do estudo e apresentaram valores de λ similares ao de populações de espécies invasoras em diferentes condições (Silva *et al.* 1991; Parker 2000; Lambrecht-McDowell & Radosevich 2005; Emery *et al.* 2013) Além disso, estas populações se iniciaram com zero indivíduos por metro quadrado após o preparo do solo em 2014 e apresentavam, em média 26 ($\pm 1,3$; dominante) e 24 ($\pm 1,4$; não-dominante) indivíduos/m², em julho de 2016. Na área estudada, esta espécie está competindo com 30 espécies nativas semeadas em altas densidades, o que indica o alto poder de invasão de *U. decumbens*. Apesar desta espécie não ter sido semeada (fonte artificial de propágulos), seus indivíduos possuem enorme capacidade de sobrevivência e reprodução, devido ao banco de gemas

capazes de promover a rebrota dos indivíduos após algum dano (Miles *et al.* 1996; Jakelaitis *et al.* 2005).

O número de perfilhos/m² diminuiu de um ano para o outro, tendo sido de 248 ($\pm 6,1$) e 171 ($\pm 9,2$) em T0, para 174 ($\pm 4,7$) e 139 ($\pm 7,8$) em T1 para as populações dominante e não-dominante, respectivamente. Este resultado demonstra que mesmo que a sobrevivência tenha sido alta ocorre mortalidade, porém, aqueles que permanecem crescem de tamanho. Isto pode ser um problema, pois devido o hábito decumbente esta espécie é capaz de cobrir rapidamente o solo (Miles *et al.* 1996), podendo impedir o estabelecimento e diminuir a riqueza de espécies nativas (Matos & Pivello 2009; Ferreira *et al.* 2016).

O número de novas plântulas recrutadas ($3,5 \pm 1,0$ e $3,8 \pm 1,1$ plântulas/m²) nas áreas estudadas entre T0 e T1 foi bastante inferior ao encontrado em áreas de pastagem suja ($1.192,8$ plântulas/m²) e mesmo em áreas de vegetação nativa estudadas em Minas Gerais por Calegari *et al.* (2013). Nossos resultados indicam que estas plântulas se originam primordialmente de sementes recém-produzidas pelas plantas adultas já estabelecidas e não do banco de sementes. Isto pode se devido ao fato de que as áreas estudadas passaram por intensivo preparo do solo pré-semeadura direta que envolveu fogo e aragem. O fogo mata as sementes recém-produzidas e na superfície do solo, visto que as sementes de *U. decumbens* não possuem resistência a altas temperaturas (acima de 90°C) (Paredes, 2016). A aragem, no entanto, trás à superfície sementes que estavam em camadas mais profundas do solo, com pouca ou nenhuma chance de germinação. A germinação em campo na área de estudo com o mesmo tratamento do solo (fogo + aragem) foi de $16,0 (\pm 3,4)$ plântulas/m², sete dias após o preparo do solo (Sousa *et al.* dados não publicados). Os distúrbios realizados no solo pré-semeadura podem ter diferentes efeitos nas espécies, como demonstrado por Hierro *et al.* (2006) que analisaram os efeitos de distúrbios (aragem do solo, fogo e roçagem) na herbácea anual invasora, *Centaurea solstitialis*, exótica na Califórnia e na Argentina e em sua área nativa (Turquia), encontraram que dentre os distúrbios, a área com aragem do solo foi a que teve mais plântulas/m², mas que esse efeito pode depender das características da espécie estudada.

Desta forma, é muito provável que os indivíduos existentes nas parcelas marcadas em julho de 2015 sejam provenientes da germinação de sementes do banco após o preparo do solo, podendo também terem se originado por rebrota de raízes que

sobreviveram a estas perturbações. A capacidade de rebrota de raízes pode ser um dos principais fatores que aumentam o poder de gramíneas invasoras em diferentes áreas, como avaliado por Setterfield *et al.* (2005) na Austrália para *Andropogon gayanus*, e por Jacquemyn, Brys & Neubert (2005) na Bélgica, para *Molina caerulea*.

Embora os valores de λ encontrados não tenham projetado o aumento populacional em longo prazo, o que é esperado para populações de espécies invasoras, eles foram calculados com base em um ambiente estável (premissa dos modelos matriciais; Caswell 2001). No caso da área de estudo, houve grande distúrbio do ambiente devido ao preparo do solo e plantio de sementeira, de forma que o fato de não termos encontrado uma projeção de grande aumento populacional, não quer dizer que ela não poderá ocorrer em um futuro próximo. De fato, a dinâmica das espécies pode variar entre anos e locais e é preciso ter cautela ao afirmar que as projeções baseadas em modelos populacionais ocorrerão de fato (Jongejans *et al.* (2008). Além disso, a estrutura da comunidade nativa, a dependência da densidade e a dispersão das espécies invasoras podem complicar ainda mais a interpretação dos modelos (Neubert & Caswell 2000).

Os valores de elasticidade por estágio de vida mostram que, para a população dominante, os indivíduos maiores (estágio A4) são os mais importantes para a dinâmica populacional. Entretanto, esses valores refletem que proporcionalmente existem menos indivíduos (15%) no estágio A4 em relação aos outros estágios. Os valores encontrados para a população não-dominante mostram que, os estágios A2, A3 e A4 são os mais importantes. Estes valores também refletem que proporcionalmente os indivíduos estão distribuídos de forma similar entre estes estágios.

A sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para valores de λ , principalmente devido a baixa mortalidade dos indivíduos encontrados. Os valores de sobrevivência dos indivíduos maiores (A2, A3, A4) encontrados nas condições estudadas, foram maiores que 62% para a população dominante e maiores que 71% para a população não-dominante. Esses resultados corroboram os resultados encontrados por Silvertown *et al.* (1993), que indicam que espécies perenes tendem a ter altos valores de elasticidade para sobrevivência, pois a taxa de crescimento depende do estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos maiores.

Estes resultados mostram que para o controle desta espécie, além do tratamento do solo realizado antes da sementeira direta, é preciso que os indivíduos adultos sejam controlados após sua rebrota e germinação, pois estes são os mais importantes para a

permanência e aumento das populações. Este padrão pode ser encontrado tanto no contexto do manejo de espécie invasora (Koop & Horvitz 2005), quanto no de espécie utilizada em projeto de restauração (Arias-Medellín *et al.* 2016).

A competição com o arbusto nativo (*L. aurea*) teve pouco efeito na dinâmica populacional de *U. decumbens*, como demonstrado pela análise de LTRE. Esta mudança se dá pelos estágios A2 e A3, que passam a sobreviver mais e contribuir para o aumento dos valores de λ em relação aos outros estágios em condições de não-dominância de *U. decumbens*. Os indivíduos do estágio A4 diminuíram de tamanho (retrogressão) e contribuíram para a diminuição do valor de λ . Ou seja, *L. aurea* está dificultando o crescimento de *U. decumbens*, afetando principalmente os indivíduos maiores, mas isto não afeta significativamente o crescimento populacional. Entretanto, os indivíduos de *U. decumbens* parecem estar tendo sua sobrevivência facilitada pela presença de *L. aurea*, além de um pequeno aumento na importância da fertilidade. Esta diminuição de tamanho e aumento da fertilidade foi o mesmo efeito que *U. decumbens* provocou na dinâmica de *L. aurea* (Capítulo 1). Apesar de similar, este efeito foi de magnitude diferente, pois os valores encontrados neste capítulo foram menores que 0,05, e no capítulo 1 foram maiores que 0,20 para aumento da sobrevivência e maiores que 0,10 para o aumento da fertilidade.

O futuro projetado para as populações estudadas, que foram estabelecidas há apenas dois anos, mostram que a sobrevivência dos estágios com maior elasticidade é alta. Mesmo que as populações de *U. decumbens* tenham apresentado valores de λ menores que *L. aurea* (Capítulo 1), pode-se hipotetizar que nos próximos anos esta relação se inverterá. Isso poderá ocorrer porque deverá haver redução populacional de *L. aurea* nas áreas semeadas há três anos ou mais e *U. decumbens* poderá aumentar suas populações devido as altas taxas de sobrevivência e recrutamento.

Os resultados encontrados demonstram que *U. decumbens* é uma espécie invasora, que é pouco afetada pela competição com *L. aurea*. Como o objetivo da área de estudo é restaurar o ecossistema em questão, *U. decumbens* precisa ser manejada para que os objetivos da restauração sejam alcançados.

Conclusão geral

O arbusto nativo *L. aurea* é uma espécie que se estabelece bem em área de restauração de Cerrado, não interfere no estabelecimento das espécies arbóreas e não deve ser considerado como potencial espécie danosa às áreas de restauração, pois, suas populações têm tendência à redução com o passar dos anos após a semeadura. Entretanto, para o obter o sucesso na restauração é preciso de *U. decumbens* seja controlada, pois mesmo que *L. aurea* tenha algum efeito na dinâmica populacional desta espécie, a tendência é que este efeito diminua com o passar o tempo. Para que este sucesso seja efetivo com estas espécies, *L. aurea* pode ser ressemeada nas áreas em restauração, mas este (re) plantio só será realmente efetivo se os indivíduos adultos conseguirem se estabelecer. Apesar de existirem outras espécies estabelecidas na área, a ressemeadura seria possível por meio da semeadura direta manual a lanço, onde ainda é possível observar solo exposto suficiente para a chegada dessas sementes no solo. Adicionalmente *U. decumbens* deve ter os indivíduos adultos controlados para que suas populações não se tornem novamente dominantes.

Este estudo só contemplou duas espécies, então é possível que a interação entre essas e outras espécies seja diferente. Entre as espécies utilizada nesse projeto de restauração, a gramínea nativa *Schizachyrium sanguineum* (Retz.) Alston (Capim-roxo), tem se mostrado boa competidora com GEI, pois esta espécie possuiu estabelecimento e sobrevivência consideráveis (Observação pessoal).

Dentre os estudos de dinâmica de populações em áreas de restauração encontrados no mundo, nenhum deles contemplou o Cerrado ou o uso de espécie invasora. Diante disso, o presente trabalho é inovador e contribuirá como ferramenta para avaliação de projetos de restauração. Ainda é preciso que outros estudos sejam realizados, dentro de áreas de restauração, com outras espécies, locais diferentes e por um período maior para entender melhor como funciona a dinâmica de populações nestas áreas. Estes resultados poderão servir ainda como ferramenta de gestão destas áreas e manejo destas espécies.

Referências Bibliográficas

- Alves, M. (2016) *Semeadura Direta de Ervas, Arbustos E Árvores Para Restauração Do Cerrado*. Universidade de Brasília.
- Ansley, R.J. & Castellano, M.J. (2006) Strategies for savanna restoration in the southern Great Plains: Effects of fire and herbicides. *Restoration Ecology*, **14**, 420–428.
- Arias-Medellín, L.A., Bonfil, C. & Valverde, T. (2016) Demographic analysis of *Agave angustifolia* (Agavaceae) with an emphasis on ecological restoration. *Botanical Sciences*, **94**, 513–530.
- Balandier, P., Frochot, H. & Sourisseau, A. (2009) Improvement of direct tree seeding with cover crops in afforestation: Microclimate and resource availability induced by vegetation composition. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1716–1724.
- Barnes, P.W. & Archer, S. (1996) Influence of an overstorey tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: implications for patch dynamics. *Oecologia*, **105**, 493–500.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*.
- Bell, T.J., Bowles, M.L. & McEachern, A.K. (2003) Projecting the success of plant population restoration with viability analysis. *Population viability in plants* (eds C.A. Bringham & M.W. Schwartz), pp. 313–348. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Belsky, A.J. (1994) Influences of trees on savanna productivity: Tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922–932.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U. & Richardson, D.M. (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 333–339.
- Bonilla-Moheno, M. & Holl, K.D. (2010) Direct Seeding to Restore Tropical Mature-Forest Species in Areas of Slash-and-Burn Agriculture. *Restoration Ecology*, **18**, 438–445.
- Bottin, L., Le Cadre, S., Quilichini, A., Bardin, P., Moret, J. & Machon, N. (2007) Re-establishment trials in endangered plants: A review and the example of *Arenaria grandiflora*, a species on the brink of extinction in the Parisian region (France). *Ecoscience*, **14**, 410–419.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schifffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 119–125.
- Cabral, E.L., Barbosa, D.C. de A. & Simabukuro, E.A. (2004) Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore submetidas a

- estresse hídrico. *Acta bot. bras.*, **18**, 241–251.
- Calegari, L., Martins, S.V., Campos, L.C., Silva, E. & Gleriani, J.M. (2013) Avaliação do banco de sementes do solo para fins de restauração florestal em Carandaí, MG. *Revista Árvore*, **37**, 871–880.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Callaway, R.M. & Aschehoug, E.T. (2000) Invasive plant versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**, 521–523.
- Callaway, R.M. & Ridenour, W.M. (2004) Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 436–443.
- Callaway, R. & Walker, L. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Camargo, J.L.C., Ferraz, I.D.K. & Imakawa, A.M. (2002) Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology*, **10**, 636–644.
- Cândido, A.C.D.S., Schmidt, V., Laura, V.A., Faccenda, O., Hess, S.C., Simionatto, E. & Peres, M.T.L.P. (2010) Potencial alelopático da parte aérea de *Senna occidentalis* (L.) Link (Fabaceae, Caesalpinioideae): bioensaios em laboratório. *Acta Botanica Brasilica*, **24**, 235–242.
- Case, T.J. (1990) Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **87**, 5.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant Competition Underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545–570.
- Castro, C., Carvalho, W., Reis, F. & Braga, J. (1996) Superação da dormência tegumentar em sementes de *Brachiaria decumbens* Stapf. *Revista Ceres*, **43**, 65–75.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models - Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Chazdon, R.L. (2008) Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, **320**, 1458–1460.
- Colas, B., Kirchner, F., Riba, M., Olivieri, I., Mignot, A., Imbert, E., Beltrame, C., Carbonell, D. & Fréville, H. (2008) Restoration demography: A 10-year demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1468–1476.
- Colmanetti, M.A.A., Barbosa, L.M., Shirasuna, R.T. & Couto, T.Z. (2016) Phytosociology and structural characterization of woody regeneration from a reforestation with native species in southeastern Brazil. *Revista Árvore*, **40**, 209–218.
- Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122**, 661–696.
- Cook, R.E. (1983) Clonal plant populations: a knowledge of clonal structure can affect the interpretation of data in a broad range of ecological and evolutionary studies.

- American Scientist*, **71**, 244–253.
- Corbin, J.D. & D'Antonio, C.M. (2004) Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology*, **85**, 1273–1283.
- Cordell, S., Ostertag, R., Michaud, J. & Warman, L. (2016) Quandaries of a decade-long restoration experiment trying to reduce invasive species: Beat them, join them, give up, or start over? *Restoration Ecology*, **24**, 139–144.
- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., Morris, W.F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P.F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T. & Williams, J.L. (2011) How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, **14**, 1–8.
- Cummings, J.A., Parker, I.M. & Gilbert, G.S. (2012) Allelopathy: a tool for weed management in forest restoration. *Plant Ecology*, **213**, 1975–1989.
- Cunningham, A. (2001) Measuring individual plants and assessing harvesting impacts. *Applied Ethnobotany* (ed E. Publications), p. UK.
- D'Antonio, C. & Meyerson, L.A. (2002) Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: A synthesis. *Restoration Ecology*, **10**, 703–713.
- D'Antonio, C.M. & Vitousek, P.M. (1992) Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 63–87.
- Daehler, C.C. (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 183–211.
- Dale, V.H. & Beyeler, S.C. (2001) Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, **1**, 3–10.
- Dematteis, M. & Almeida, G. (2015) Lepidaploa in lista de espécies da flora do Brasil. Flora do Brasil. URL <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB27132>
- DeWalt, S.J. (2006) Population dynamics and potential for biological control of an exotic invasive shrub in Hawaiian rainforests. *Biological Invasions*, **8**, 1145–1158.
- Donald, C.M. (1958) The interaction of competition for light and for nutrients. *Australian Journal of Agricultural Research*, **9**, 421–435.
- Doren, R.F., Trexler, J.C., Gottlieb, A.D. & Harwell, M.C. (2009) Ecological indicators for system-wide assessment of the greater everglades ecosystem restoration program. *Ecological Indicators*, **9**, S2–S16.
- Doust, S.J., Erskine, P.D. & Lamb, D. (2006) Direct seeding to restore rainforest species: Microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. *Forest Ecology and Management*, **234**, 333–343.
- Durigan, G., Contieri, W.A., Franco, G.A.D.C. & Garrido, M.A.O. (1998) Indução Do Processo De Regeneração Da Vegetação De Cerrado Em Área De Pastagem, Assis, Sp. *Acta bot. bras.*, **12**, 421–429.
- Emery, S.M., Luke Flory, S., Clay, K., Robb, J.R. & Winters, B. (2013) Demographic responses of the invasive annual grass *Microstegium vimineum* to prescribed fires and herbicide. *Forest Ecology and Management*, **308**, 207–213.

- Endels, P., Jacquemyn, H., Brys, R. & Hermy, M. (2005) Rapid response to habitat restoration by the perennial *Primula veris* as revealed by demographic monitoring. *Plant Ecology*, **176**, 143–156.
- Engel, V.L. & Parrotta, J. a. (2001) An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central Sao Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management*, **152**, 169–181.
- Felfili, J.M. & Fagg, C.W. (2007) Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, **30**, 375–385.
- Ferreira, A. & Borghetti, F. (2004) *Germinação: Do Básico Ao Avançado*.
- Ferreira, L. V., Parolin, P., Matos, D.C.L., Cunha, D.A., Chaves, P.P. & Neckel, S.O. (2016) 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. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, **88**, 589–597.
- Franco, M. & Silvertown, J. (2004) A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, **85**, 531–538.
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D. & Von Holle, B. (2007) The invasion paradox: Reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, **88**, 3–17.
- Fukami, T. (2015) Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **46**, 1–23.
- Gómez-Aparicio, L. (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, **97**, 1202–1214.
- Gómez-Ruiz, P.A., Lindig-Cisneros, R. & Vargas-Ríos, O. (2013) Facilitation among plants: A strategy for the ecological restoration of the high-andean forest (Bogotá, D.C.-Colombia). *Ecological Engineering*, **57**, 267–275.
- Gómez, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J. a & Castro, J. (2004) Applying Plan Facilitation To Forest Restoration In Mediterranean Ecosystems: A Meta-Analysis Of The Shrubs As Nurse Plants. *Ecological Applications*, **14**, 1118–1138.
- González, E., Rochefort, L., Boudreau, S., Hugron, S. & Poulin, M. (2013) Can indicator species predict restoration outcomes early in the monitoring process? a case study with peatlands. *Ecological Indicators*, **32**, 232–238.
- Gorgone-Barbosa, E., Pivello, V. & Meirelles, S. (2008) Allelopathic Evidence in *Brachiaria decumbens* and its Potential to Invade the Brazilian Cerrados. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **51**, 825–831.
- Grime, J. (1977) Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169–1194.
- Griscom, H., Griscom, B. & Ashton, M. (2009) Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass and forested riparia. *Restoration Ecology*, **17**, 117–126.

- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**, 185–206.
- Hamilton, N.R.S., Schmid, B. & Harper, J.L. (1987) Life-History Concepts and the Population Biology of Clonal Organisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **232**, 35–57.
- Hierro, J. & Callaway, R. (2003) Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, **256**, 11.
- Hierro, J.L., Villarreal, D., Eren, O., Graham, J.M. & Callaway, R.M. (2006) Disturbance facilitates invasion: the effects are stronger abroad than at home. *The American naturalist*, **168**, 144–156.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**, 475–484.
- Hoffmann, W.A. & Haridasan, M. (2008) The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, **33**, 29–36.
- Holl, K.D., Zahawi, R.A., Cole, R.J., Ostertag, R. & Cordell, S. (2011) Planting Seedlings in Tree Islands Versus Plantations as a Large-Scale Tropical Forest Restoration Strategy. *Restoration Ecology*, **19**, 470–479.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 1966–1975.
- Hooper, E., Legendre, P. & Condit, R. (2005) Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1165–1174.
- Hopkinson, J.M. & English, B.H. (2005) Influence of storage conditions on survival and sowing value of seed of tropical pasture grasses. 2. Sowing value and storage strategies. *Tropical Grasslands*, **39**, 140–151.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. *Ecological Monographs*, **65**, 155–192.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W. & Caswell, H. (1997) The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems* (eds S. Tuljapurkar & H. Caswell), pp. 247–271. Springer US.
- Hubbell, S.P. & Werner, P.A. (1979) On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *The American Naturalist*, **113**, 277–293.
- Hunter, A.F. & Aarssen, L.W. (1988) Plants helping plants. *BioScience*, **38**, 34–40.
- INMET. (2016) Banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa. Brasil. URL <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=home2/index>
- Jacquemyn, H., Brys, R. & Neubert, M.G. (2005) Fire increases invasive spread of *Molinia caerulea* mainly through changes in demographic parameters. *Ecological Applications*, **15**, 2097–2108.

- Jakelaitis, A., Silva, A., Silva, A., Pereira, J., Meira, R. & Ferreira, E. (2005) Quantificação morfoanatômica de *Brachiaria decumbens* em diferentes condições de cultivo. *Revista Ceres*, **52**, 579–590.
- James, J.J., Rinella, M.J. & Svejcar, T. (2012) Grass Seedling Demography and Sagebrush Steppe Restoration. *Rangeland Ecology & Management*, **65**, 409–417.
- James, J.J., Svejcar, T.J. & Rinella, M.J. (2011) Demographic processes limiting seedling recruitment in arid grassland restoration. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 961–969.
- Jongejans, E., Jorritsma-Wienk, L.D., Becker, U., Dostál, P., Mildén, M. & de Kroon, H. (2010) Region versus site variation in the population dynamics of three short-lived perennials. *Journal of Ecology*, **98**, 279–289.
- Jongejans, E., Skarpaas, O. & Shea, K. (2008) Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 153–170.
- Kanegae, M.F., Braz, V.D.S. & Franco, A.C. (2000) Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*, **23**, 459–468.
- Kanowski, J., Catterall, C.P., Wardell-Johnson, G.W., Proctor, H. & Reis, T. (2003) Development of forest structure on cleared rainforest land in eastern Australia under different styles of reforestation. *Forest Ecology and Management*, **183**, 265–280.
- Karia, C., Duarte, J. & Araújo, A.C. (2006) *Desenvolvimento de Cultivares Do Gênero Brachiaria (trin.). Griseb. No Brasil*, 1st ed (ed E Cerrados). Planaltina, DF.
- King, E.G. & Stanton, M.L. (2008) Facilitative effects of aloe shrubs on grass establishment, growth, and reproduction in degraded Kenyan rangelands: Implications for restoration. *Restoration Ecology*, **16**, 464–474.
- Koop, A.L. & Horvitz, C.C. (2005) Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology*, **86**, 2661–2672.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J. & Caswell, H. (1986) Elasticity : The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology*, **67**, 1427–1431.
- Lambrecht-McDowell, S.C. & Radosovich, S.R. (2005) Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and noninvasive species of *Rubus*. *Biological Invasions*, **7**, 281–295.
- Lande, R. (1988) Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia*, **75**, 601–607.
- 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**, 231–243.
- Lima-Ribeiro, M. & Prado, E. (2007) Distribuição espacial de uma População de *Vernonia aurea* Mart. ex DC. (Asteraceae) em um Fragmento de Cerradão no Município de Paiapônia, GO, Brasil. *Bioscience Journal*, **23**, 81–89.
- Loch, D. (1977) *Brachiaria decumbens* (signal-grass)-A review with particular reference

- to australia. *Tropical Grasslands*, **11**, 141–157.
- Longworth, J., Mesquita, R., Bentos, T., Moreira, M., Massoca, P. & Williamson, G. (2014) Shifts in Dominance and Species Assemblages over Two Decades in Alternative Successions in Central Amazonia. *Biotropica*, **46**, 1–9.
- Lopes, P.G. (2016) *Alelopatia Em Lepidaploa Aurea (Asteraceae) Como Ferramenta de Restauração Ecológica: Potencial Para O Controle de Gramíneas Exóticas Invasoras No Cerrado*. Universidade de Brasília, Brasília/DF.
- Lopes, P.G., Salles, K.A., Oliveira, S.C.C., Sampaio, A.B. & Schmidt, I.B. Evidence of phytotoxicity in a fast growing shrub useful for savanna restoration in Central Brazil. *Brazilian Journal of Botany*.
- Lorenzi, H. (2000) Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas. *Plantarum*, **3**, 608.
- Macias, F. a, Marin, D., Oliveros-Bastidas, A., Varela, R.M., Simonet, A.M., Carrera, C. & Molinillo, J.M. (2003) Allelopathy as a new strategy for sustainable ecosystems development. *Biological Sciences in Space*, **17**, 18–23.
- Mangla, S., Sheley, R.L., James, J.J. & Radosovich, S.R. (2011) Intra and interspecific competition among invasive and native species during early stages of plant growth. *Plant Ecology*, **212**, 531–542.
- Marcante, S., Winkler, E. & Erschbamer, B. (2009) Population dynamics along a primary succession gradient: Do alpine species fit into demographic succession theory? *Annals of Botany*, **103**, 1129–1143.
- Martins, C.R., Leite, L.L. & Haridasan, M. (2004) Capim - gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), uma gramínea exótica que compromete a recuperação de áreas degradadas em unidades de conservação. *Revista Árvore*, **28**, 739–747.
- Matos, D.M.S. & Pivello, V.R. (2009) O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres: alguns casos brasileiros. *Ciência e Cultura*, **61**, 27–30.
- McMahon, S.M. & Metcalf, C.J.E. (2008) Transient sensitivities of non-indigenous shrub species indicate complicated invasion dynamics. *Biological Invasions*, **10**, 833–846.
- Menges, E.S. (2000) Applications of population viability analyses in plant conservation. *Ecological Bulletins*, **48**, 73–84.
- Mesquita, R., Ickes, K., Ganade, G. & Williamson, G. (2001) Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, **89**, 528–537.
- Mesquita, E.E., Pinto, J.C., Neto, A.E.F., Dos Santos, Í.P.A. & Tavares, V.B. (2004) Teores críticos de fósforo em três solos para o estabelecimento de capim-mombaça, capim-marandu e capim-andropogon em vasos. *Revista Brasileira de Zootecnia*, **33**, 290–301.
- Miles, J., Maass, B. & Do Valle, C. (1996) *Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement*. Embrapa Gado de Corte, Campo Grande.
- Neubert, M.G. & Caswell, H. (2000) Demography and dispersal: Calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, **81**, 1613–1628.

- Oliveira, A.P.P., Pereira, S.R., Cândido, A.C.S., Laura, V.A. & Peres, M.T.L.P. (2016) Can allelopathic grasses limit seed germination and seedling growth of Mutambo? A test with two species of Brachiaria grasses. *Planta Daninha*, **34**, 639–648.
- Padilla, F.M., Ortega, R., Sánchez, J. & Pugnaire, F.I. (2009) Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 640–647.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196–202.
- Pancera, E. (2011) *Produção de Sementes Do Capim-Braquiária Submetido À Irrigação E Doses de Nitrogênio*. Universidade Estadual de Maringá.
- Paredes, M.V.F. (2016) *Germinação de Gramíneas Nativas E Invasoras Do Cerrado Após Exposição a Pulsos de Calor*. Universidade de Brasília.
- Parker, I.M. (2000) Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications*, **10**, 726–743.
- Pellizzaro, K.F. (2016) *Restauração Ecológica Por Meio de Semeadura Direta No Cerrado: Avaliando Espécies de Diferentes Formas de Vida E Densidades de Plantio*. Universidade de Brasília.
- Pellizzaro, K.F., Cordeiro, A.O. de O., Alves, M., Motta, C.P., Rezende, G.M., Silva, R.R.P., Ribeiro, J.F., Sampaio, A.B., Vieira, D.L.M. & Schmidt, I.B. (2017) Cerrado restoration by direct seeding: field establishment and initial growth of 75 trees, shrubs and grass species. *Brazilian Journal of Botany*, 1–13.
- Pennington, R.T., Prado, E.D. & Pendry, C. a. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261–273.
- Pivello, V., Carvalho, V. & Lopes, P. (1999a) Abundance and distribution of native and alien grasses in a “Cerrado”(Brazilian Savanna) biological reserve. *Biotropica*, **31**, 71–82.
- Pivello, V.R., Shida, C.N. & Meirelles, S.T. (1999b) Alien grasses in Brazilian savannas: A threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 1281–1294.
- R Development Core Team. (2011) R: a language and environment for statistical computing.
- Ramos, S., Faquin, V., Rodrigues, C., Silva, C.A. & Boldrin, P. (2009) Phosphorus fractions and soybean yield in succession to grasses fertilized with different phosphorus sources. *Ciencia e Agrotecnologia*, **33**, 1486–1494.
- Ren, H., Yang, L. & Liu, N. (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**, 137–142.
- Rice, E.L. (1979) Allelopathy-An update. *The Botanical Review*, **45**, 15–109.
- Ridenour, W.M. & Callaway, R.M. (2001) The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, **126**, 444–450.
- Da Rosa, A. & Marca, L. (2009) *Planto de Manejo Do Parque Nacional Da Chapada Dos Veadeiros* (ed ICMBio/MMA). Brasília/DF.

- Rossi, R.D., Martins, C.R., Viana, P.L., Rodrigues, E.L. & Figueira, J.E.C. (2014) Impact of invasion by molasses grass (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) on native species and on fires in areas of campo-cerrado in Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, **28**, 631–637.
- Rozendaal, D.M.A. & Chazdon, R.L. (2015) Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecological Applications*, **25**, 506–516.
- Ruiz-Jaen, M.C. & Aide, T.M. (2005) Restoration success: How is it being measured? *Restoration Ecology*, **13**, 569–577.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O’Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305–332.
- Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Jongejans, E., Blomberg, S.P., Hodgson, D.J., Mbeau-Ache, C., Zuidema, P.A., De Kroon, H. & Buckley, Y.M. (2016) Fast–slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 230–235.
- Sampaio, A.B., Vieira, D.L.M., Cordeiro, A.O. de O., Aquino, F. de G., Sousa, A. de P., Albuquerque, L.B., Schmidt, I.B., Ribeiro, J.F., Pelizaro, K.F., Sousa, F.S., Moreira, A.G., Santos, A.B.P., Rezende, G.M., Silva, R.R.P., Alves, M., Motta, C.P., Oliveira, M.C., Cortes, C. de A. & Ogata, R. (2015) Guia de restauração do Cerrado: volume 1: semeadura direta. , 40.
- Sarrazin, F. & Barbault, R. (1996) Reintroduction: Challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 474–478.
- Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Reichman, O.J. & Tilman, D. (2003) Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 13384–9.
- Setterfield, S.A., Douglas, M.M., Hutley, L.B. & Welch, M.A. (2005) Effects of Canopy Cover and Ground Disturbance on Establishment of an Invasive Grass in an Australia Savanna. *Biotropica*, **37**, 25–31.
- Shirasuna, R. (2015) Urochloa in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Flora do Brasil, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. URL <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB26029>
- Silva, R.R.P., Oliveira, D.R., da Rocha, G.P.E. & Vieira, D.L.M. (2015) Direct seeding of Brazilian savanna trees: effects of plant cover and fertilization on seedling establishment and growth. *Restoration Ecology*, **23**, 393–401.
- Silva, J.F., Raventos, J., Caswell, H. & Trevisan, M.C. (1991) Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *Journal of Ecology*, **79**, 345–356.
- Silvertown, J., Franco, M. & Menges, E. (1996) Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, **10**, 591–597.
- Silvertown, J., Pisanty, I., Mendonza, A. & Franco, M. (1993) Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of

- increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465–476.
- Souza, L.S., Velini, E.D., Martins, D. & Rosolem, C.A. (2006) Efeito alelopático de capim-braquiária (*Brachiaria decumbens*) sobre o crescimento inicial de sete espécies de plantas cultivadas. *Planta Daninha*, **24**, 657–668.
- Starr, C.R., Corrêa, R.S., Filgueiras, T. de S., Hay, J.D.V. & dos Santos, P.F. (2013) Plant colonization in a gravel mine revegetated with *Stylosanthes* spp. in a Neotropical savanna. *Landscape and Ecological Engineering*, **9**, 189–201.
- Stubben, C. & Milligan, B. (2007) Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–23.
- Thomson, D.M. (2005) Matrix models as a tool for understanding invasive plant and native plant interactions. *Conservation Biology*, **19**, 917–928.
- Tinoco, C.F. (2016) *Fogo E Restauração: Manejo de Gramíneas Exóticas Invasoras E Sobrevivência de Espécies Lenhosas Do Cerrado*. Universidade de Brasília.
- Uhl, C., Buschbacher, R. & Serrao, E.A.S. (1988) Abandoned Pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of Plant Succession. *Ecology*, **76**, 663–681.
- Usberti, R. (1990) Determinação do potencial de armazenamento de lotes de sementes de *Brachiaria decumbens* através do teste de envelhecimento acelerado. *Brazilian Journal of Agricultural Research*, **25**, 691–699.
- Vandermeer, J. (1978) Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia*, **32**, 79–84.
- Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G.E., Veldman, R.G., Zaloumis, N.P., Putz, F.E. & Bond, W.J. (2015a) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **13**, 154–162.
- Veldman, J.W., Mostacedo, B., Peña-Claros, M. & Putz, F.E. (2009) Selective logging and fire as drivers of alien grass invasion in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1643–1649.
- Veldman, J.W., Overbeck, G.E., Negreiros, D., Mahy, G., La Stradic, S., Fernandes, G.W., Durigan, G., Buisson, E., Putz, F.E. & Bond, W.J. (2015b) Tyranny of trees in grassy biomes. *Science*, **347**, 484–485.
- Wallace, J.M. & Prather, T.S. (2013) Comparative demography of an exotic herbaceous annual among plant communities in invaded canyon grassland: Inferences for habitat suitability and population spread. *Biological Invasions*, **15**, 2783–2797.
- Weinberg, J.R., Caswell, H. & Whitlatch, R.B. (1986) Demographic importance of ecological interactions: how much do statistics tell us? *Marine Biology*, **93**, 305–310.
- Weiner, J. (1986) How Competition for Light and Nutrients Affects Size Variability in *Ipomoea Tricolor* Populations. *Ecology*, **67**, 1425–1427.
- Whittaker, R.H. (1970) The biochemical ecology of higher plants. *Chemical ecology*, pp. 43–70.
- Williams, J.L. & Crone, E.E. (2006) The impact of invasive grasses on the population growth of *Anemone patens*, a long-lived native forb. *Ecology*, **87**, 3200–3208.
- Wong, T.M. & Ticktin, T. (2015) Using population dynamics modelling to evaluate

potential success of restoration: a case study of a Hawaiian vine in a changing climate. *Environmental Conservation*, **42**, 20–30.