

Colonização de campo sujo de Cerrado por

Echinolaena inflexa (Poaceae)

Maria Inês Miranda

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Departamento de Ecologia

Colonização de campo sujo de Cerrado por

Echinolaena inflexa (Poaceae)

Maria Inês Miranda

Dissertação apresentada ao Departamento de
Ecologia da Universidade de Brasília como requisito
parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia

Brasília, fevereiro de 1997

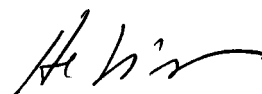
Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, sob orientação do Professor Carlos Augusto Klink, com auxílio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e National Science Foundation - USA.

Aprovado por:



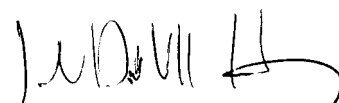
Carlos Augusto Klink

(Orientador)



Heloisa Sinátora Miranda

(Membro da Banca)



John Duvall Hay

(Membro da Banca)

Dedicatória

Eu dedico este trabalho à minha Mama, Morsim'meu, Lia , Lele, Pulinho e
Deidei que são a razão de minha vida, e a todos os indivíduos de capim
Flexinha que se dispuseram a me ajudar na realização desta tese

Agradecimentos

Muito obrigada:

Meu querido Chefe que apareceu do céu para me guiar e ensinar as maravilhas da ecologia;

À Dra. Heloisa S. Miranda, Dr. John D. Hay e Dra. Adriana G. Moreira por aceitarem o convite de formar a banca examinadora;

Tia Heloisa por acreditar, desde o início, que eu poderia ser uma bióloga;

Ná, pela super força em todos os sentidos e por ela e o Carlão agüentar a perua colorida formulando hipóteses dia e noite, noite e dia, no quarto, na sala e até no metro;

Flavinha, Saulão, Guedes e Mardônio por me ajudar no campo, debaixo do sol e da chuva ;

Ao Refesinho pelas lindas fotos do Flexinha;

À Dra. Iracema Gonzales pela permissão da realização deste trabalho na Reserva Ecológica do IBGE;

Clau e Dadão, pela torcida ;

Toda turma de Brasilinha e Sobradinho me alegrando o coração;

Meu padrinho Francisco, por desde minha infância ter mostrado a beleza da natureza;

Meus Guias , Mentores e amigos de todas as dimensões, que estão sempre comigo dando “aquele” suporte.

A meu Pai que me criou e me concedeu esta maravilhosa oportunidade de estudar e tentar ajudar na preservação das maravilhas de uma de suas tantas Moradas.

Resumo

Uma das espécies de gramíneas de maior importância no Cerrado, *Echinolaena inflexa*, pode ser encontrada tanto em ambientes protegidos como em áreas queimadas. Dados da literatura e observações de campo sugerem que esta espécie apresenta estratégias distintas quando em ambientes contrastantes. Em áreas protegidas de queimada seria uma estrategista “K” e em áreas queimadas uma estrategista “r”. O objetivo deste estudo foi comparar a mudança na arquitetura, alocação de recursos, investimento em reprodução sexuada e recolonização de áreas queimadas por *E. inflexa* entre uma área de campo sujo de Cerrado protegida de fogo há 21 anos e outra queimada após 21 anos de proteção. O estudo foi realizado nas parcelas experimentais do “Projeto Fogo” localizado na Reserva Biológica do IBGE, em Brasília DF, durante a estação chuvosa de 1996. De janeiro a maio de 1996 ao longo de transectos aleatórios de 25 metros, foram coletadas quinzenalmente 25 plantas em cada área. De cada planta foi contado o número de inflorescências, espiguetas, ramificações e determinada a biomassa vegetativa e reprodutiva. A biomassa investida em frutos (cariopses) foi medida a partir de inflorescências coletadas em ambas as áreas. Para acompanhar a colonização, foram estabelecidos aleatoriamente 104 parcelas de 20 x 20 cm na área protegida e 42 parcelas na queimada. Nestes blocos foram monitorados o surgimento de novos indivíduos de janeiro a maio de 1996. Outros 150 blocos aleatórios foram estabelecidos em janeiro e abril em cada área para o monitoramento da estratégia de colonização (recrutamento via semente ou rizoma). A arquitetura de *E. inflexa* foi mais ramificada na área protegida. O número médio de espiguetas por inflorescência foi significativamente maior na área queimada (12) que na protegida (8). O investimento em cariopse também foi maior na área queimada que na protegida (média de 0,020 e 0,015 g respectivamente) ($P < 0,001$). No entanto não foi encontrada diferença significativa no esforço reprodutivo entre as áreas. A biomassa vegetativa na área queimada foi inferior à da protegida, mas esta diferença não foi significativa. A produção média global (soma de todas as coletas) da área protegida foi maior que da queimada. A recolonização na área queimada ocorreu principalmente até o mês de janeiro enquanto na área protegida observamos duas coortes (fevereiro e abril). O recrutamento por sementes foi significativamente maior na área queimada (160 plântulas) que na protegida (71 plântulas). Porém, o recrutamento por reprodução vegetativa foi maior nas duas áreas (430 e 361 plântulas respectivamente). A ramificação média dos rizomas foi significativamente maior na área queimada. Os resultados mostraram uma clara diferença entre plantas quando em ambientes distintos. Na área queimada ela investiu preferencialmente em reprodução tanto sexuada como assexuada e sugerimos que *E. inflexa* comporta-se como uma estrategista “r” na área queimada quando comparada à área protegida onde comporta-se como uma estrategista “K”.

Abstract

Echinolaena inflexa is one of the most abundant grass species of Cerrado vegetation, both in burned and protected areas. Some field observations and literature data have suggested that this species has different strategies when growing in contrasting environments: it would invest more resources in sexual reproduction in burned areas and more in vegetative growth in protected areas. The objective of this study was to compare the architecture, biomass allocation, sexual reproduction and establishment by either seedlings or vegetative growth (recolonization) of *E. inflexa* in a "campo sujo" area protected from fire for 21 years and a burned "campo sujo". This study was done in the "Projeto Fogo" plots located in the Reserva Ecológica do Roncador of IBGE, in Brasília, Brazil, during the rainy season of 1996. Twenty five plants of *E. inflexa* were collected every 15 days in both areas, along random transects between January and May. For each plant it was measured the number of inflorescence and spikelets, shoot ramification and vegetative aboveground and reproductive biomass. Dry weight of caryopsis (fruits) were obtained from inflorescence collected randomly in both areas. Recolonization was followed in 104 permanent quadrats of 20 x 20 cm in the protected area and 42 in the burned area, from January through May. The strategy of recolonization (either by seeds or vegetative growth from rhizomes) was monitored in 600 quadrats of the same size, randomly established in both areas, in January and April. Shoot branching was higher in the protected area. The average number of spikelets per inflorescence was significantly higher ($P < 0.05$) in the burned area (11.5) than in the protected one (8.2). Caryopsis were also heavier in the burned than in the protected area (0.020 and 0.015g, respectively, $P < 0.001$); however no difference was found in reproductive effort between areas. Vegetative aboveground biomass of the burned area was lower than the protected one but differences were not significant. However, total biomass production (sum of all measurements) was significantly higher in the protected area. Recolonization of the burned area occurred mainly in January while in the protected area two cohorts were observed, in February and April. Recruitment by vegetative growth was higher than by seeds in both areas; recruitment from seeds was higher in the burned area, where 160 seedlings were counted in the quadrats, against 71 of the protected area quadrats. The analysis of frequency (contingency tables) has shown that recruitment from seeds was not independent of fire treatment. Rhizomes in the burned area were significantly more branched. Plants have shown differences between these contrasting environments, particularly the higher investment of biomass into sexual reproduction and seedling recruitment in the burned area. We suggest that *E. inflexa* is a "r" strategist in the burned "campo sujo" and a "K" strategist in the protected "campo sujo".

Índice

Dedicatória	4
Agradecimentos	5
Resumo	7
Abstract	8
Introdução	10
Recolonização e estratégia de vida de Gramíneas em áreas alteradas	
Hipótese e Objetivos	15
Capítulo 1	17
Diferenças de alocação de biomassa e arquitetura na gramínea <i>Echinolaena inflexa</i> em área protegida e queimada de Cerrado	
Introdução	17
Material e Métodos	20
Resultados	23
Discussão	29
Capítulo 2	34
Colonização de campo sujô de Cerrado pela gramínea nativa <i>Echinolaena inflexa</i> (Poacea)	
Introdução	34
Material e Métodos	36
Resultados	38
Discussão	42
Conclusões	47
Apêndice	49
Definições	50
Referências Bibliográficas	

Introdução

Recolonização e estratégias de vida de gramíneas em áreas alteradas

Um dos fatores mais importantes na colonização de um local por plantas é a estratégia da espécie. MacArthur e Wilson (1967) propuseram dois tipos de estratégia de comportamento para animais que se baseia nos investimentos de estabelecimento e de reprodução. Estrategistas “r” são populações que vivem em ambientes imprevisíveis, por isto apresentam uma alta taxa de crescimento e investem muito em reprodução. Já estrategistas “K” vivem em ambientes previsíveis ou “clímax” onde existe uma forte competição intraespecífica. Para estes indivíduos a melhor estratégia é o investimento na competição, estabelecimento e produzir uma prole que tenha uma habilidade competitiva alta. Grime (1977) sugere três estratégias em plantas: competidoras, tolerantes, ou ruderais. Espécies competidoras são dominantes onde a intensidade de distúrbio é baixa e os recursos, especialmente nutrientes, são abundantes. Estas espécies apresentam potencial de crescimento relativo alto, tendendo a acumular uma grossa camada de liteira no solo. Espécies tolerantes também ocorrem em ambientes com baixa intensidade de distúrbios, mas caracterizam-se pela deficiência em recursos, e por isto estas espécies possuem baixo potencial de crescimento. Por fim, espécies ruderais são aquelas com alta capacidade de estabelecimento e crescimento; estão presentes em ambientes onde os distúrbios são muito freqüentes, embora haja pouca deficiência em recursos. A presença e abundância de determinada espécie em uma comunidade dependerá então do tipo de estratégia que a mesma possua e das condições ambientais. Assim, relacionando a classificação de Grime com a de MacArthur e Wilson (1967), as espécies ruderais seriam estrategistas “r”,

pois possuem altas taxas reprodutivas e as competidoras estrategistas "K" por apresentarem alta capacidade de estabelecimento.

A ocorrência de distúrbios em comunidades ecológicas é um dos fatores que altera sua composição florística, justamente por selecionar espécies hábeis em recolonizar a área alterada. A frequência das espécies pode aumentar ou diminuir, dependendo da época do ano, do tipo de distúrbio e da estratégia da planta (Silva 1985). Bullock *et al.* (1995) demonstraram que em campos temperados na Inglaterra, a frequência de gramíneas muda com o aparecimento de clareiras (3 a 9 cm de diâmetro) causado pelo pastejo. Clareiras pequenas são colonizadas mais rapidamente que grandes, sendo que a colonização destes espaços via crescimento vegetativo é maior nas pequenas que nas grandes. Isto implica que a identidade do vizinho co-ocorrente à clareira, pode ter efeitos significativos na performance das espécies colonizadoras, assim como as características da clareira interagem para ditar a composição da comunidade (McConnaughay e Bazzaz 1990). A ocorrência de queimadas durante a estação reprodutiva de uma espécie afetará muito intensamente a dinâmica desta população, já que o fogo destroi o esforço reprodutivo daquela estação.

Muitos estudos demonstraram a importância do fogo na dinâmica de comunidades de plantas (Kellman *et al.* 1985; Hobbset *et al.* 1991; Baker 1992; Keeley 1992; Gitay e Wilson 1995; Inchausti 1995; Moreira 1996; Ramos-Neto e Pinheiro- Machado 1996; Sato e Miranda 1996; Silva 1996). Um distúrbio como o fogo pode levar à extinção local espécies que possuem ciclo de vida mais longo que os intervalos entre as queimadas, impedindo sua recolonização (Hoffmann 1996; Silva *et al.* 1996). A eliminação total do fogo também pode impedir a persistência de espécies. Silva *et al.* (1991),

demonstraram que a gramínea *Andropogon semiberbis* das savanas da Venezuela necessita de fogo freqüente para persistir na comunidade.

Do mesmo modo muitas espécies nativas do Cerrado podem ter evoluído sob tal distúrbio, uma vez que queimadas são comuns neste sistema há milhares de anos promovidas por populações nativas ou causas naturais (Vicentini 1992). Os estudos que caracterizam as queimadas em campo sujo de cerrado (Castro Neves e Miranda 1996; Dias *et al.* 1996; Miranda *et al.* 1996) tem mostrado a semelhança deste sistema com as savanas australianas, venezuelanas e da América Central. Em geral estas queimadas consomem principalmente gramíneas, que representam 71 % do material combustível (Miranda *et al.* 1996) e a passagem do fogo é rápida. Termopares instalados no solo há 1 cm da superfície, registraram um aumento de 5 °C. Porém o maior efeito do fogo no solo é a alteração do regime térmico, a que estão submetidas as espécies colonizadoras, posteriormente à queimada (Dias *et al.* 1996). Segundo Castro Neves e Miranda (1996), a perda de biomassa e conseqüente formação de cinza são fatores importantes que ajudam no aumento da absorção de calor no solo, mudando seu regime térmico. Estes aspectos das queimadas são de importância fundamental para gramíneas que recolonizam áreas queimadas, principalmente por utilizarem as primeiras camadas do solo para o enraizamento. Além disto a competição no subsolo pode garantir o sucesso de algumas espécies de gramíneas (Wilson e Tilman 1993).

Em savanas neotropicais o fogo permite a recolonização das áreas queimadas, onde será iniciada uma sucessão de espécies de gramíneas, arbustos e árvores (Frost e Robertson 1987). Aquelas espécies que aparecem imediatamente após a queima poderiam ser classificadas como ruderais ou estrategistas “r”, pois florescem rapidamente e lançam suas sementes ainda com o solo exposto, não há competição por luz e há acúmulo temporário de nutrientes no solo (Batmanian 1983; Kellman *et al.* 1985;

Kauffman *et al.* 1994). À medida que o estrato herbáceo retorna aos valores de biomassa anteriores à queimada, as espécies ruderais seriam substituídas por espécies competidoras ou estrategistas “K”, que investem mais em estruturas de estabelecimento, e conseqüentemente teriam maiores condições de permanecer na comunidade, onde a intensidade de distúrbios é baixa, mas aumenta a competição, principalmente por luz. Deste modo, podemos esperar que áreas que sofrem queimadas freqüentes apresentem grande número de espécies classificadas como ruderais. Já nas áreas protegidas do fogo por muitos anos, haveria uma maior proporção de espécies competidoras. Nestes casos não esperaríamos encontrar espécies tolerantes uma vez que o nível de estresse é baixo. A recolonização de áreas queimadas portanto, dependerá do estoque de espécies que o sistema possui, bem como da estratégia de alocação de cada espécie.

O esforço reprodutivo, proporção total de recursos de um organismo que é alocado para reprodução, pode garantir a manutenção de uma população. A época de reprodução é determinada pela probabilidade de sobrevivência e sucesso dos indivíduos (Willson 1983). Abertura de clareiras e “input” de nutrientes, logo após o fogo, podem favorecer espécies que apresentam flexibilidade na alocação de recursos ao longo do tempo de vida. Em plantas com reprodução vegetativa, o investimento em produção de sementes pode deslocar nutrientes investidos em crescimento vegetativo, quando estes são escassos. Este “trade-off” entre reprodução vegetativa e sexuada pode aumentar a aptidão de uma população quando o balanço entre as duas atividades responde satisfatoriamente às variações ambientais, já que tanto a manutenção do genótipo estabelecido quanto a introdução de novas recombinações gênicas, são importantes na manutenção da espécie (Abrahamson 1980). Em modelos matemáticos de dinâmica populacional, Caswell (1985) introduz o “trade-off” existente entre

reprodução clonal e sexual nas equações, mostrando que para organismos com este tipo de reprodução, o deslocamento de nutrientes pode diminuir a mortalidade.

Recolonizar áreas que foram abertas pode representar, em plantas clonais, uma estratégia de forrageamento similar à espécies animais (Sutherland e Stillman 1988). As características morfológicas e arquiteturas destas plantas são aspectos básicos na ocupação de espaços livres. O conjunto de características morfológicas e arquiteturas das plantas faz parte de sua forma de crescimento ou forma de vida. Existem duas formas de crescimento básicas nas gramíneas das savanas tropicais: basal e caulinar (Descoings 1975). No tipo basal, as folhas originam-se de meristemas localizados na base da planta. No tipo caulinar, as folhas podem originar-se do caule, e também a partir de meristemas do colmo. Nas plantas basais os meristemas encontram-se geralmente sob o solo, protegidos da ação do fogo, o que lhes permite recolonizar uma área queimada via rebrotação dos meristemas subterrâneos (Medina e Huber 1992). As espécies caulinares devem apresentar uma recolonização mais lenta uma vez que a proporção de meristemas destruídos pelo fogo é maior. Neste caso espécies de crescimento lento e que não possuam banco de sementes, podem ser extintas localmente quando o nível de distúrbio for muito alto. Por exemplo, em savanas africanas que sofrem pastejo intensivo, espécies que não são capazes de repor seu banco de sementes podem sofrer extinção local devido à remoção tanto de plântulas quanto inflorescências (O' Connor 1991).

A arquitetura das plantas deriva de atividade meristemática (Bazzaz 1991) e como existe uma interação planta-ambiente, a flexibilidade no arranjo arquitetural pode ser uma grande vantagem quando uma espécie ocorre em locais diferentes ou com heterogeneidade espacial na distribuição de nutrientes, pois estas plantas podem deslocar energia para crescimento

lateral evitando auto-sombreamento, ou desenvolvendo raízes em sítios mais ricos em nutrientes (McNaughton 1992). Kroon e Hutchings (1995) exploraram a flexibilidade morfológica para explicar porque existem formas mais compactas de crescimento em ambientes mais favoráveis. Tremmel e Bazzaz (1995) demonstraram como modificação arquitetural ajuda a planta garantir recurso auxiliando na competição.

Hipóteses e Objetivos

Echinolaena inflexa (Figura 1) é uma gramínea nativa e apresenta valor de importância ecológico alto em áreas de campo sujo de Cerrado. Esta gramínea se reproduz tanto por sementes como por rizomas e estolões e talvez sua importância esteja diretamente relacionada com sua capacidade em modificar a estratégia de recolonização e alocação de biomassa em áreas queimadas e protegidas.

Nossa hipótese é que *E. inflexa* utiliza estratégias distintas quanto à recolonização e alocação de biomassa em áreas queimadas e protegidas. Em áreas protegidas, onde o ambiente é mais estável (sem distúrbio freqüente), ela seria uma estrategista “K” pois, estaria submetida à forte pressão de competição e alocará mais biomassa para perfilhos vegetativos, de modo a garantir sua permanência no local ocupado. Em áreas queimadas onde não há pressão de competição por espaço foi atenuada, a espécie investirá mais em reprodução sexuada para recolonização rápida, e se comportaria como estrategista “r”.



Figura 1. *Echinolaena inflexa* na Reserva Ecológica do IBGE Brasília D.F.

Os objetivos principais deste estudo foram verificar se:

1. existem diferenças arquiteturais em *E. inflexa* entre a área de campo sujo de Cerrado protegida de queimadas há 21 anos e outra recém queimada;
2. existe “trade-off” para crescimento vegetativo e reprodutivo entre ambientes diferentes;
3. esta espécie realmente apresenta estratégias distintas de colonização nestes ambientes.

Capítulo 1

Diferenças de alocação de biomassa na gramínea Echinolaena inflexa em área queimada e protegida de Cerrado

Introdução

As interações entre o ambiente e as plantas estão diretamente relacionadas com os vários tipos de crescimento clonal das mesmas (Harper 1985). A plasticidade morfológica, ou seja, uma mudança no plano de crescimento inicial ou pré estabelecido, em plantas clonais, serve como tática de forrageamento, permitindo que estas maximizem o uso de habitats favoráveis (ricos em luz e nutrientes) (Sutherland e Stillman 1988). Uma das maneiras de se fazer isto pode ser exemplificado por *Aster lanceolatus* que aumentou a produção de rizomas em ambiente enriquecido com nutrientes (Schimid e Bazzaz 1992).

O estudo da plasticidade morfológica e arquitetural de plantas clonais tem demonstrado que existe uma grande variedade de respostas a diferentes níveis de distúrbio e gradientes nutricionais (Schimid e Bazzaz 1990; Dong e Kroon 1994; Oborny 1994; Kroon e Hutchings 1995) sendo que em muitos casos estas respostas estão geneticamente determinadas (van Groenendael *et al.* 1996). A dinâmica de perfilhos em *Agrostis stolonifera* e *Lolium perene*, duas espécies de gramíneas da Inglaterra, mostra que ambas conseguem manter a densidade de perfilhos quando submetidas a diferentes intensidades de pastejo, pois apresentam uma alta plasticidade na forma de crescimento (Bullock *et al.* 1994). Por outro lado, a baixa plasticidade pode ser uma

vantagem que permite a manutenção mais ou menos constante do fenótipo entre distintos ambientes (Schimid e Bazzaz 1990; Oborny, 1994). McNaughton (1992) simulando pastoreio, através de corte de gramíneas africanas da planície do Serengeti, encontrou que nestas condições *Eustachys paspaloides* aumenta o número de perfilhos em 2,5 vezes, porém para *Themeda triandra* não houve diferença no número de perfilhos. Estes exemplos mostram que as respostas para cada tipo de variação, seja de nutrientes, luz, água, pastejo, queimadas, pisoteio, variam de espécie para espécie.

As diferenças arquiteturais muitas vezes são acompanhadas por mudanças na alocação de recursos para as diferentes funções da planta, por exemplo crescimento vegetativo versus reprodutivo, ou perfilhamento do dossel versus ramificação do rizoma. A porção total alocada para reprodução é denominada de esforço reprodutivo (ER). Quando a cota de recursos disponível é constante e existe um aumento no ER, então a planta alocará menos recurso para outras atividades (Willson 1983) e espera-se que exista variação na alocação de recursos em plantas que estão submetidas à variações ambientais (distúrbio, estresse hídrico, nutricional, etc.). Para melhor avaliar o “trade-off” entre exploração de recursos do ambiente e reprodução assexuada em plantas clonais, ou manutenção da área ocupada ou colonização de novas áreas é necessário observar o retorno do investimento feito (van Groenendael *et al.* 1996). O investimento em reprodução sexuada varia entre populações que apresentam níveis distintos de distúrbio (Miao e Bazzaz 1990). A plasticidade no esforço reprodutivo pode permitir que plantas consigam sincronizar o aumento na reprodução com o aumento na disponibilidade de luz e nutrientes (Miao e Bazzaz, 1990), o que seria vantajoso para espécies que habitam ambientes heterogêneos e que sofrem distúrbios freqüentes. Alguns estudos sugerem que existe “trade-off” entre alocação reprodutiva e sistemas subterrâneos

(Gleeson e Tilman 1990; Tilman e Wedin 1991b), pois espécies que alocam muitos recursos para raízes e pouco para reprodução apresentam dispersão lenta, investindo em estabelecimento. No entanto a existência de “trade-off” entre reprodução e crescimento vegetativo não é necessariamente constante. Jackson e Dewald (1994) não observaram “trade-off” entre vigor vegetativo e produção de sementes em *Tripsacum dactyloide*, nos Estados Unidos.

No Cerrado pouco se sabe sobre a influência do fogo na plasticidade morfológica e alocação de recursos de gramíneas nativas. *Echinolaena inflexa* é uma espécie C3 (Klink e Joly 1989) muito freqüente no Distrito Federal. Tal fato desperta interesse especial por esta espécie visto que esta via fotossintética ser mais comum, para gramíneas, em ambientes temperados (Monson 1989). A eficiência desta espécie nos campos da região pode estar ligada às estratégias de colonização por sementes ou reprodução vegetativa o que implicaria em alocação diferenciada de recursos para reprodução sexuada (produção de sementes) ou crescimento vegetativo (rizomas). Comparando *E. inflexa* em uma área queimada e outra protegida de fogo, Parron (1992) observou que a produção de sementes na área queimada foi a metade da área protegida, sugerindo que o fogo reduz o crescimento e a produção de sementes desta espécie. *Echinolaena inflexa* foi classificada por Klink e Solbrig (1996) como indiferente ao fogo, ou seja sua fenológica não variou entre uma área queimada e não queimada, e como uma estrategista “K” por Rosa (1990) por apresentar altos valores de biomassa aérea e baixa taxa de crescimento relativo. Murakami e Klink (1996) encontraram diferenças arquiteturais nesta espécie entre uma área queimada e outra protegida.

Os objetivos deste estudo foram apontar as diferenças nos padrões de alocação de recursos para estruturas reprodutivas e vegetativas bem como mudanças na arquitetura de *E. inflexa* entre uma área protegida de fogo por

21 anos e uma que sofreu queimada em agosto de 1995 após 21 anos sem queima.

Material e Métodos

Espécie estudada

Echinolaena inflexa (Poir.) Chase, é uma gramínea C3 (Klink e Joly 1989), que pode ser encontrada em ambientes, úmidos, secos, campo limpo, campo sujo, cerrado, cerradão, áreas alteradas e terrenos arenosos. É uma espécie glabra ou hispida, rizomatosa ou estolonífera, não entouceirada, ereta, anual ou perene; colmos de 20-50 cm de comprimento. Lâmina foliar lanceolada, 4-9 cm x (2-)5-10 mm. Inflorescência terminal, com um racemo curvado, solitário de 1-5 cm de comprimento, sustentado por uma pequena bráctea. Espiguetas de 5.5-8.5 mm de comprimento e floração tardia. (Clayton e Renvoize 1982; Renvoize 1984; Parron 1992)

Área de estudo

O estudo foi realizado de janeiro a maio de 1996, correspondendo à estação chuvosa na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), localizada a 35 km ao sul de Brasília, nas parcelas de campo sujo protegido e de queimada prescrita quadrienal tardia do “Projeto Fogo”.

Alocação de biomassa entre a área queimada e protegida

A cada 16 dias, partindo do dia 30 de janeiro de 1995, um transecto de 25 m, localizado aleatoriamente, foi demarcado em cada área. A cada metro, o “indivíduo” (conjunto de perfilhos (ver apêndice) que saíam da mesma base) reprodutivo mais próximo foi coletado, cortando-o rente ao solo com tesoura de poda, separando-se em sacos de papel os perfilhos

vegetativos e reprodutivos. Os sacos foram devidamente identificados no campo. No laboratório, o material coletado foi seco em estufa (SOC. FABBE LTDA - Mod. 119) por 48 horas a 80^o C. As medições de peso seco feitas em balança Marte A 200. Ao todo foram coletados 175 “indivíduos” em cada área.

Número de inflorescências e espiguetas

O material reprodutivo (Figura 1) foi retirado dos 25 indivíduos coletados a cada 16 dias. O número de inflorescência (ver apêndice) por indivíduo e espiguetas (ver apêndice) por inflorescência foi contado no próprio campo (para não haver perda de informação, uma vez que as espiguetas se soltam com facilidade). As inflorescências foram individualmente ensacadas no campo. O material foi seco e pesado nas mesmas condições descritas acima.

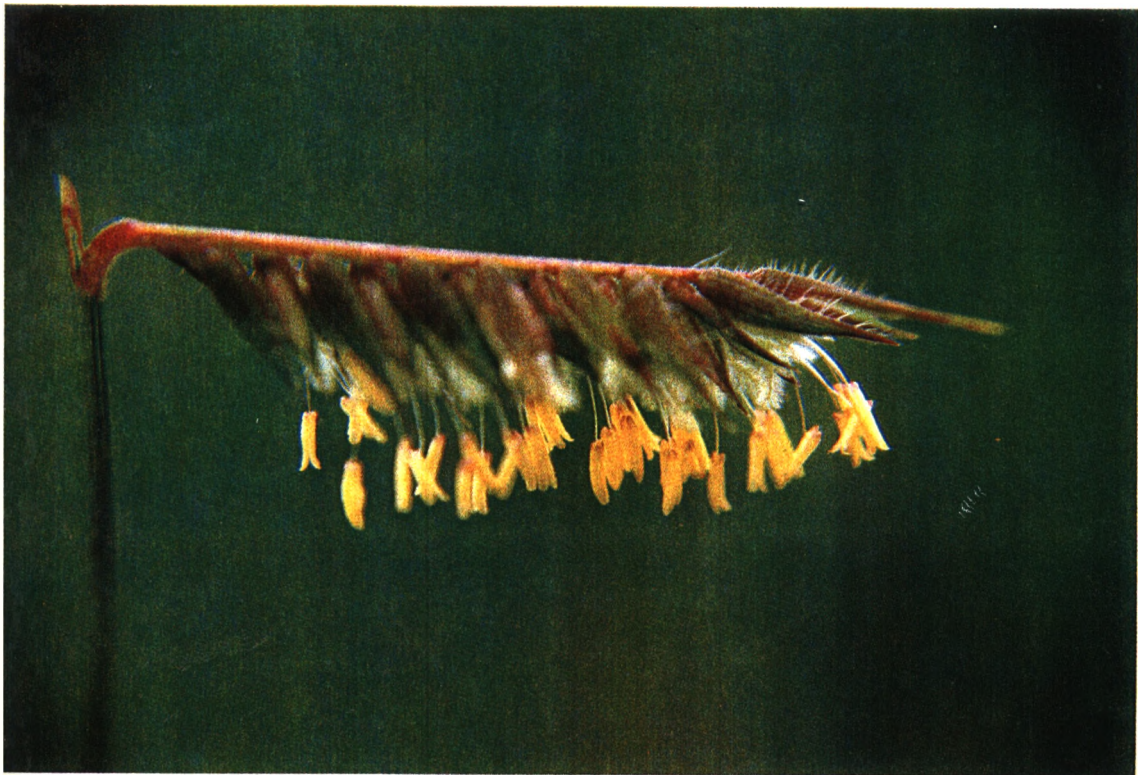
As medidas de investimento em cariopses (ver apêndice) foram feitas coletando-se espiguetas maduras nas duas áreas. As cariopses foram liberadas das espiguetas no laboratório sob uma superfície de borracha na qual as espiguetas eram delicadamente submetidas a fricção até a liberação da cariopse. Um total de 10 conjuntos de 10 cariopses de cada área foi pesada em balança de precisão para medir investimento em biomassa.

Diferenças arquiteturais

As diferenças arquiteturais foram medidas contando-se o número de ramificações aéreas dos 25 indivíduos coletados a cada 16 dias em cada área.



a



b

Figura 1. Inflorescência de *Echinolaena inflexa* da área protegida (a) e área queimada (b) coletados na RECOR durante a estação reprodutiva de 1997.

Análise estatística dos dados

As análises de médias, desvio padrão, variância, erro padrão, e test-T foram feitas através de planilha eletrônica Excel versão 5.0 para ambiente Windows.

As diferenças entre os valores médios de produção global de biomassa vegetativa foram analisados pelo test-T (Sokal e Rohlf 1981).

A diferença no número de ramificações aéreas, número de espiguetas e inflorescência, entre as áreas foi testada pelo test-T.

Resultados

Biomassa vegetativa

A biomassa vegetativa aérea não diferiu significativamente entre as áreas durante a estação (Figura 2). O padrão temporal de alocação parece ser o mesmo, havendo um pico no mês de abril e uma queda no mês de maio. No entanto a biomassa vegetativa aérea média das 175 plantas coletadas durante todo o período diferiu significativamente ($T= 2,8726$; $P< 0,05$) entre as áreas, tendo sido 134,7 g na área queimada e 165,0 g na área protegida.

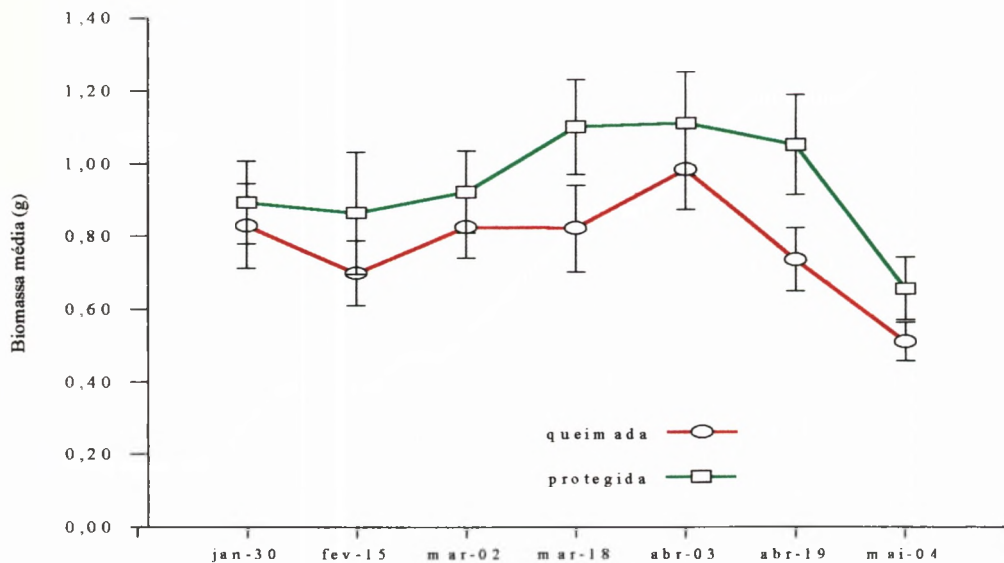


Figura 2. Biomassa vegetativa aérea de *Echinolaena inflexa* da área queimada e protegida na Reserva Ecológica do IBGE, durante a estação chuvosa de 1996.

Biomassa reprodutiva e esforço reprodutivo

De modo geral a biomassa alocada para inflorescências foi maior na área queimada que na área protegida, apesar de não ter havido diferença significativa para coleta de 15 de fevereiro ($T= 1,28266$; $P> 0,05$), 03 de abril ($T= 0,12281$; $P> 0,05$) e 04 de maio ($T= 0,0404$; $P> 0,05$). Os valores de biomassa global média para inflorescência não diferiram entre as duas áreas, sendo 0,065 g/ planta na área queimada e 0,070 g/ planta na área protegida ($T= 1,9294$; $P> 0,05$). Porém calculando o investimento em inflorescência por ramificação, já que os indivíduos da área protegida são maiores, encontramos um investimento de 0,023 g/ ramificação na área queimada e 0,013 g/ ramificação na área protegida, com uma diferença altamente significativa ($T= 5,0031$; $P< 0,001$) (Figura 3). A primeira medida de fevereiro, e as de abril não diferem significativamente.

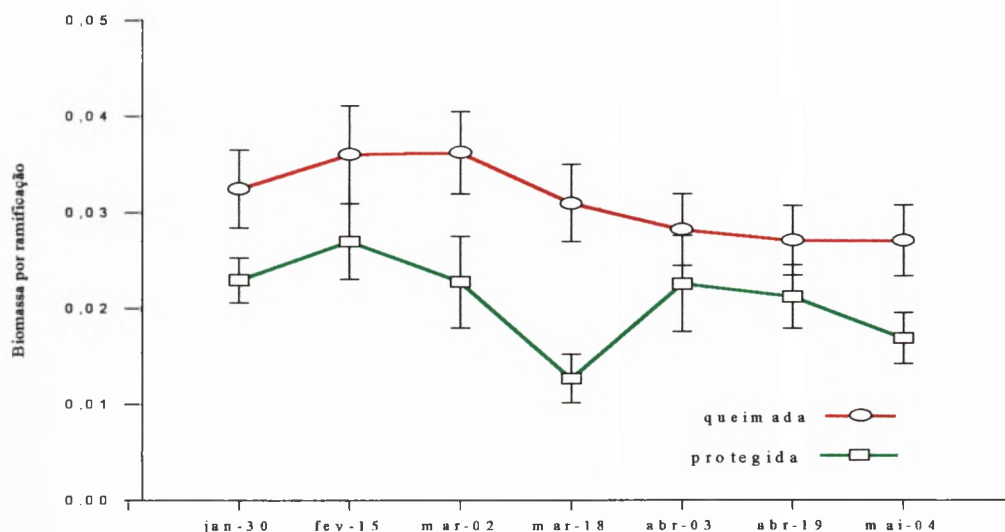


Figura 3. Biomassa reprodutiva por número de ramificações encontrada para *Echinolaena inflexa* da área queimada e protegida na Reserva Ecológica do IBGE, durante a estação chuvosa de 1996.

O esforço reprodutivo por indivíduo foi significativamente maior apenas na segunda coleta de março na área queimada. Nos outros meses as diferenças não foram significativas (Tabela 1).

Tabela 1. Alocação de biomassa para estruturas vegetativa aérea e reprodutiva de *Echinolaena inflexa*, onde: A= biomassa vegetativa aérea (g); R= biomassa reprodutiva (g); P= área protegida; Q= área queimada; ER= esforço reprodutivo (biomassa reprodutiva/ biomassa vegetativa + biomassa reprodutiva). A probabilidade refere-se à significância da diferença nas duas áreas. Os valores médios para N=25 estão acompanhados do erro padrão.

Data de coleta	A (g)		R (g)		ER		Probabilidade
	P	Q	P	Q	P	Q	
Jan-30	22.386	20.774	2.132	1.515	0.092 ± 0.006	0.077 ± 0.007	0.125
Fev-15	21.466	17.535	2.275	1.564	0.109 ± 0.019	0.093 ± 0.010	0.467
Mar-02	23.095	20.691	1.821	1.975	0.080 ± 0.009	0.090 ± 0.007	0.410
Mar-18	27.546	20.284	1.342	1.647	0.062 ± 0.010	0.096 ± 0.010	0.024
Abr-03	27.788	24.651	1.737	1.774	0.070 ± 0.008	0.072 ± 0.005	0.759
Abr-19	26.315	18.439	1.636	1.738	0.072 ± 0.007	0.096 ± 0.010	0.058
Mai-04	16.443	12.805	1.230	1.259	0.088 ± 0.008	0.101 ± 0.008	0.283

Obs: os valores de A e R equivalem à biomassa total daquela coleta.

O peso médio das cariopses da área queimada foi significativamente maior que da área protegida. O valor médio para a área queimada foi de 0,020 g por cariopse, e na protegida foi de 0,015 g por cariopse ($T= 10,2669$; $P< 0,001$).

Número de inflorescência e espiguetas

[As plantas da área protegida tiveram número de inflorescência significativamente superior ao da área queimada nos primeiros meses (Figura 4). O número de inflorescências na área protegida diminuiu nos meses subsequentes, igualando-se à área queimada.] O número de inflorescência na área queimada permaneceu inalterado durante o período do estudo. A média do número de inflorescência por planta dos 175 indivíduos da área protegida foi significativamente superior ($T= 2,64520$; $P< 0,05$) ao da área queimada (Tabela 2). No entanto se calcularmos a média de inflorescência por ramificação dos 175 indivíduos, os resultados apontam [um maior esforço reprodutivo na área queimada] ($T= 3,03700$; $P< 0,05$).

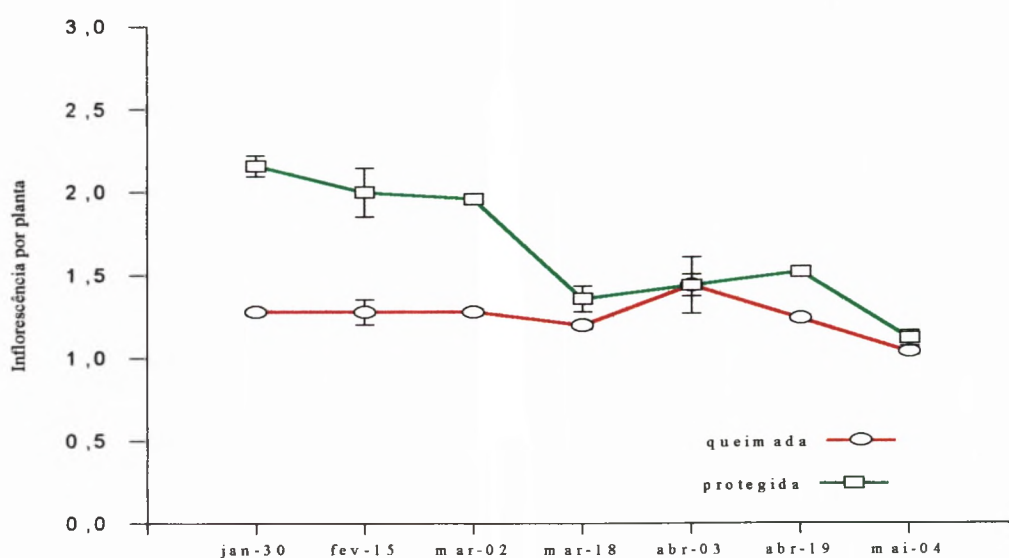


Figura 4. Número médio de inflorescências por indivíduo de *Echinolaena inflexa* transectos das áreas protegida e queimada durante a estação chuvosa de 1996.

Tabela 2. Número médio de inflorescência por planta (I/P) e por ramificação (I/R) em *Echinolaena inflexa* coletados nas áreas protegida e queimada durante a estação chuvosa de 1996. (N=175)

	Queimada	Protegida
I/P	1,20	1,60
I/R	0,44	0,32

Contrariamente ao número de inflorescências por planta, o número de espiguetas presentes em cada inflorescência foi superior na área queimada, com exceção da coleta de fevereiro (Figura 5). O número de espiguetas por inflorescência permaneceu constante mês a mês para ambas as áreas, com exceção do mês de fevereiro na área protegida. O número de espiguetas produzidas durante todo o período de coleta nas duas áreas não diferiu, sendo a produção total 2533 para a área queimada e 2383 para a área protegida ($T=0,86918$; $P> 0,05$).

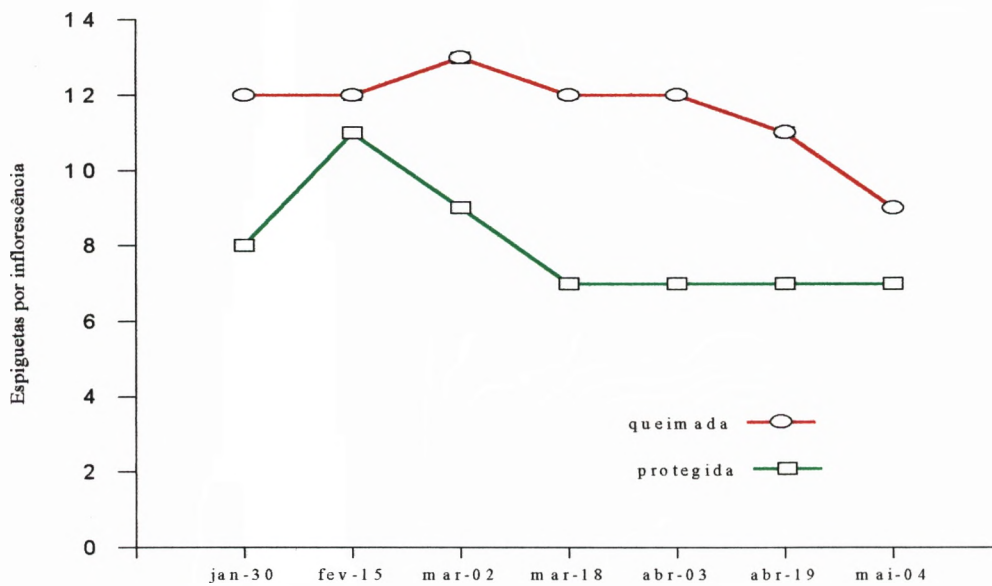


Figura 5. Número médio de espiguetas por inflorescência de *Echinolaena inflexa* nos 25 indivíduos dos transectos das áreas protegida e queimada durante a estação chuvosa de 1996.

Arquitetura

O número de ramificações aéreas por planta foi maior na área protegida, exceto na segunda coleta do mês de abril quando as médias não diferiram significativamente (Figura 6). A média global de ramificações por

planta na área queimada para as sete coletas foi de 2,8 enquanto na área protegida 5,1 ($T= 7,9893$; $P< 0,001$). Houve uma aumento progressivo do número de ramificações aéreas na área protegida com um pico na segunda medição de março. Em janeiro a média de ramificações é baixa em relação ao pico de março-18, enquanto que o número médio de inflorescências maior foi observado em janeiro, decaindo justamente quando há a inversão da alocação. A partir de abril, final da estação chuvosa, há uma redução no recrutamento de novas ramificações voltando aos valores do início da estação. A dinâmica de perfilhamento na área queimada difere da protegida. Há uma queda no mês de fevereiro e a partir de março o recrutamento é positivo havendo um pico no mês de abril com queda no mês seguinte.

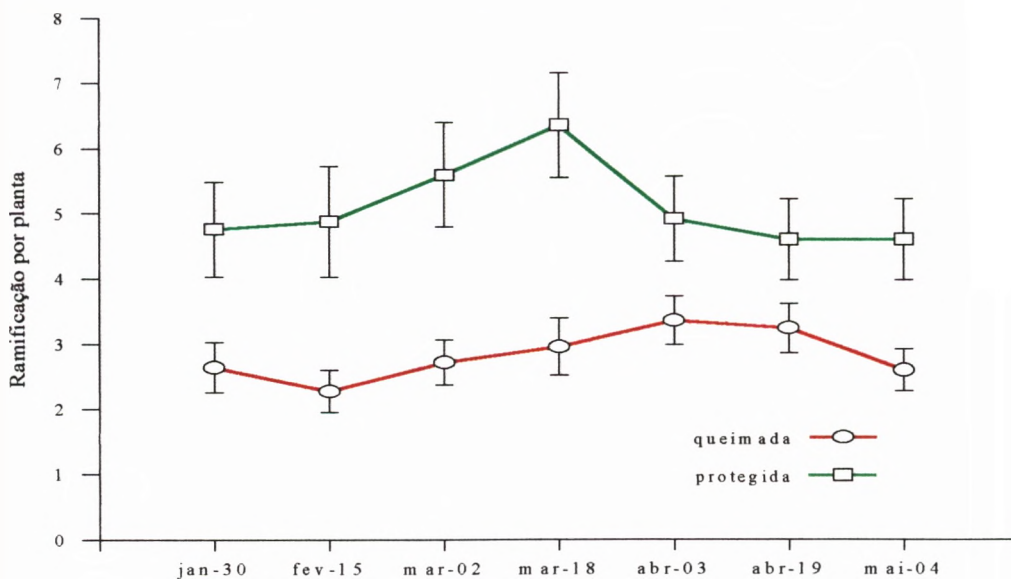


Figura 6. Número médio de ramificações vegetativas aéreas de *Echinolaena inflexa* em campo sujo queimado, e protegido do fogo, durante a estação chuvosa de 1996.

Discussão

Os resultados deste estudo mostram uma diferença nos padrões de alocação de biomassa para estruturas reprodutivas e arquitetura de *Echinolaena inflexa* em áreas sujeitas a distintos regimes de distúrbio. Estas diferenças sugerem que a liberação de espaço pelo fogo, na área queimada, influenciou esta espécie para um maior investimento na recolonização via reprodução de sementes. Embora tenha havido diferença entre o investimento para inflorescência nas duas áreas, isto não altera o resultado encontrado nos padrões de alocação para número de espiguetas e peso de cariopse, pois mostram claramente que na área queimada existe um deslocamento da biomassa sendo dirigido para unidades colonizadoras sexuadas. Como também estamos tratando de um organismo com reprodução clonal, sugerimos que as estruturas reprodutivas e vegetativas sejam analisadas com base não individual, visto a dificuldade de identificação do indivíduo e sim por unidade clonal, desta forma acreditamos estar melhor representando a população em questão.

A alocação em biomassa vegetativa aérea sugere que na área queimada esta espécie esteja recuperando nutrientes do solo para alcançar valores próximos aos da área protegida. Isto explica porque na área queimada as plantas aparentemente são mais robustas (menos delgadas). Após uma queimada há um aumento temporal pequeno na disponibilidade de nutrientes no Cerrado (Batmanian 1983) nas camadas mais superficiais do solo, onde encontramos 80% das raízes das gramíneas (Medina e Silva 1991). Os resultados encontrados por Dong e Kroon (1994) sugerem que rizomas são estruturas próprias para adquirir nutrientes e promover a rebrota após um distúrbio. Além disto a competição no subsolo é de fundamental importância e pode garantir o sucesso de algumas espécies (Wilson e Tilman 1993). Nossos resultados sugerem que *E. inflexa* pode estar aproveitando o

“input” de nutrientes no solo após o fogo pois consegue manter a mesma biomassa de uma área protegida onde a disponibilidade de nutrientes é maior.

A produção de inflorescências sugere maior investimento em número de flores e conseqüentemente sementes produzidas. A baixa produção de inflorescências por planta na área queimada é compensada através da produção de maior número de espiguetas por inflorescência. Os dados de Eliza Murakami, para número de espiguetas por inflorescência também foram significativamente superior na área queimada (comunicação pessoal.). Mesmo sendo a biomassa em inflorescências igual nas duas áreas, para todo o período de estudo, observamos maior número de inflorescência por ramificação e espiguetas com maior peso para cariopse. Sugerimos que na área queimada existe uma alocação maior comparada com a protegida. Portanto o quadro de investimento para *E. inflexa* no final do estudo foi uma maior alocação em número de inflorescência por ramos com maior número de espiguetas por inflorescência e com cariópses mais pesadas. Como estas sementes são viáveis até a próxima estação reprodutiva, a espécie está garantindo sementes com maiores chances de germinação, lembrando que o dossel retorna aos níveis anteriores à queimada com aproximadamente 15 meses (Batmanian 1983).

Estudos de diversidade, sucessão de espécies e competição por nitrogênio tem mostrado que as espécies apresentam padrões distintos de alocação de recursos e habilidade para repor espécies (Huenneke *et al.* 1990; Miao *et al.* 1991; Tilman e Wedin 1991a; Tilman e Wedin 1991b, Wilson e Tilman 1991; Tilman 1993). *Agrostis* sp., uma gramínea presente no início de sucessão secundária em regiões temperadas, apresenta uma grande alocação para sementes comparada com *Schizachyrium* sp. e *Andropogon* sp., espécies tardias, porém isto pode estar representando uma redução na habilidade competitiva em locais não alterados (Tilman e Wedin

1991b). Segundo os autores existe um “trade-off” entre habilidade de colonização e habilidade competitiva. *Agrostis* sp. e *Agropyron* sp. são colonizadores rápidos e alocam mais biomassa para sementes ou rizomas, porém são competidores inferiores para nitrogênio.

Estes estudos mostram diferenças entre espécies, mas podemos também encontrar alocações diferentes quando a mesma espécie encontra-se em ambientes contrastantes. Solbrig (1971) encontrou estratégias distintas para *Taraxacum officinale* na alocação de recursos para sementes e estabelecimento. O autor discute que a mistura de genes dentro da espécie é que favorece as diferentes estratégias. van Groenendael (1985) também observou diferenças dentro da espécie, *Plantago lanceolata*, quando crescendo em ambientes diferentes. O “trade-off” de colonização por competição, encontrado por Solbrig (1971), van Groenendael (1985) e Tilman e Wedin (1991b) ocorre em *E. inflexa* pois o investimento em número de inflorescência por ramificação, espiguetas por inflorescência e peso de cariopse foi maior na área queimada.

O padrão de recrutamento vai ter uma conseqüência profunda para a dinâmica de genets de uma população (Eriksson 1989). Uma população que não renova seu banco gênico será velha geneticamente comparada com uma que recruta com sucesso, plântulas vindas por sementes. Os padrões de germinação encontrados para *E. inflexa* mostram que esta espécie responde rapidamente às chuvas, germinando no campo um dia após um aporte maior de água ($\approx 29,0$ mm chuva) e talvez possa existir alguma defesa contra herbivoria pois suas plântulas não foram removidas por formigas havendo uma baixa mortalidade (Klink 1996). Burke e Grime (1996) em um estudo de invasão por plantas observaram a importância do tamanho da semente para o sucesso da germinação e persistência de plântulas para algumas espécies. Moreno e Oechel (1991) encontraram uma grande variação na resposta de germinação de herbáceas em relação ao fogo em áreas de

chaparral. Espécies cuja histórias de vida tenha evoluído na presença de fogo, foram em geral mais resistentes com o aumento da intensidade deste, aumentando o recrutamento. Miao e Bazzaz (1990) encontraram resultados semelhantes estudando espécies colonizadoras associadas com diferentes regimes de distúrbio, onde *Plantago major*, a espécie que ocorre freqüentemente em habitats alterados, apresentou adaptações para capturar nutrientes, aumentando seu crescimento vegetativo e reprodutivo. *E. inflexa* parece estar aproveitando a abertura da área queimada para renovar seu banco genético dentro da população já que está alocando mais biomassa para cariopses, enquanto na área protegida comporta-se como uma espécie competidora (sensu Grime 1977).

Alocação de biomassa não caracteriza precisamente distribuição de recursos (Abrahamson e Caswell 1982; Bazzaz e Reekie 1985; Benner e Bazzaz 1988), e como as medidas de ER foram feitas através do peso da inflorescência é possível que o peso de cariopse fosse mais adequado.

Echinolaena inflexa apresentou uma arquitetura mais ramificada na área protegida. Esta diferença sugere que a arquitetura desta espécie responde a mudanças ambientais. Na área aberta pelo fogo encontramos em geral indivíduos pouco ramificados, no entanto aparentemente menos delgados. O padrão de recrutamento de novas ramificações encontrado na área protegida, sugere que existe “trade-off” entre alocação de recursos para perfilhamento e produção de espiguetas uma vez que as curvas são inversas. Durante todo o estudo os indivíduos da área queimada não alcançaram o nível de complexidade arquitetural observado na área protegida. Nas duas áreas podemos observar que com o advento do final da estação chuvosa há uma queda no investimento de novos perfilhos retornando aos valores encontrados no início do estudo. Este comportamento foi observado em outras espécies de gramíneas em campo sujo de Cerrado (Rosa 1990).

As diferenças arquiteturais encontradas para *Echinolaena inflexa* sugerem que na área protegida o fato dos indivíduos serem maiores, produzem mais inflorescências é porque tem mais ramificações. Esta diferença se dá provavelmente porque nesta área podemos encontrar indivíduos de várias classes de tamanho e idade. Porém na área queimada os perfílios devem ser reconstituídos novamente a partir do sistema subterrâneo devido à queimada, e ainda assim estes indivíduos produziram mais inflorescências por ramificação, mais espiguetas por inflorescência, e cariopses mais pesadas, mostrando que nesta área o investimento em reprodução sexuada foi maior. Estes resultados vem corroborar os padrões encontrados para colonização que sugerem uma estratégia “r” para esta espécie em área queimada e “K” em área protegida (Capítulo 2), porque o investimento para estruturas reprodutivas foi maior. O conceito “r” e “K” não é absoluto, sendo sempre usado como forma de comparação entre indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes. Nenhum organismo é completamente “r” ou “K”. Os resultados encontrados por Rosa (1990) são de uma comparação interespecífica, já nosso estudo mostra a flexibilidade o “trade-off” de alocação e estratégia de vida dentro de uma mesma espécie. Como *E. inflexa* é uma espécie perene acreditamos que ao longo dos anos *E. inflexa* deva reestruturar sua estratégia, alocando mais para estabelecimento e complexidade arquitetural, já que a tendência com a ausência de queimadas seja do fechamento do dossel e acirramento da competição por luz e nutrientes, investindo menos em produção de inflorescência por ramificação, número de espiguetas por inflorescência e peso em cariopse.

Capítulo 2

Colonização de campo sujo de Cerrado com diferentes regimes de queima pela gramínea Echinolaena inflexa (Poaceae)

Introdução

A composição de uma comunidade vegetal é determinada pela ocorrência de distúrbio, interações competitivas e disponibilidade de recursos (Grime 1974, 1977; Tilman 1985; Campbell e Grime 1992). Pickett e White (1985) reforçam a importância do distúrbio uma vez que a frequência, distribuição e características do mesmo influenciam na riqueza, dominância e estrutura da comunidade. A colonização de uma área perturbada vai depender da estratégia de crescimento e reprodução das espécies (Tilman e Wedin 1991). Plantas apresentam duas estratégias básicas: espécies competidoras (sensu Grime 1977) investem recursos em estabelecimento, possuem crescimento lento e alcançam a idade reprodutiva tardiamente (estrategistas “K”); e espécies ruderais (sensu Grime 1977), possuem crescimento rápido, despendem mais energia em reprodução sexuada, e alcançam a idade reprodutiva rapidamente (estrategistas “r”) (McArthur e Wilson 1967; Grime 1974).

Gramíneas podem recolonizar uma área perturbada através de reprodução vegetativa ou dispersão de sementes. O uso de um ou outro modo de colonização influenciará a composição da comunidade. Segundo Bullock *et al.* (1995), para gramíneas, clareiras de 9 cm de diâmetro apresentam um estabelecimento maior via sementes enquanto que em

clareiras pequenas prevalece o crescimento vegetativo. Entretanto, quando as interações entre as espécies invasoras são muito complexas podem mascarar a influência do tipo de clareira sobre o sucesso das colonizadoras (McConnaughay e Bazzaz 1990).

Solbrig (1971) discute que uma mesma espécie pode apresentar estratégias “r” e “K” dependendo do ambiente onde se insere. A seleção da estratégia “r” ou “K” está diretamente relacionada com um fator ambiental que força a espécie ou a produzir mais sementes e mais rapidamente ou ser uma boa competidora. Segundo Solbrig (1971), este fator ambiental, é qualquer tipo de distúrbio que elimina a espécie do sítio onde estava. Assim espécies que podem investir em biomassa onde a habilidade competitiva é alta terão vantagem em locais não alterados enquanto espécies que investem em sementes terão mais chances de recolonizar áreas abertas por distúrbio.

O fogo é um importante fator de distúrbio em comunidades naturais, pois favorece espécies colonizadoras que normalmente seriam eliminadas da comunidade por competição (Howe 1995). Na sucessão que ocorre no Cerrado após o fogo, Rosa (1990) encontrou que gramíneas representam 80% da biomassa aérea e cobertura total de uma área queimada no primeiro mês após o fogo, devido a rebrota. *Echinolaena inflexa*, uma das gramíneas dominantes do Cerrado, que se reproduz tanto por rebrotação de rizomas quanto por sementes, foi encontrada 40 dias após uma queimada, vindo também de rebrotação (Parron 1992). Este estudo teve por objetivo investigar a estratégia de colonização (via sementes ou rebrotação) de *E. inflexa* em duas áreas de campo sujo, uma protegida de queima há 21 anos (área protegida) e outra que estava protegida há 21 anos e foi queimada em agosto de 1995 (área queimada quadrienal modal). Por ser uma das espécies mais bem sucedidas no Cerrado, e por ser capaz de se reproduzir tanto vegetativamente quanto por sementes, partimos da hipótese que *E. inflexa* mudaria sua estratégia para o tipo “r” (colonização rápida e maior

recrutamento via sementes) na área queimada, uma vez que o fogo elimina competidores e abre espaço na comunidade e se manteria como estrategista “K” (menor recolonização e maior recrutamento via rebrotação) na área protegida.

Material e Métodos

Espécie estudada

Echinolaena inflexa (Poir.) Chase (Figura 1), é uma gramínea C3 (Klink e Joly 1989), glabra ou hispida, rizomatosa ou estolonífera, não entouceirada, ereta, anual ou perene; colmos de 20-50 cm de comprimento. Lâmina foliar lanceolada, 4-9 cm x (2-)5-10 mm. Inflorescência terminal, com um racemo curvado, solitário de 1-5 cm de comprimento, sustentado por uma pequena bráctea. Espiguetas de 5,5-8,5 mm de comprimento. Floração tardia. Pode ser encontrada em ambientes, úmidos, secos, campo limpo, campo sujo, cerrado, cerradão, áreas alteradas e terrenos arenosos (Clayton e Renvoize 1982; Renvoize 1984)

Área de estudo

O estudo foi realizado durante a estação chuvosa, entre novembro de 1995 e maio de 1996 na Reserva Ecológica do IBGE localizada a 35 km ao sul de Brasília. As áreas estudadas foram as parcelas de campo sujo protegido e de queimada prescrita quadrienal modal do “Projeto Fogo”. A área controle está protegida de fogo há 21 anos. Em agosto de 1995 deu-se início ao regime de queimadas prescritas na área quadrienal modal, que também estava protegida de queimadas há 21 anos.

Colonização

O surgimento de “indivíduos” de *E. inflexa* (colonização) foi acompanhado em quadrats permanentes de 20 x 20 cm nas duas áreas, estabelecidos ao longo de transectos paralelos, dispostos aleatoriamente dentro das duas áreas. Por observações de campo e dados de literatura (Parron 1992), a densidade de *E. inflexa* é maior em áreas recém queimadas que protegidas. Portanto, o número de quadrats diferiu entre as áreas, tendo sido 42 na área queimada e 104 na protegida, o que resultou em uma amostra inicial de 200 “indivíduos” em cada área. Tomamos por “indivíduo” o conjunto de perfilhos que saíam de uma mesma base da planta. Estes indivíduos foram marcados com plaquetas de identificação. A colonização foi acompanhada mensalmente, contando-se os “indivíduos” novos que surgiram nos quadrats, entre 12 de dezembro de 1995 e 12 de maio de 1996. Indivíduos novos consistiram tanto de “indivíduos” que surgiram dentro do quadrat, quanto perfilhos vindos de “indivíduos” localizados fora dos quadrats. Os perfilhos de *E. inflexa* da estação passada na área protegida foram desconsiderados e contabilizados apenas os novos recrutamentos, incluindo dos indivíduos já existentes.

Recrutamento

A amostragem do tipo de recrutamento, se por semente ou rebrotação (Figura 1) do rizoma também foi feita em quadrats de 20 x 20 cm, distribuídos a cada metro ao longo de cinco transectos de 30 m cada, dispostos aleatoriamente no campo. O total de quadrats foi de 150 por área. Todas as plântulas de *E. inflexa* contidas nestes quadrats foram contadas e retiradas com auxílio de uma pequena pá de jardineiro, deste modo foi possível verificar se a plântula vinha de crescimento vegetativo (rebrotação a partir de rizomas já existentes) ou de sementes (quando os restos da semente estavam presentes. Esta determinação é possível pois os restos da

cariopse ficam presos à raiz da plântula). Duas amostragens foram feitas, uma no dia 2 de janeiro e outra no dia 2 de abril de 1996, sendo que na segunda amostragem foram feitos outros transectos aleatórios para cada área.

Rizoma

Vinte “indivíduos” foram desenterrados aleatoriamente no dia 25 de maio, em cada área, para medidas de tamanho, peso e número de ramificação de rizoma.

Análise estatística

As análises de média, desvio padrão, variância, erro padrão, e test-T foram feitos através de planilha eletrônica Excel versão 5.0 para ambiente Windows.

As diferenças entre os valores médios de densidade, e ramificação de rizoma entre as áreas foram testadas usando test-T devido a grande variância dos dados (Sokal e Rolhf 1981). Os dados de colonização foram analisados comparando-se tanto as diferenças entre as médias mensais, como as diferenças entre as áreas usando então a média global, também com test -T

Para analisar o grau de dependência entre o tipo de recrutamento e a área usamos test G (Sokal e Rolhf 1981).

Resultados

A densidade (número de “indivíduos” por quadrat) de *Echinolaena inflexa* na área queimada foi sempre superior à da área protegida. A densidade média inicial na área queimada foi de 4,7 no mês de dezembro, significativamente superior à densidade de 1,9 para o mesmo mês na área protegida ($T= 3,0388$; $P< 0,005$). A maior densidade foi de 7,4 no mês de



Figura 1. Em (a); plântula de *Echinolaena inflexa* vinda de germinação via semente (a seta aponta para a cariospore presa à raiz). Em (b); detalhe do rizoma com rebrotas de *E. inflexa*. Ambos coletados na área queimada RECOR em 02/02/1997.

abril na área queimada, também significativamente maior à da área protegida tendo sido de 2,3 no mesmo mês ($T= 4,4967$; $P< 0,001$).

A colonização na área queimada ocorreu principalmente até janeiro quando estabeleceram-se 77 % dos novos colonizadores (Figura 2). O recrutamento de novos “indivíduos” foi diminuindo progressivamente ao longo da estação chuvosa. Dos 43 novos “indivíduos” na área protegida, 58 % foram recrutados em fevereiro e 41 % em abril.

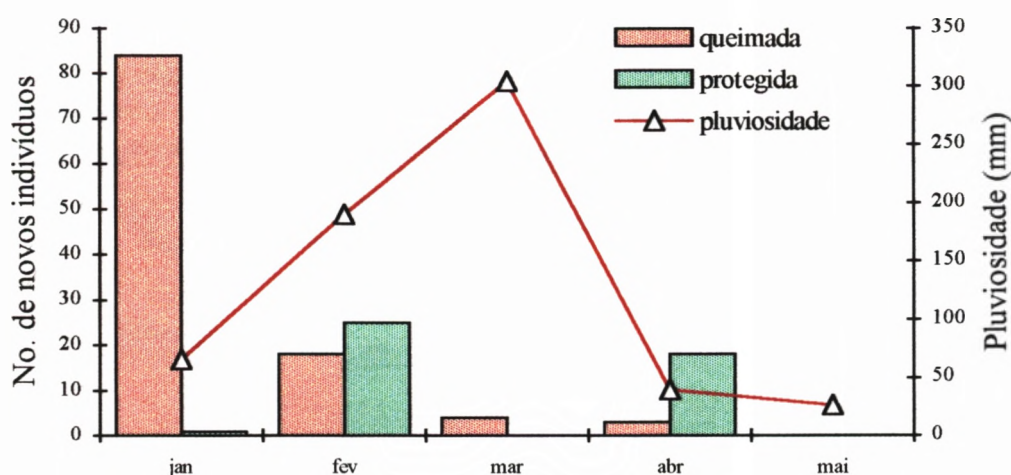


Figura 2. Colonização de novos indivíduos nas áreas queimada e protegida durante a estação chuvosa de 1996 (meses no eixo x) e índice pluviométrico (dados fornecidos pela estação meteorológica do IBGE).

Na área queimada existe uma grande coorte em janeiro, enquanto na área protegida observamos dois pequenos aportes de novos indivíduos nos meses de fevereiro e abril (Figura 2).

O recrutamento via sementes (Figura 1a) foi maior na área queimada que na área protegida tanto em janeiro quanto em abril, sendo que na área queimada no mês de janeiro observamos o maior acúmulo de plântulas (138 novos indivíduos). Os indivíduos que foram recrutados via sementes são resultantes das sementes da população que existia antes da queimada. Os resultados da análise de frequência mostraram que o tipo de recrutamento está associado ao tipo de área, ou seja o maior recrutamento

via sementes não é independente da ocorrência de fogo tanto em janeiro (G=16; P< 0,001) quanto em abril (G=12; P< 0,001).

O número total de plântulas foi maior na área queimada tanto em janeiro quanto em abril (Tabela 1). O recrutamento total da área queimada foi 36 % superior à área protegida. Em ambas as áreas o maior recrutamento foi no mês de janeiro seguido do maior índice pluviométrico da estação chuvosa (328,3 mm chuva em dezembro 1995) de 1995/96.

Tabela 1. Número de plântulas e origem (se por sementes ou reprodução vegetativa) de *Echinolaena inflexa* nas áreas protegida e queimada na Reserva Ecológica do IBGE, nos meses de janeiro e abril de 1996. N=300 quadrats por área.

	Protegida			Queimada		
	Sementes	Reprodução Vegetativa	Total	Sementes	Reprodução Vegetativa	Total
Janeiro	62	326	388	138	360	498
Abril	9	35	44	22	70	92
Total	71	361	432	160	430	590

Em ambas as áreas o recrutamento por reprodução vegetativa (Figura 1b) foi maior independente da época (Tabela 1).

Podemos então encontrar 6,0 plântulas /m² vindas por semente na área protegida e 13,3 plântulas /m² na área queimada. O número de plântulas de reprodução vegetativa por m² foi de 35,8 na área queimada e 30,0 na área protegida.

O peso dos rizomas relativos aos 20 indivíduos pesquisados no mês de maio não foram significativamente diferentes nas duas áreas (T=1,71399; P> 0,05). O comprimento dos rizomas também não foram diferentes significativamente (T=1,150; P> 0,05). Porém o número de ramificações difere significativamente nas duas áreas (T=2,96386; P< 0,05).

Discussão

Nossos resultados mostram que *Echinolaena inflexa* apresenta um comportamento de colonizador de áreas alteradas pelo fogo. A grande densidade de plantas na área queimada, que corrobora os dados de Parron (1992), foi resultado de alta taxa de crescimento populacional, típica de espécies estrategistas “r” (Grime 1977). A grande colonização até o mês de janeiro na área queimada mostra que esta população está maximizando o uso da área aberta, o que não foi observado na área protegida, onde observamos duas coortes (fevereiro e abril). Parece que na área queimada *E. inflexa* aproveitou de forma imediata a alta precipitação do mês de dezembro o que aparentemente não ocorreu na área protegida. Meirelles e Henriques (1992) acreditam que a precipitação seja um dos fatores limitantes para estrato herbáceo em campo sujo de Cerrado pois, encontraram uma resposta imediata de aumento na PPLA (produção primária líquida aérea) com precipitação, tendo sido esta, maior em uma área queimada que outra não queimada. Klink (1996) encontrou resposta semelhante para *E. inflexa* a qual germinou de forma significativa após o primeiro grande aporte de chuva no campo. Se as conclusões de Meirelles e Henriques (1992) são válidas para *E. inflexa*, como mostra os estudos de Klink (1996), então deve existir uma diferença entre as estratégias de alocação de recursos ou mesmo respostas fisiológicas para indivíduos em áreas contrastantes, pois observamos que a mesma espécie apresenta padrões muito diferentes quanto à colonização na presença e ausência do fogo.

Os dados de recrutamento por semente sugerem também que esta espécie possui estratégias distintas, mostrando certa plasticidade quanto à recolonização de área aberta pelo fogo. As sementes de *E. inflexa* são viáveis aproximadamente um ano ou seja, as sementes lançadas em uma estação germinarão na próxima. Os resultados mostram que o fogo promove

o recrutamento por sementes, porém não sabemos se o aumento de temperatura do solo, o “input” de nutrientes ou o aumento de luminosidade aumenta a capacidade germinativa desta espécie. Keeley *et al.* (1985) apresentam a hipótese de que espécies oportunistas apresentam dois tipos de sementes, uma que necessita de fogo para germinar e outra que não apresenta tal característica. Huenneke *et al.* (1990) observaram que a invasão de gramíneas não nativas na Califórnia pode ser diretamente influenciada pela disponibilidade de nutrientes independente do distúrbio físico. Miao e Bazzaz (1990) mostraram que colonizadores do mesmo gênero apresentam diferentes respostas para pulsos de nutrientes e que o controle do investimento de nitrogênio para cada semente pode ser mais gênico que devido a respostas a mudanças ambientais. A intensidade de fogo também é um dos fatores críticos que controlam a comunidade herbácea após a queimada em chaparral californiano (Moreno e Oechel 1991). Os autores encontraram um estímulo positivo para germinação por calor, mas a produção de plântulas diminuiu com a intensidade do fogo. Tyler (1995) encontrou aumento na densidade de plântulas de herbáceas em área queimada comparada com a não queimada. A autora discute que na área de estudo o calor no solo, provindo da queimada, tenha estimulado a germinação de *Calystegia macrocarpa*. Tyler (1996) acrescenta que o aumento de recrutamento em herbáceas foi devido a uma combinação de fatores: remoção de arbustos e herbívoros. Todos estes estudos citados acima mostram uma variedade de fatores que atuam direta ou indiretamente na germinação e colonização por espécies herbáceas.

Em populações vegetais onde há reprodução vegetativa, existem dois tipos de indivíduos, aqueles geneticamente distintos, e os fisiologicamente independentes, porém geneticamente iguais (Harper 1981). Em ambientes estáveis, onde a competição é determinante, o aumento da população de ramets, via reprodução vegetativa, é um meio rápido de manutenção e

dispersão dos genets já estabelecidos. Porém em ambientes instáveis a reprodução sexuada pode ser vantajosa pois introduz indivíduos vindos de recombinação gênica (Abrahamson 1980; Harper 1981). Podemos sugerir que na área protegida *E. inflexa* esteja investindo em reprodução vegetativa mantendo seu banco genético já estabelecido (população de genets), uma vez que a competição diminui as chances da prole sexuada chegar à fase adulta. Por outro lado na área queimada, com abertura do espaço devido o consumo da biomassa aérea, *E. inflexa* além de investir na população de genets preexistente, lança no ambiente sementes mais pesadas e em maior número comparadas à área protegida, provavelmente porque mesmo havendo a retomada do dossel na próxima estação, estas sementes tem maiores chances de germinação. Uma das principais consequências é a renovação da população de genets na área queimada, que poderão ou não serem mais eficientes que as anteriores.

Echinolaena inflexa apresenta então duas estratégias distintas em ambientes contrastantes: aumenta o recrutamento tanto por sementes quanto reprodução vegetativa na área queimada, portanto podemos propor que esta espécie possua estratégia “r”. Na área protegida o recrutamento é menor, especialmente por sementes, provavelmente devido à maior dificuldade de estabelecimento no meio da vegetação. Em ambientes onde a vegetação está intacta existe uma restrição ao crescimento de raízes, o que reduz o crescimento e produção de frutos e sementes (McConnaughay e Bazzaz 1991). O recrutamento via reprodução vegetativa é relativamente alto, indicando que esta via é importante na área protegida, provavelmente porque os novos indivíduos tem maiores chances de sobrevivência, enquanto ainda ligados à planta mãe. Birch e Hutchings (1994) mostram que a integração clonal tem papel fundamental na exploração do ambiente, ajudando no aumento da densidade de espécies clonais. Podemos então sugerir, que *E. inflexa* possui estratégia “K” na área protegida. Alguns

estudos tem demonstrado que uma mesma espécie herbácea pode apresentar estratégias distintas quando vivendo em condições ambientais diversas. van Groenendael (1985) demonstrou que as diferenças na história de vida de dois ecótipos de *Plantago lanceolata* de ambientes contrastantes (seco e úmido), são controladas por padrões de alocação de recurso e arquitetura, reforçando a proposição de que ambientes distintos podem induzir diferentes respostas em uma mesma espécie. Este fato foi demonstrado para *Taraxacum officinale* que tem a habilidade de alterar a estratégia de reprodução segundo as pressões ambientais, ou seja, quando em áreas alteradas esta espécie possui características de estrategista “r” (alta produção de sementes) enquanto que em ambientes estáveis apresenta o típico comportamento de estrategistas “K” (maior investimento em reprodução assexuada) (Solbrig 1971).

O conceito de estratégia “r” e “K” é relativo. Por exemplo, Rosa (1990), encontrou um padrão de estrategista “K”, com baixa taxa de crescimento relativo, para *E. inflexa* quando comparou esta espécie com outras colonizadoras em uma área queimada de campo sujo de Cerrado também no IBGE. Nosso estudo compara padrões de estratégia de reprodução dentro de uma mesma espécie em áreas contrastantes.

Espécies com estruturas capazes de aproveitar rapidamente a ausência de toxidez por alumínio (Cavalcanti 1978; Coutinho 1982) e o aporte de nutrientes (Batmanian 1983) após a queimada, seriam as primeiras colonizadoras (entre elas *E. inflexa*). Algumas espécies possuem comportamento de forragear em ambientes mais favoráveis, direcionando o crescimento de raízes e rizomas para estes ambientes (maior intensidade luminosa, maior concentração de nutrientes, ausência de competição) (Evans e Cain 1995). Muitos estudos que tratam da plasticidade morfológica em plantas herbáceas, tentam explicar o aproveitamento de nutrientes por espécies que apresentam crescimento clonal (Cain 1994; Dong e Kroon

1994; Kroon e Hutchings 1995). Em um modelo proposto por Oborny (1994) o aumento de ramificações e o encurtamento dos módulos seria vantajoso apenas para ambientes espacialmente enriquecidos; porém esta vantagem desapareceria se o ambiente fosse homogêneo temporalmente. *Echinolaena inflexa* parece utilizar-se deste tipo de estratégia, ou seja, plasticidade morfológica maximizando o aproveitamento dos recursos após a queimada onde observamos um maior número de unidades clonais (ramificações do rizoma) em um mesmo indivíduo, apesar de não haver diferenças no tamanho de cada ramificação.

Echinolaena inflexa, por ser uma espécie C3 (boa competidora para áreas estáveis) e apresentar rizomas, pode estar sendo favorecida nos dois ambientes uma vez que em áreas abertas pelo fogo investe mais na colonização via sementes e rizomas. A maior colonização na área queimada sugere que nesta área os dois tipos de crescimento (recrutamento de plântulas vindas por rebrota e sementes) promovem um saldo positivo de novos indivíduos dentro da comunidade enquanto que na área protegida os recrutamentos fazem parte da manutenção desta espécie dentro daquela comunidade.

Conclusões

1. A maior densidade e colonização de *Echinolaena inflexa* na área queimada mostra um comportamento típico de estrategistas “r” devido a alta taxa de crescimento.
2. O maior investimento em número de inflorescência por ramificação, número de espiguetas por inflorescência e peso de cariopse na área queimada são coerentes com o tipo de estratégia “r” que apresenta alto investimento em reprodução.
3. A complexidade arquitetural de *E. inflexa* na área protegida é um reflexo de sua estratégia de estabelecimento onde a planta necessita competir por luz e espaço físico.
4. Sugerimos que *Echinolaena inflexa* está investindo em colonização na área queimada, tanto por reprodução assexuada como sexuada, comportando-se assim como estrategista “r” nesta área e estrategista “K” na área protegida, onde o investimento médio de biomassa vegetativa foi maior e a arquitetura foi mais complexa. O recrutamento por sementes e os investimentos em unidades reprodutivas sexuadas mostram que o distúrbio causado pelo fogo e suas conseqüências favoreceram e estimularam a produção de sementes na área queimada. Nesta área foram encontrados os maiores valores para número médio de inflorescência por ramificação, número médio de espiguetas por inflorescência e peso médio em cariopse. As diferenças arquiteturais explicam a maior média de inflorescência na área protegida, onde podemos encontrar indivíduos de várias classes de tamanho e idade. Na área queimada a população iniciou a estação chuvosa por rebrota de rizomas e germinação de sementes devido à eliminação da biomassa aérea. *Echinolaena inflexa* comporta-se como uma estrategista “r” na área queimada comparada à área protegida.

Com o retorno das condições anteriores à queima, acreditamos que esta espécie lentamente mudará de estratégia para conseguir manter-se em condições de maior competição por luz e nutrientes. A flexibilidade que esta espécie apresenta pode ser a resposta de como uma espécie C3 pode ser, em uma área de savana, uma das espécies de maior importância ecológica.

Apêndice

Definições

A **espiguet**a é a unidade da inflorescência em gramíneas. As espiguetas de *E. inflexa* são unilaterais e aos pares, mas uma espiguet

de cada par é, geralmente, atrofiada. **Cariopse** é o nome dado ao fruto das gramíneas (Chase 1991).

O crescimento de uma gramínea se dá pela adição contínua de unidades idênticas (módulos), caracterizando um crescimento clonal. Estes módulos formam os **perfilhos**, e um grupo de perfilhos forma a planta (Briske 1986).

Referências Bibliográficas

- Abrahamson, W. G. e Caswell, H. 1982. On the comparative allocation of mass, energy, and nutrients in plants. *Ecology* **63**:982-991.
- Abrahamson, W. G. 1980. Demography and vegetative reproduction. In: *Demography and evolution in plant populations*. O. T. Solbrig (ed.). Botanical Monographs **15** University of California Press. Oxford. pp:89-106.
- Baker, W. L. 1992. Effects of settlement and fire suppression on landscape structure. *Ecology* **73**:1879-1887.
- Batmanian, G. J. 1983. *Efeitos do fogo sobre a produção primária e a acumulação de nutrientes do estrato rasteiro de um Cerrado*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília.
- Bazzaz, F. A. e Reekie, E. G. 1985. The meaning and measurement of reproductive effort in plants. In: *Studies on plant demography*. J. White (ed). Academic Press. London. pp:373-387.
- Bazzaz, F. A. 1991. Habitat selection in plants. *The American Naturalist* **137**:S116-S130.
- Benner, B. L. e Bazzaz, F. A. 1988. Carbon and nutrient accumulation in two annual plant species in response to timing of nutrient addition. *Journal of Ecology* **76**:19-40.
- Briske, D. D. 1986. Plants response to defoliation morphological considerations and allocation priorities. In: *Rangelands: a resource under siege*. P. J. Joss; P. W. Lynch and O. B. Willians (eds). Cambrid, Cambrid University Press. pp:425-427.

- Bullock, J. M., Clear Hill, B. e Silvertown, J. 1994. Tiller dynamics of two grasses-responses to grazing density and weather. *Journal of Ecology* **82**:331-340.
- Burke, M. J. W. e Grime, J. P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* **77**:776-790.
- Castro Neves, B. M. e Miranda, H. S. 1996. Efeitos do fogo no regime térmico do solo de um campo sujo de cerrado. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:20-30.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. In: *Population biology and evolution of clonal organisms*. J. B. C. Jackson., L. W. Buss. e R. E. Cook (eds.). Yale University Press. pp:187-224.
- Chase, M. A. 1991. Primeiro livro de Gramíneas: noções sobre a estrutura com exemplos da flora brasileira. T. Sendulky (trad.). Instituto de Botânica. São Paulo.
- Clayton, W. D. e Renvoize, S. A. 1982. Graminae - Royal Botanical Gardens, Kew.
- Descoings, B. 1975. Les types morphologiques et biomorphologiques des graminoides dans les formations herbeuses tropicales. *Naturalia Monspeliensa*, Série Botanique **25**:23-25.
- Dias, I. F. O., Miranda, A. C. e Miranda, H. S. 1996. Efeitos de queimadas no microclima de solos de campos de cerrado-DF/Brasil. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:11-19.

- Dong, M. e Kroon, H. 1994. Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynidon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos* **70**:99-106.
- Erikson, O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* **55**:231-238.
- Frost, P. G. H. e Robertson, F. 1987. The ecological effects of fire in savannas. In: *Determinants of tropical savannas*. Walker, B. H. (ed.). Biological International IUBS Monograph Series **3**:93-140.
- Gitay, H. e Wilson, J. B. 1995. Post-fire changes in community structure of tall tussock grasslands: a test of alternative models of succession. *Journal of Ecology* **83**:775-782.
- Gleeson, S. e Tilman, D. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* **71**:1144-1155.
- Grime, J. P. 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.
- van Groenendael, J. M.; Klimes, L. Klimesova, J. e Hendriks, R. J. J. 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Phil. Trans. Royal Society* **351**:1331-1339.
- van Groenendael, J. M. 1985. Differences in life histories between two ecotypes of *Plantago lanceolata* L. In: *Studies on plant demography a festschrift*. J. L. Harper e J. White (eds.). Academic Press. London. pp:51-67.
- Harper, J. l. 1985. Modules, branches, and the capture of resources. In: *Population biology and evolution of clonal organisms*, J. B. C. Jackson., L. W. Buss., R. E. Cook (eds.). Yale University Press, London. pp:1-34.

- Hobbs, N. T., Schimel, D. S., Owensby, C. E. e Ojima, D. S. 1991. Fire and grazing in the tallgrass prairie: contingent effects on nitrogen budgets. *Ecology* **72**:1374-1382.
- Hoffman, W. A. 1996. The role of fire in the population dynamics of woody plants of the Brazilian Cerrado. PhD. Thesis. Harvard University, Cambridge MA.
- Huenneke, L. F., Hamburg, S. P., Koide, R., Mooney, H. A. e Vitousek, P. M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* **71**:478-491.
- Inchausti, P. 1995. Competition between perennial grasses in a Neotropical savanna: the effects of fire and of hydric-nutritional stress. *Journal of Ecology* **83**:231-243.
- Jackson, L. L. e Dewald, L. L. 1994. Predicting evolutionary consequences of greater reproductive effort in *Tripsacum dactyloides* a perennial grass. *Ecology* **75**:627-641.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L. e Ward, D. E. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *Journal of Ecology* **82**: 519-531.
- Keeley, J. E. 1992. Recruitment of seedling and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* **73**:1194-1208.
- Kellman, M., Myyanishi, K. e Hiebert, P. 1985. Nutrient retention by savanna ecosystems - II retention after fire. *Journal of Ecology* **73**:953-962.
- Klink, C. A. e Joly, C. A. 1989. Identification and distribution of C3 and C4 grasses in open and shaded habitats in Sao Paulo state, Brazil. *Biotropica* **21**:30-34.
- Klink, C. A. e Solbrig, O.T. 1996. Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do cerrado. In: *Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y*

- sabanas en América Latina*, G. Sarmiento, M. Cabido (eds.) Cytel y Cielat, Venezuela. pp:230-244.
- Klink, C. A. 1996. Germination and seedling establishment of two native and one invading African grass species in the Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* **12**:139-147.
- Kroon, H. e Hutchings, M. J. 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* **83**:143-152.
- McArthur , R. H. e Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, N J.
- McConnaughay, K. D. M. e Bazzaz, F. A. 1990. Interactions among colonizing annuals: is there an effect of gap size? *Ecology* **71**:1941-1951.
- McNaughton, S.J. 1992. Laboratory-simulated grazing: interactive effects of defoliation and canopy closure on Serengeti grasses. *Ecology* **73**:170-182.
- Medina, E. e Silva, J. F. 1991. Savannas of Northern South America: A steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. In: *Savanna Ecology and Management*. Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons. P. A. Werner (ed.) Blakwell Scientific Publications. Oxford. pp:59-70.
- Meirelles, M. L. e Henriques, R. P. 1992. Produção primária líquida em área queimada e não queimada de campo sujo de cerrado (Planaltina-DF). *Acta Botânica Brasileira* **6**:3-14.
- Miao, S. L. e Bazzaz, F. A. 1990. Responses to nutrient pulses of two colonizers requiring different disturbance frequencies. *Ecology* **71**:2166-2178.

- Miao, S. L., Bazzaz, F. A., Primack, R. B. 1991. Effects of maternal nutrient pulse on reproduction of two colonizing *Plantago* species. *Ecology* 72:586-596.
- Miranda, H. S., Rocha e Silva, E. P. e Miranda, A. C. 1996. Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:1-10.
- Monson, R. K. 1989. On the evolutionary pathways resulting in C4 photosynthesis and crassulacean acid metabolism (CAM). In: *Advances in ecological research*. M. Begon; A. H. Fitter; E. D. Ford e A. Macfadyen (eds.), Academic Press, London. 19:57-110.
- Moreira, A. G. 1996. Proteção contra o fogo e seu efeito na distribuição e composição de espécies de cinco fisionomias de cerrado. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:112-121.
- Moreno, J. M. e Oechel, W. C. 1991. Fire intensity effects on germination of shrubs and herbs in southern California chaparral. *Ecology* 72:1993-2004.
- Murakami, E. A. e Klink, C. A. 1996. Efeito do fogo na dinâmica de crescimento e reprodução de *Echinolaena inflexa* (Poiret) Chase (Poacea). In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:53-60.

- O'Connor, T. G. 1991. Local extinction in perennial grasslands: a life-history approach. *The American Naturalist* **173**:753-773.
- Oborny, B. 1994. Growth rules in clonal plants and predictability of the environment: a simulation study. *Journal of Ecology* **82**: 341-351.
- Parron, L. M. 1992. *Dinâmica de crescimento, sobrevivência, produção de sementes, repartição de biomassa aérea e densidade das gramíneas Echinolaena inflexa e Trachipogon filifolius, numa comunidade de campo sujo, com e sem fogo*. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.
- Ramos-Neto, M. B. e Pinheiro Machado, C. 1996. O capim-flexa (*Tristachya leiostachya* Ness) e sua importância na dinâmica do fogo no Parque Nacional das Emas. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:68-75.
- Renvoize, S. A. 1984. The grasses of Bahia.- Royal Botanic Gardens, Kew.
- Rosa, C. M. M. 1990. *Recuperação pós-fogo do estrato rasteiro de um campo sujo de cerrado*. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília.
- Sato, M. N. e Miranda, H. S. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado *sensu stricto* submetidas a diferentes regimes de queima. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:102-111.

- Schimid, B. e Bazzaz, F. A. 1990. Plasticity in plant size and architecture in rhizome-derived vs. seed-derived *Solidago* and *Aster*. *Ecology* **71**:523-535.
- Schimid, B. e Bazzaz, F. A. 1992. Growth responses of rhizomatous plants to fertilizer application and interference. *Oikos* **65**:13-24.
- Silva, G. T., Sato, M. N. e Miranda, H. S. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de cerrado submetido a queimadas prescritas. In: *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. H. S. Miranda; C. H. Saito e B. F. de S. Dias (orgs.). Anais do Simpósio das queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais. 3º Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade de Brasília. pp:93-101.
- Silva, J. F. 1985. Responses of savannas to stress and disturbance: species dynamics. In: *Determinants of tropical savannas*. B. H. Walker (ed.). IUBS Monograph Series No. 3. IRL Press. pp:141-156.
- Silva, J. F. 1996. Fire as a factor influencing the diversity of life forms in Neotropical Savannas. In: *Biodiversidade e produção sustentável de alimentos e fibras nos cerrados*. R. C. Pereira e L. C. B. Nasser (eds.). Anais VIII Simposio sobre o Cerrado. Embrapa-CPAC. pp:6-9.
- Silva, J. F., Raventos, J., Caswell, H. e 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.
- Sokal, R. R. e Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Solbrig, O. T. 1971. The population biology of dandelions. *American Scientist* **59**:686-694.
- Sutherland, W. J. e Stillman, R. A. 1988. The foraging tactics of plants. *Oikos* **52**:239-244.

- Tilman, D. e Wedin, D. 1991a. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology* **72**:1038-1049.
- _____. 1991b. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* **72**:685-700.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* **74**:2179-2191.
- Tremmel, D. C. e Bazzaz, F. A. 1995. Plant architecture and allocation in different neighborhoods: implications for competitive success. *Ecology* **76**: 262-271.
- Vincentini, K R. F. 1993. *Análise palinológica de uma vereda em Cromínia-GO*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília.
- Willson, M. F. 1983. *Plant Reproductive Ecology*. John Wiley e Sons, New York. pp:2-44.
- Wilson, S. D. e Tilman, D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* **72**:1050-1065.
- Wilson, S. D. e Tilman, D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* **74**:599-611.