



# EVIDÊNCIAS EXPERIMENTAIS PARA A ASSOCIAÇÃO ENTRE O NÍVEL DE RELAÇÃO FILOGENÉTICA E A INTENSIDADE DE COMPETIÇÃO ENTRE ESPÉCIES DE GRAMÍNEAS EXÓTICAS E NATIVA

Azevedo, R. C.

Bini, L. M.

Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Ecologia Geral, Campus Samambaia, saída para Nerópolis-km 13, 74001 - 970, Goiânia, Brasil. rodrigocaz@gmail.com

## INTRODUÇÃO

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

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

De forma geral uma espécie pode ser considerada invasora quando encontra - se fora de sua área de ocorrência natural e forma populações abundantes e localmente dominantes, que persistem em sua nova área por muitas gerações (Richardson *et al.*, 2000), causando um declínio na riqueza e abundância de espécies nativas, através da introdução proposital (com intenções econômicas) e / ou acidental (Mack *et al.*, 2000). Considerando as alterações que causa na estrutura de comunidades, o processo de invasões biológicas pode ser utilizado como um modelo capaz de gerar hipóteses testáveis sobre regras de assembléia de comunidades, estruturadas a partir de Modelos Neutros, nos quais os resultados da co - ocorrência das espécies não difere de resultados encontrados ao acaso, pois são ecologicamente equivalentes, ou de Modelos baseados na Teoria do Nicho em que a estrutura filogenética das espécies que co - ocorrem difere do acaso.

Estas diversas abordagens em estudos de invasões biológicas, que de forma geral abordam características dos ambientes e das espécies, têm possibilitado um poder preditivo cada vez maior sobre quais espécies exercerão o maior impacto sobre o ecossistema invadido (Williamson & Fitter,

1996).

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

De acordo com o conceito de inércia filogenética, espécies filogeneticamente relacionadas, como tendência, são mais similares, considerando diferentes características (e.g., morfológicas e de história de vida), do que pares de espécies escolhidas ao acaso. Assim, de acordo com a “hipótese de naturalização” de Charles Darwin (Darwin, 1859), espécies invasoras não se estabeleceriam com sucesso em regiões cujas comunidades nativas fossem dominadas por espécies filogeneticamente relacionadas com as primeiras porque tenderiam a apresentar sobreposição no uso dos recursos.

Alternativamente, espécies invasoras poderiam apresentar maiores probabilidades de sucesso em ambientes cujas comunidades locais fossem compostas preponderantemente por espécies nativas próximas. Neste cenário, nativas e exóticas apresentariam características similares (como esperado por relações de ancestralidade e pela conservação de nicho, Wiens & Grahlan, 2005) e, portanto, seriam capazes de explorar ambientes similares (Strauss *et al.*, 2006). O sucesso da invasão, no entanto, dependeria do conjunto regional de espécies invasoras e de diferenças entre as capacidades competitivas das espécies nativas e exóticas.

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

história de vida ou fisiológicas, e características anatômicas e/ou morfológicas, ou do ecossistema (Baruch & Bilbao, 1999).

Uma abordagem possível em um estudo que objetive compreender os mecanismos que estão por trás dos impactos de espécies invasoras é avaliar habilidades competitivas de espécies exóticas e nativas, já que o processo de invasão biológica tem sido considerado como evidência do forte poder competitivo de espécies invasoras (Pivello *et al.*, 1999).

## OBJETIVOS

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

## MATERIAL E MÉTODOS

As duas espécies exóticas escolhidas, *Panicum maximum* (Jack.) e *Andropogon gayanus* (Kunth.), são nativas do continente Africano e invasoras de pastagens em áreas tropicais da América do Sul. *Paspalum atratum* (Swallen) é nativa da América do Sul e também ocorre em pastagens. Uma hipótese filogenética proposta por Salamin *et al.*, (2002) propõe maior proximidade filogenética entre *Paspalum atratum* e *Panicum maximum*.

O experimento foi conduzido em uma área de campo aberto localizada na área de estufas do Departamento de Biologia Geral do Instituto de Ciências Biológicas da UFG (16° 36' 12" S & 49° 15' 35" O). O clima da área é tropical semi-úmido, com umidade relativa média de 63,8% e temperatura média de 23,3 °C.

Plântulas de mesmo tamanho foram transferidas para baldes plásticos com capacidade para 20 kg de solo, perfurados em sua base para drenar o excesso de água. A seguir foram adicionados 700g de argila expandida em sua base (para facilitar a percolação da água), e, em seguida, preenchido com substrato composto por Latossolo típico de Cerrado (coletado nas imediações das estufas do ICB - UFG Campus II) fertilizado por adubo composto por Nitrogênio-Fósforo-Potássio na proporção 4:30:10, e corrigido seu pH através da adição de 70g de calcário.

Os tratamentos foram montados segundo o desenho experimental Aditivo Linear. Para esse experimento, *P. atratum* foi considerada a espécie focal, ou seja, o objetivo foi o de avaliar a resposta dessa espécie (em termos de ganho de biomassa) em relação ao aumento da densidade de duas espécies associadas, as exóticas *P. maximum* e *A. gayanus*. Neste experimento aditivo, a densidade da espécie focal foi mantida constante (um indivíduo) e as densidades das espécies associadas (exóticas) variaram entre zero (controle) e cinco indivíduos. Foram utilizadas quatro réplicas para cada um dos cinco tratamentos e para o controle de cada

espécie invasora, e oito réplicas para o controle da espécie nativa totalizando, dessa forma, 56 unidades experimentais. As posições das unidades experimentais no campo foram inteiramente casualizadas.

As seguintes variáveis respostas foram mensuradas: - espécie nativa: cada indivíduo foi avaliado quanto à Área Foliar (AF) utilizando um medidor de Área Foliar (Modelo Li - Cor 3000), Massa Seca Aérea Total (MSA), Massa Seca Foliar (MSF) e Massa Seca do Caule (MSC), obtidas após secagem em estufa a 80°C por 24 horas, e pesadas em balança de precisão; - espécie invasora: avaliada a Massa Seca Aérea Total (MSAT) de cada indivíduo de cada espécie, após secagem em estufa (80°C por 24 horas) e posterior pesagem em balança de precisão.

Portanto, uma vez que o experimento foi replicado (para as diferentes densidades das exóticas) uma análise de variância simples (ANOVA) foi utilizada para testar o efeito do aumento da densidade das exóticas (*P. maximum* e *A. gayanus*) sobre a biomassa da espécie nativa (*P. atratum*). No caso de efeitos significativos, o teste a posteriori de Newman - Keuls foi aplicado para verificar quais foram as diferenças detectadas pela ANOVA. O teste de Levene foi utilizado para testar o pressuposto da homogeneidade de variâncias.

## RESULTADOS

Somente *P. maximum* causou um decréscimo significativo na biomassa de diferentes módulos botânicos e na área foliar de *P. atratum* (Massa Seca Aérea:  $F(5,22)=7,18$ ;  $p < 0,01$ ; Massa Seca Foliar:  $F(5,22)= 6,96$ ;  $p < 0,01$ ; Área Foliar:  $F(5,22)=6,21$ ;  $p < 0,01$ ; Massa Seca do Caule:  $F(5,22)=5,96$ ;  $p < 0,01$ ). Em geral, considerando as diferentes variáveis resposta, as magnitudes dos valores de F e, portanto, dos níveis de significância, foram similares. No entanto, de acordo com o teste a posteriori de Newman - Keuls, somente os valores médios do grupo controle (monocultura de *P. atratum*) foram significativamente maiores que àqueles estimados para quando a densidade de *P. maximum* foi maior que zero. Para todas as densidades, os valores de biomassa foliar foram maiores que os valores de biomassa do caule.

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

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

A redução significativa na área foliar de *Paspalum atratum* sugere que os indivíduos analisados responderam com pouca eficiência à competição com *Panicum maximum*. O decréscimo nos valores de massa seca foliar e massa seca do colmo da gramínea nativa também indicam baixa capacidade competitiva desta espécie frente a *Panicum maximum*. Os valores de massa seca aérea total se comportaram de forma similar às variáveis medidas para folhas e colmos. A queda global na estrutura aérea está associada com atividades fisiológicas menos intensas (Knapp & Fahnestock, 1990). A redução no desenvolvimento dos vários órgãos da parte aérea de *Paspalum atratum* na presença de *Panicum maximum* indica que, muito provavelmente, o efeito competitivo observado foi por exploração de luz (interferência competitiva), e está de acordo com outros resultados observados em experimentos sobre competição com gramíneas (Shainsky & Radosevich, 1992).

Embora uma significativa redução tenha sido observada em todas as variáveis respostas na presença de *Panicum maximum*, não foram observadas diferenças significativas nestas variáveis com o aumento da densidade da espécie exótica, consideradas como tratamentos, ou seja, somente os valores médios estimados para o grupo controle (monocultura de *P. atratum*) diferiram significativamente dos demais (com densidade de *P. maximum* maior que zero). Este resultado sugere que a competição intra - específica entre indivíduos de *Panicum maximum* pode ter exercido um papel atenuador sobre a intensidade da competição interespecífica, um fenômeno conhecido como auto - redução (Ramírez & Belot, 2009).

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

A hipótese de naturalização de Darwin (HND) (Darwin, 1859) prediz que espécies exóticas com maior potencial de estabelecer populações persistentes em novas localidades são aquelas que apresentam menores relações filogenéticas com as espécies nativas dessas localidades, uma vez que as magnitudes das interações competitivas entre as espécies (exóticas e nativas) também seriam reduzidas (Strauss *et al.*, 2006). Esta hipótese foi corroborada para invasibilidade de gramíneas, sendo que exóticas filogeneticamente mais distantes das nativas tiveram maior sucesso no estabelecimento e nativas conseguiram prevenir o estabelecimento de exóticas mais próximas, mesmo considerando

níveis taxonômicos mais elevados, como gênero e família (Lockwood *et al.*, 2001).

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

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

Por outro lado, a Hipótese da Atração Filogenética prediz que espécies exóticas com maior potencial para estabelecer populações persistentes em novas localidades serão aquelas filogeneticamente mais próximas às nativas nestas áreas, porque a ocupação ocorreria através da seleção de características comuns de utilização de recursos, imposta por filtros ambientais. De fato, outros estudos indicam maiores taxas de naturalização para espécies de plantas exóticas com gêneros já representados na flora local, provavelmente devido ao compartilhamento de características entre exóticas e nativas, que compensou os efeitos negativos da competição e favoreceu o estabelecimento (Duncan & Williams, 2002). Embora os resultados aqui apresentados possam sugerir que predições sobre espécies potencialmente invasoras podem ser feitas baseadas na Hipótese de Naturalização de Darwin (alertando tomadores de decisão, como gerentes de reservas e parques), há que se considerar que predições baseadas em uma ou outra teoria precisam necessariamente considerar mais do que três espécies, bem como as características do ambiente sujeito à invasão.

## CONCLUSÃO

Pode - se concluir, portanto, que somente *Panicum maximum* foi capaz de impor efeitos significativos sobre *Paspalum atratum* e que a competição intraespecífica entre indivíduos de *Panicum maximum* atenuou o efeito competitivo sobre *Paspalum atratum*, e o mesmo não foi observado para *Andropogon gayanus*.

Os autores agradecem à Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa recebida.

## REFERÊNCIAS

- Anten, N. P. R. & Hirose, T. Interspecific differences in above - ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall - grass meadow. *J. of Ecol.*, 87:583 - 597, 1999.
- Baruch, Z. & Bilbao, B.. Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C4 grasses in a Neotropocal savanna. *Oecol.*, 119:510 - 520, 1999.
- Chadwell, T. B. & Engelhardt, K. A. M. Effects of pre - existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *J. of App. Ecol.*, 45:515 - 523, 2008.
- Darwin, C. *The Origin of Species*. John Murray, London, 1859.
- Diez, J. M., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., Edwards, G., Duncan, R. P.. Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecol. Let.*, 11:674 - 681, 2008.
- Duncan, R. P. & Williams, P. A. Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nat.*, 417:608 - 609, 2002.
- Knapp, A. K. & Fahnestock, J. T. Influence of plant size on the carbon and water relations of *Cucurbita foetidissima* HBK. *Func. Ecol.*, 4:789 - 797, 1990.
- Lockwood, J. L., Simberloff, D., McKinney, M. L., von Holle, B. How many, and which, plants will invade natural areas? *Bio. Inv.*, 3:1 - 8, 2001.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. B. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. App.*, 10:689 - 710, 2000.
- Pivello, V. R., Shida, C. N., Meirelles, S. T. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Bio. and Conserv.*, 8:1281 - 1294, 1999.
- Ramírez, D. A. & Bellot, J. Linking population density and habitat structure to ecophysiological responses in semiarid Spanish steppes. *Pl. Ecol.*, 200:191 - 204, 2009.
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Div. and Distr.*, 6:93 - 107, 2000.
- Salamin, N., Hodkinson, T. R., Savolainen, V. Building Supertrees: An Empirical Assessment Using the Grass Family(Poaceae). *Syst. Bio.*, 51:136-150, 2002.
- Shainsky, L. J. & Radosevich, S. R. Mechanisms of competition between douglas - fir and red alder seedlings. *Ecol.*, 73:30 - 45, 1992.
- Strauss, S. Y., Webb, C. O., Salamin, N. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proc. of the Nat. Acad. of Scs.*, 103:5841 - 5845, 2006.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., Donoghue, M. J. Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.*, 33:475 - 505, 2002.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. of Ecol., Evo. and Syst.*, 36:519 - 539, 2005.
- Williams, D. G., Baruch, Z. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Bio. Inv.*, 2:123 - 140, 2000.
- Williamson, M. & Fitter, A. The varying success of invaders. *Eco.*, 77:1661 - 1666, 1996.