



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - IB
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA - PPGBOT
LINHA DE PESQUISA: Germinação, Fenologia e Crescimento de Plantas do
Cerrado

Cristiele dos Santos Souza

**Estudos Alelopáticos em *Andropogon bicornis* L.
e *Andropogon gayanus* Kunth.**

Orientador: Dr. Fabian Borghetti

Brasília, 26 de maio de 2023



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - IB
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA - PPGBOT

Tese de Doutorado

Cristiele dos Santos Souza

**Estudos Alelopáticos em *Andropogon bicornis* L.
e *Andropogon gayanus* Kunth.**

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Fabian Borghetti

Presidente/PPGBOT UnB

Profa. Dra. Cristiane Silva Ferreira

Membro titular/ PPGBOT UnB

Profa. Dra. Rosana Marta Kolb

Membro titular/ PPG em Biociências Unesp

Prof. Dr. Regildo Márcio Gonçalves da Silva

Membro titular/PPG em Biotecnologia Unesp

Dra. Anabele Stefânia Gomes

Membro Suplente/ IB UnB

Dedico a meu tio que, ao lutar bravamente contra uma doença terminal, me ensinou a ser forte e a jamais desistir dos meus objetivos de vida.

“O desejo é a chave para a motivação, mas são a determinação e o comprometimento com uma perseguição implacável de seu objetivo que vão permitir que você alcance o sucesso que procura”.

Mario Andretti

Agradecimentos

A última etapa da tese, porém, uma das mais importantes.

Importante porque sem as pessoas eu não teria conseguido.

Importante porque sem amigos tudo teria sido mais difícil.

Importante porque muitas vezes eu tive com quem dividir o cansaço promovido pela coleta de material vegetal e de solo. (Mayla, Geovane, Welinton, Joabe e William)

Importante porque tive com quem contar quando adoeci e estava longe da minha família (Anabele e Daianny)

Importante porque tive com quem dividir meus dias de medo, de insatisfação e sensação que não chegaria ao fim. (Daianny, Diego, Anabele, Mayla, Tâmara, Vinícius, Braion)

Importante porque quando eu dizia que não iria conseguir eu tive os que me proporcionaram a calma. (Daianny, Diego, Anabele, Mayla Thayse e Jean)

Importante porque tive um orientador humano e pesquisador admirável. (Fabian)

Importante porque tive um ambiente de pesquisa (laboratório de Termobiologia) cercado de pessoas amáveis e dispostas a ajudar. (Fabian, Dona Odete, Salete, José, Adalgisa e Anabele)

E o mais importante porque eu tive uma família ao meu lado me apoiando e se orgulhando de mim. (Pai, Mãe e irmão)

Ah pessoas! Sem vocês eu não concluiria esse doutorado! O que seria de nós seres humanos sem interações positivas como essas nas nossas vidas?

Levo isso comigo. Precisamos das pessoas! Obrigada por tanto!

Em especial, agradeço a meu tio, que faleceu durante o período do meu doutorado e, no fim da vida, ao lutar contra uma doença terminal, trouxe tantos ensinamentos sobre

a forma de encarar a vida e a busca pelos sonhos e objetivos. Obrigada por me ensinar tanto em meio ao seu sofrimento e na ausência de palavras!

Além das pessoas, agradeço também à Universidade de Brasília e às políticas públicas disponíveis que me permitiram chegar até aqui.

Sumário	
Introdução Geral	9
Objetivos	17
Objetivo geral.....	18
Objetivos específicos	18
Hipóteses	19
Organização/ Contextualização da Tese	20
Referências Bibliográficas	22
Artigo	32
1. Introduction	34
2. Material and Methods.....	36
2.1. Donor species	36
2.2. Native target species.....	37
2.3. Exotic target species.....	38
2.4. Plant material of the donor species and preparation of the substrates.....	39
2.5. Bioassays	42
2.6. Statistical Analyses	43
3. Results	44
3.1. <i>Effects of the donor species on the growth of native target species</i>	44
3.2. <i>Effects of the donor species on the growth of exotic target species</i>	49
4. Discussion	53
4.1. <i>Effects of the donor species on the growth of native target species</i>	53
4.2. <i>Effects of the donor species on the growth of exotic target species</i>	56
5. Conclusions	58
Material suplementar da tese	72
Evidência alelopática das espécies doadoras na cultivada <i>Lactuca sativa</i> var. Grand Rapids TBR.....	72
Cronogramas	77
Cronograma I: Cronograma inicial (antes da pandemia)	77
Cronograma II: Cronograma atualizado em função da realidade pandêmica.....	78
Anexos da tese	79
Anexo I: Artigo produzido dentro do plano de trabalho originalmente proposto e antes de ser modificado em decorrência da pandemia.....	79
Anexo II: Resumo apresentado no 71º Congresso Nacional de Botânica.....	90
Anexo III: Resumo expandido apresentado na 74ª REUNIÃO ANUAL DA SBPC	90

Anexo IV: Artigo resultante da coleta de dados realizada durante o mestrado, escrito durante o período pandêmico e publicado na Revista American Journal of Botany durante o doutorado..... 91

Introdução Geral

Em áreas fragmentadas do Cerrado é comum a ocorrência de espécies de gramíneas exóticas invasoras (Pivello et al. 1999a; Pivello et al. 1999b; Beuchle et al. 2015), principalmente aquelas de origem africana, que foram introduzidas devido à sua alta capacidade de forrageamento (Pivello et al. 1999b). A introdução de espécies exóticas impacta diretamente o potencial de recrutamento de plantas nativas em função de sua alta competitividade (Pivello et al. 1999a; Hoffmann & Haridasan, 2008; D'Antonio et al. 2011; Horowitz et al. 2013). Este impacto negativo pode levar a menor ocorrência de espécies nativas (Pivello, 2011) e interferir na eficácia de projetos de restauração ecológica (Pivello et al. 1999a; Levine et al. 2003; Sampaio et al. 2015). Por outro lado, a utilização de espécies nativas potencialmente alelopáticas (que liberam substâncias químicas no meio), com capacidade de interferir no crescimento de espécies exóticas pode contribuir para a eficiência de um projeto de restauração (Brown et al. 2008; Cummings et al. 2012; Ning et al. 2016).

As espécies exóticas invasoras apresentam alta capacidade de crescimento, grande produção de sementes viáveis, e facilidade para rebrotar, como é o caso da espécie africana *Andropogon gayanus* Kunth. (Sampaio et al. 2015) (Fig. 1). Entretanto, existem espécies nativas ruderais que podem apresentar comportamento semelhante, como por exemplo, a gramínea *Andropogon bicornis* L. (Pastore et al. 2012), que promove rápida cobertura em áreas degradadas de Cerrado (Zanin & Longhi-Wagner, 2001; Pastore et al. 2012) (Fig. 2). As espécies ruderais geralmente possibilitam o início da sucessão ecológica por promover a preparação do solo, tanto em áreas degradadas quanto em áreas nativas, e contribuem para a chegada de espécies consideradas intermediárias (Meiners et al. 2012). Por isso, tem-se despertado o interesse por parte de pesquisadores para o uso de *A. bicornis* na restauração de áreas degradadas do Cerrado (Filgueiras & Fagg, 2008;

Jacobi et al. 2008; Rodrigues et al. 2009; Neri et al. 2011; Sampaio et al. 2015). Nas áreas de ocorrência de *A. bicornis* é notável a redução da gramínea exótica *Melinis minutiflora* P. Beauv., que está presente em áreas não colonizadas por *A. bicornis*, sugerindo a existência de algum tipo de interação entre essas espécies.

Figura 1: Gramínea exótica *Andropogon gayanus* Kunth. em fragmento de Cerrado localizado no Campus Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília-DF (15° 16' 48.15" S, 49° 47' 50.81" W).





Figura 2: Fragmento de Cerrado localizado no município de Rubiataba-GO (15° 10' 18.77" S, 49° 48' 14.31" W) dominado pela gramínea nativa *Andropogon bicornis* L.

As plantas podem interagir com seus vizinhos por vários caminhos, entre eles a competição e a alelopatia (Fernandez et al. 2016). Conforme Szczepanski (1977), competição refere-se à influência causada por organismos que promovem a redução ou retirada de recursos no ambiente, o que limita o desenvolvimento de outros organismos. Já na alelopatia, organismos da comunidade têm o crescimento e/ou desenvolvimento prejudicados ou estimulados, devido à liberação e adição de substâncias químicas no ambiente por outros indivíduos (Rice, 1984; Ferreira, 2004; Pires & Oliveira, 2011).

A competição e a alelopatia são fenômenos ecológicos que dificilmente podem ser avaliados de maneira isolada em condições de campo (Inderjit & Moral, 1997; Oliveira, 2009; Reigosa et al. 2013). A competição de recursos, por exemplo, pode intensificar a resposta alelopática de uma planta sobre outra, evidenciando que o ambiente competitivo pode influenciar no nível em que as plantas induzem determinada relação alelopática (Blum, 1999; Uesugi et al. 2019). Desta forma, experimentos em laboratório

representam ferramentas importantes para investigações alelopáticas iniciais (Reigosa et al. 2013) e exclusão dos efeitos da competição, mas, para manter as condições mais próximas das naturais, alguns aspectos devem ser considerados (ver mais abaixo).

As substâncias químicas liberadas nas relações alelopáticas são compostos secundários denominados aleloquímicos (Pires & Oliveira, 2011). De modo geral, todas as partes das plantas podem conter compostos secundários com atividade alelopática (Souza Filho & Alves, 2002). Eles podem ser encontrados em folhas (Noor et al. 1995; Alves et al. 2002; Tefera, 2002; Allem et al. 2014; Lopes et al. 2018), caules, raízes (Alves et al. 2002; Tefera, 2002), flores (Tefera, 2002), sementes (Kato-Noguchi & Tanaka, 2004), frutos (Alves et al. 2002) e cascas (Alves et al. 2002; Kato-Noguchi & Tanaka, 2004), mas sua repartição não é igualitária (Alves et al. 2002) e sofre variação em relação a qualidade e quantidade nas distintas partes da planta, no espaço e no tempo (Harbone, 1972). Em estudos de alelopatia, comumente tem-se utilizado folhas e raízes (Wandscheer & Pastorini, 2008; Gatti et al. 2010; Moosavi et al. 2011; Lopes et al. 2018), pois representam a principal fonte de compostos que afetam o sistema radicular das espécies alvo (Wu et al. 2009).

Os meios de liberação diferem entre as espécies (Friedman, 1995), mas, no geral, são liberados pelas plantas doadoras por meio da lixiviação, volatilização, decomposição da matéria orgânica (Souza Filho & Alves, 2002) e/ou exsudação (Souza Filho & Alves, 2002; Hierro & Callaway, 2003). Eles podem ser absorvidos pelas espécies alvo através das raízes ou ainda pela epiderme foliar (Souza Filho & Alves, 2002).

Os aleloquímicos podem promover alterações em processos fisiológicos e bioquímicos que levam ao comprometimento do crescimento e desenvolvimento das plantas (Gniazdowska & Bogatek, 2005). A germinação de sementes também pode ser afetada por aleloquímicos (Lopes et al. 2018; Aguilar-Franco, 2019), contudo, os efeitos

dos tratamentos com aleloquímicos, no geral, interferem menos na germinação das sementes das espécies-alvo do que no crescimento inicial (Ferreira, 2004; Reigosa et al. 2013). O estágio de plântula tem se mostrado uma etapa crítica do desenvolvimento devido à sua alta sensibilidade (Fenner, 2000; Adkins et al. 2007). Em plantas do Cerrado, os aleloquímicos de espécies doadoras têm afetado tanto o crescimento da parte aérea quanto da parte radicular de plântulas alvo (Allem et al. 2014; Lopes et al. 2018).

Os efeitos alelopáticos tendem a ser mais fortes entre plantas que não apresentam histórico de coevolução (Reigosa et al. 1999) do que entre as que coexistem a mais tempo (Callaway & Ridenour, 2004). Hierro & Callaway (2021) explicam que isso se deve ao reconhecimento bioquímico existente entre espécies que já coexistiram ou coexistem há algum tempo. De maneira contrária, as plantas que não coexistiram geralmente não reconhecem as substâncias produzidas pela espécie vizinha. Por isso, aleloquímicos liberados por espécies nativas tendem a resultar em maiores efeitos em espécies exóticas, e espécies exóticas tendem a ser mais prejudiciais às espécies nativas (Cummings et al. 2012; Ning et al. 2016).

A teoria de novas armas “*Novel Weapon Hypothesis*” (NWH), proposta por Callaway & Ridenour (2004), explica que isto ocorre devido aos aleloquímicos produzidos serem desconhecidos pelas espécies que não compartilham sua história evolutiva. Assim, aleloquímicos produzidos por espécies exóticas podem favorecer a invasão em ambientes novos, sem impactar plantas vizinhas em seu ambiente de origem (Hierro & Callaway, 2003). Por outro lado, plantas nativas podem usar as “novas armas” em resposta ao aparecimento de espécies exóticas, possibilitando a resistência da comunidade nativa a invasões – “*Homeland Security Hypothesis*” (Cummings et al. 2012). Tal comportamento já foi observado para algumas espécies nativas do Cerrado (Allem et al. 2014; Lopes et al. 2018).

O Cerrado, considerado um *hotspot* de biodiversidade mundial (Myers et al. 2000), é caracterizado por formações florestais, savânicas e campestres que se concentram principalmente na porção central do país (Ribeiro & Walter, 2008), onde representa o segundo maior bioma em extensão cobrindo cerca de 25% do território brasileiro (Klink & Machado, 2005; Silva et al. 2008). Apesar da ocorrência deste mosaico de vegetação, o Cerrado é constituído principalmente por savanas, representando a de maior extensão da América do Sul (Eiten, 1972) e a mais diversificada do mundo (Ratter et al. 2003).

Nas savanas do Cerrado, a família Poaceae é uma das mais representativas (Bourlière & Hadley, 1983; Tannus & Assis, 2004; Munhoz & Felfili, 2006), e nesses ambientes, as espécies graminosas desempenham diversos benefícios ecológicos (Filgueiras, 1986), como a rápida cobertura do solo (Arrieta & Ortiz, 2009). Algumas espécies ainda apresentam potencial para recuperar áreas degradadas, devido à sua grande produção de sementes com altas taxas de germinação (Aires et al. 2013), e para o forrageamento da vida silvestre (Filgueiras, 1992). Ademais, podem ofertar biomassa combustível (Kauffman et al. 1994; Miranda et al. 2002) que favorece a ocorrência de queimadas naturais em ecossistemas suscetíveis ao fogo – *fire prone ecosystems* (Klink & Solbrig, 1996; Dos Santos et al. 2021). Espécies ocorrentes nos ambientes suscetíveis ao fogo, como savanas, tendem a apresentar alta produção de aleloquímicos (Williamson et al. 1992), o que está associado a redução da produção de biomassa nas proximidades da planta doadora ou como consequência das injúrias causadas nas plantas queimadas (Williamson et al. 1992; Aktepe & Küçük, 2021).

Englobado na família Poaceae, encontra-se o gênero *Andropogon* que é constituído por espécies distribuídas principalmente na África e América tropical (Clayton & Renvoize, 1982). A maior diversidade do continente americano é encontrada

no Brasil, especialmente no Cerrado (Zanin & Longhi-Wagner, 2006). No Brasil, existem 34 espécies pertencentes ao gênero *Andropogon*, as quais se distribuem por vários tipos de formações vegetais no país, incluindo ambientes antropizados. A exemplo, pode-se citar a espécie exótica *A. gayanus* e a nativa *A. bicornis* (Zannin, 2020).

A. gayanus é uma das espécies exóticas mais dominantes em áreas em processo de restauração (Liaffa, 2020), e *A. bicornis* é citada entre as espécies com potencial para a restauração de áreas degradadas no Cerrado, devido a seu rápido crescimento e capacidade de colonizar ambientes perturbados (Filgueiras & Fagg 2008; Rodrigues et al. 2009; Jacobi et al. 2008; Neri et al. 2011; Sampaio et al. 2015). Em função da ocorrência de *A. gayanus* em áreas sob restauração e do uso de *A. bicornis* para essa finalidade, torna-se importante avaliar potenciais propriedades alelopáticas dessas espécies. Além disso, deve-se considerar espécies coexistentes para fortalecer o entendimento das relações alelopáticas em ambientes naturais (Inderjit & Callaway, 2003), por isso, selecionou-se como espécies alvo nativas aquelas que também estão presentes em áreas de restauração do Cerrado, como *Andropogon fastigiatus* Sw. (capim rabo-de-burro) (Rodrigues et al. 2009; Zanin & Longhi-Wagner 2011; Pellizzaro et al. 2017) e a arbustiva *Lepidaploa aurea* (Mart. ex DC.) H. Rob. (Pellizzaro, 2016; Lopes et al. 2018). O uso de *A. fastigiatus* também possibilita avaliar a resposta alelopática em função do histórico evolutivo com as espécies doadoras. Os aleloquímicos de plantas tendem a promover menores impactos em seus pares congêneros, devido à exposição histórica comum aos aleloquímicos (Thiébaud et al. 2019).

Para incrementar o entendimento das relações alelopáticas, utilizou-se também como espécies alvo, gramíneas não originárias do Cerrado: *M. minutiflora* e *Stapfochloa elata* (Desv.) P.M. Peterson, que possibilitam a comparação da resposta alelopática em função da proximidade biogeográfica. *S. elata* tem origem biogeográfica mais próxima

das espécies alvo do que *M. minutiflora* e, por isso, em teoria, estaria coexistindo a mais tempo com elas. O maior tempo de coexistência entre espécies permite maior reconhecimento bioquímico de substâncias produzidas (Hierro & Callaway, 2021), além do desenvolvimento de defesas químicas (Callaway & Ridenour, 2004).

Estudos *in situ* relataram que *A. gayanus* libera de suas raízes inibidores alelopáticos da nitrificação, o que suprime a atividade de bactérias que oxidam a amônia (Lata et al. 2004; Subbarao et al. 2007, 2012), o que pode influenciar no crescimento e/ou desenvolvimento de espécies vizinhas. Contudo, até o momento, não há trabalhos experimentais que evidenciem a influência direta de *A. gayanus* em outras espécies por meio da liberação de aleloquímicos. Para plântulas de *A. bicornis* isso foi evidenciado por meio de experimentos laboratoriais com extratos aquosos de folhas, caules e raízes, a produção de aleloquímicos (Lima et al. 2017). Contudo, vale ressaltar que a evidência fitotóxica em condições de laboratório nem sempre condiz com a capacidade alelopática em condições naturais, já que podem superestimar o efeito das substâncias que, após liberadas no solo, pode ser menor do que o observado em laboratório (Inderjit & Nilsen, 2003). Isso ocorre porque os microorganismos presentes no solo podem transformar os aleloquímicos, promovendo redução na intensidade de seus efeitos (Chen, 1992; Li et al. 2017). Ademais, os aleloquímicos liberados podem alterar as propriedades do solo, afetando a composição e diversidade de sua microbiota (Liu et al. 2018). Assim, o solo, por ser a região de interação radicular da planta, deve ser considerado nos experimentos de investigação de potencial alelopático (Inderjit & Callaway, 2003). Seu uso pode promover respostas mais próximas do que ocorre em campo e representar as reais concentrações de substâncias bioativas no ambiente ao redor das espécies alelopáticas (Reigosa et al. 2013).

Os estudos de avaliação de potencial alelopático devem considerar as condições mais próximas do ambiente natural, por isso os estudos *in situ* são os mais recomendados. Entretanto, em campo, é difícil separar os efeitos de aleloquímicos de outras relações ecológicas e fatores ambientais (Ferreira, 2004; Inderjit & Nilsen, 2003; Reigosa et al. 2013). Devido a isso, metodologias experimentais semi-naturais em que se utiliza o material vegetal fragmentando, que representa uma forma de liberação de aleloquímicos por meio da lixiviação e decomposição (Souza et al., 2007; Pina et al., 2009; Allem et al., 2014), associado ao uso do solo que envolve o sistema radicular da planta doadora no campo (Calaway & Aschehoug, 2000, Cummings et al. 2012), tem sido determinadas para melhor representar as condições de campo. O material vegetal caído e lixiviado influencia no pH do solo, na condutividade elétrica, na disponibilidade de matéria orgânica e nutrientes que afetam principalmente o crescimento de espécies alvo, o que evidencia que o material vegetal e o solo são alguns dos fatores determinantes do potencial alelopático (Batish et al. 2002; Hassan et al. 2014).

Diante do exposto, esta tese tem como objetivo investigar os efeitos alelopáticos de folhas e raízes de *A. bicornis* e *A. gayanus*, adicionados ao solo, em duas espécies nativas do Cerrado, a graminosa *A. fastigiatus* e a arbustiva *L. aurea*, e em duas espécies não originárias do Cerrado, *M. minutiflora* e *S. elata*. Adicionalmente, testou-se os efeitos na espécie cultivada, *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR. (alface), considerada modelo em estudos de alelopatia (Ferreira, 2004; Tigre et al. 2012).

Objetivos

Objetivo geral

- Avaliar o potencial alelopático de lixiviados de folhas e raízes de duas espécies de gramíneas congênicas (*A. bicornis* e *A. gayanus*) ocorrentes em áreas em restauração do Cerrado.

Objetivos específicos

- Investigar o potencial alelopático de folhas e raízes de *A. bicornis* e *A. gayanus* adicionados ao solo.
- Verificar alterações nos padrões de crescimento inicial (crescimento e biomassa da parte aérea e radicular, número de folhas e raízes) das espécies alvo desencadeadas pela adição de folhas e raízes no solo.
- Relacionar as respostas alelopáticas com o histórico evolutivo entre as espécies.

Hipóteses

Baseado na hipótese de seguridade do ambiente - *Homeland Security Hypothesis* (Cummings et al. 2012), a espécie doadora nativa (*A. bicornis*) não deverá afetar o crescimento inicial de plântulas de *L. aurea* e *A. fastigiatus* (espécies alvo nativas), mas deverá promover maiores impactos no crescimento inicial de *M. minutiflora* e *S. elata* (espécies alvo não originárias do Cerrado), principalmente daquela de origem biogeográfica mais distante (*M. minutiflora*) do que na de origem mais próxima (*S. elata*), com quem estaria coexistindo a mais tempo.

De modo contrário, baseado na hipótese de novas armas - *Weapon Hypothesis* Callaway & Ridenour (2004), a espécie doadora exótica (*A. gyanus*) deverá promover maior inibição no crescimento inicial de *L. aurea* e *A. fastigiatus* (espécies alvo nativas) do que em *M. minutiflora* e *S. elata* (espécies alvo não originárias do Cerrado). Entre as espécies alvo nativas, os menores efeitos deverão ser notados entre *A. gyanus* e *A. fastigiatus* que são espécies congênicas.

Organização/ Contextualização da Tese

O doutorado se inicia com uma proposta de estudar germinação e crescimento inicial de espécies nativas, mas devido à pandemia e restrições de acesso à universidade a proposta foi bastante alterada para viabilizar sua execução. Assim, o primeiro artigo publicado (Anexo 1) é decorrente das ideias do projeto inicialmente proposto, e o segundo artigo (submetido, corpo da tese) é decorrente do projeto efetivamente conduzido durante o período pandêmico.

No primeiro ano de doutorado (2019), o projeto foi apresentado e os experimentos iniciados. Parte desses experimentos foi realizada durante a disciplina de Ecofisiologia da Germinação, o que resultou em um artigo sobre germinação de sementes nativas do Cerrado publicado em colaboração com outros alunos do programa de Pós Graduação em Botânica (Anexo I).

No entanto, no ano seguinte (2020), o ápice da pandemia promoveu o fechamento dos laboratórios, o que inviabilizou e comprometeu o tempo de execução dos experimentos ainda necessários para o desenvolvimento do projeto inicial. Diante desse cenário, e sem perspectivas de retorno do funcionamento dos laboratórios, a preocupação com prazos desencadeou um senso de observação do novo laboratório disponível (própria casa). Com isso, a partir de uma ida casual ao campo, observou-se que *A. bicornis*, uma das espécies doadoras utilizadas neste estudo, apresenta um comportamento semelhante ao de exóticas (descritos na introdução geral), o que foi o gatilho para iniciar a elaboração de um novo projeto de pesquisa que ainda fosse exequível no período restante.

Dessa forma, foi necessária a escrita e execução de um novo projeto que atendesse às condições disponíveis naquele momento, por isso, buscou-se avaliar o potencial alelopático de espécies nativas do Cerrado. Os dados resultantes dessa pesquisa foram

apresentados neste trabalho como forma de artigo, o qual foi submetido em periódico científico, e comporá um dos manuscritos produzidos durante o período de doutorado. A tese conta também com o material suplementar, que compreende dados não incluídos no artigo, e anexos da tese, que incluem publicações já realizadas e participações em eventos científicos.

Referências Bibliográficas

- Adkins, S. W., Navie, S. C., & Ashmore, S. (2007). *Seeds: biology, development and ecology*. Cambridge: CAB International, 496 p.
- Aguilar-Franco, Z. M., Flores-Palacios, A., Flores-Morales, A., Perea-Arango, I., de Jesús Arellano-García, J., & Valencia-Díaz, S. (2019). Density-dependent effect of allelopathy on germination and seedling emergence in two *Ipomoea* species. *Revista Chilena de Historia Natural*, 92(1), 1-9.
- Aires, S. S., Sato, M. N., & Miranda, H. S. (2013). Seed characterization and direct sowing of native grass species as a management tool. *Grass and Forage Science*, 69(3), 470-478.
- Aktepe, N., & Küçük, O. (2021). Allelopathic mechanisms in fire-prone ecosystems. *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology*, 9(6), 1100-1105.
- Allem, L. N., Gomes, A. S., & Borghetti, F. (2014). Pequi leaves incorporated into the soil reduce the initial growth of cultivated, invasive and native species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86(4), 1761-1768.
- Alves, S. M., Arruda, M. S. P., & Souza Filho, A. P. S. (2002). *Biossíntese e distribuição de substâncias alelopáticas*. In: Souza Filho, A. P., & Alves, S. M. (eds.). *Alelopatia: princípios básicos e aspectos gerais*. Belém: Embrapa Amazônia oriental, pp 70-102.
- Arrieta, Y. H., & Cortés Ortiz, A. (2009). Diversity of the grasses from Durango, Mexico. *Polibotánica*, (28), 49-68.
- Batish, D. R., Singh, H. P., Pandher, J. K., Arora, V., & Kohli, R. K. (2002). Phytotoxic effect of *Parthenium* residues on the selected soil properties and growth of chickpea and radish. *Weed Biology and Management*, 2(2), 73-78.

- Beuchle, R., Grecchi, R. C., Shimabukuro, Y. E., Seliger, R., Eva, H. D., Sano, E., & Achard, F. (2015). Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography*, 58, 116-127.
- Blum, U. (1999). *Designing laboratory plant debris-soil bioassays: some reflections*. In: Inderjit, K. Dakshini, & Foy, C. (eds.). *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. Boca Raton: CRC Press, pp. 17-23.
- Bourlière, F., & Hadley, M. (1983). *Present-day savannas: an overview. Ecosystems of the world*. Holanda: Elsevier Science and Technology.
- Brown, C. S., Anderson, V. J., Claassen, V. P., Stannard, M. E., Wilson, L. M., Atkinson, S. Y., Bromberg, J. E., Grant, T. A., & Munis, M. D. (2008). Restoration ecology and invasive plants in the semiarid west. *Invasive Plant Science and Management*, 1(4), 399-413.
- Callaway, R. M., & Aschehoug, E. T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290(5491), 521-523.
- Callaway, R. M., & Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), 436-443.
- Chen, I. (1992). *A conceptual framework for assessing allelochemicals in soil environment*. In: Rizvi, S. J., & Rizvi, V. (eds.). *Allelopathy: Basic and applied Aspects*. Londres: Capman & Hall, pp. 21-29.
- Clayton, W. D., & Renvoize, S. A. (1982). *Gramineae. Flora of Tropical East Africa*. Rotterdam: Balkema, 767-782.
- Cummings, J. A., Parker, I. M., & Gilbert, G. S. (2012). Allelopathy: a tool for weed management in forest restoration. *Plant Ecology*, 213(12), 1975-1989.

- D'Antonio, C. M., Hughes, R. F., & Tunison, J. T. (2011). Long-term impacts of invasive grasses and subsequent fire in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecological Applications*, 21(5), 1617-1628.
- Dos Santos, A. C., da Rocha Montenegro, S., Ferreira, M. C., Barradas, A. C. S., & Schmidt, I. B. (2021). Managing fires in a changing world: Fuel and weather determine fire behavior and safety in the neotropical savannas. *Journal of Environmental Management*, 289(17), 112508.
- Eiten, G. (1972). The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, 38(2), 201-341.
- Fenner, M. (Ed.). (2000). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Cambridge: Cambridge University Press, 320 p.
- Fernandez, C., Monnier, Y., Santonja, M., Gallet, C., Weston, L. A., Prévosto, B., Bousquet-Mélou, A. (2016). The impact of competition and allelopathy on the trade-off between plant defense and growth in two contrasting tree species. *Frontiers in Plant Science*, 7, 594.
- Ferreira, A. G. (2004). Interferência: competição e alelopatia. *Germinação: do básico ao aplicado*. Porto Alegre: Artmed, 251-262.
- Filgueiras, T. S. (1986). O conceito de fruto em gramíneas e seu uso na taxonomia da família. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 21(2), 93-100.
- Filgueiras, T. S. (1992). Gramíneas forrageiras nativas no Distrito Federal, Brasil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 27(8), 1103-1111.
- Filgueiras, T. S., & Fagg, C. W. (2008). Gramíneas nativas para a recuperação de áreas degradadas no cerrado. *Bases para a recuperação de áreas degradadas na Bacia do São Francisco*. Brasília, EdUnB, 89-108.
- Gatti, A. B., Ferreira, A. G., Arduin, M., & Perez, S. C. G. de A. (2010). Allelopathic effects of aqueous extracts of *Artistolochia esperanzae* O. Kuntze on development

- of *Sesamun indicum* L. seedlings. *Acta Botanica Brasilica*, 24(2), 454-466.
- Gniazdowska, A., & Bogatek, R. (2005). Allelopathic interactions between plants. Multisite action of allelochemicals. *Acta Physiologiae Plantarum*, 27(3), 395-407.
- Harbone, J. B. (1972). *Phytochemical ecology. Annual Proceedings of the Phytochemical Society Nr. 8. 272 Seiten*. London: Academic Press, 247-248.
- Hassan, M. O., Gomaa, N. H., Fahmy, G. M., González, L., Hammouda, O., & Atteya, A. M. (2014). Influence of *Sonchus oleraceus* L. Residue on soil properties and growth of some plants. *Philippine Agricultural Scientist*, 97(4), 368-376.
- Hierro, J. L., & Callaway, R. M. (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256(1), 29-39.
- Hierro, J. L., & Callaway, R. M. (2021). The Ecological Importance of Allelopathy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 52, 25-45.
- Hoffmann, W. A., & Haridasan, M. (2008). The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, 33(1), 29-36.
- Horowitz, C., Martins, C. R., & Walter, B. M. T. (2013). Flora exótica no Parque Nacional de Brasília: levantamento e classificação das espécies. *Biodiversidade Brasileira-BioBrasil*, 3(2), 50-73.
- Inderjit, D. A., & Callaway, R. M. (2003). Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant Soil*, 256(1), 1-11.
- Inderjit, & Moral, R. Del. (1997). Is separating resource competition from allelopathy realistic? *The Botanical Review*, 63(3), 221-230.
- Inderjit, & Nilsen, E. T. (2003). Bioassays and field studies for allelopathy in terrestrial plants: progress and problems. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 22, 221-238.
- Jacobi, C. M., Carmo, F. F. D., & Vincent, R. D. C. (2008). Estudo fitossociológico de uma comunidade vegetal sobre canga como subsídio para a reabilitação de áreas

- mineradas no Quadrilátero Ferrífero, MG. *Revista Árvore*, 32(2), 345-353.
- Kato-Noguchi, H., & Tanaka, Y. (2004). Allelopathic potential of *Citrus junos* fruit waste from food processing industry. *Bioresource Technology*, 94(2), 211-214.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L., & Ward, D. E. (1994). Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. *Journal of Ecology*, 82(3), 519-531.
- Klink, C. A., & Solbrig, O. T. (1996). *Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do Cerrado*. In: Sarmiento G, & Cabido M (eds). Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas en América Latina. Venezuela: Cytel y Cielat, pp 231-244.
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, 1(1), 147-155.
- Lata, J. C., Degrange, V., Raynaud, X., Maron, P. A., Lensi, R., & Abbadie, L. (2004). Grass populations control nitrification in savanna soils. *Functional Ecology*, 18(4), 605-11.
- Levine, J. M., Vila, M., Antonio, C. M. D., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1517), 775-781.
- Li, Y. P., Feng, Y. L., Kang, Z. L., Zheng, Y. L., Zhang, J. L., & Chen, Y. J. (2017). Changes in soil microbial communities due to biological invasions can reduce allelopathic effects. *Journal of Applied Ecology*, 54(5), 1281-1290.
- Liaffa, A. B. S. (2020). *Restauração ecológica no cerrado: intenso preparo de solo e alta densidade de semeadura não eliminam a necessidade de erradicação de gramíneas exóticas invasoras*. Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília. Brasília, Brasil.
- Lima, J. P. De., Felito, R. A. Rocha, A. M. Da., Ferreira, A. C. T., Yamashita, O. M., &

- Carvalho, M. A. C. De. (2017). Preliminary studies with *Andropogon bicornis* aimed at their use in the development of biological herbicide. *Espacios*, 38(22), 16-24.
- Liu, J., Yan, Z., Li, X., Jin, H., Yang, X., Xie, M., Su, & Quin, B. (2018). Characterization of allelochemicals from the rhizosphere soil of *Pinellia ternate* (Thunb.) and their inhibition activity on protective enzymes. *Applied Soil Ecology*, 125, 301-306.
- Lopes, P. G., Oliveira, S. C. C., Salles, K. A., Sampaio, A. B., & Schmidt, I. B. (2018). Allelopathy of a native shrub can help control invasive grasses at sites under ecological restoration in a Neotropical savanna. *Plant Ecology & Diversity*, 11(4), 527-538.
- Meiners, S. J., Kong, C. H., Ladwig, L. M., Pisula, N. L., & Lang, K. A. (2012). Developing an ecological context for allelopathy. *Plant Ecology*, 213, 1861-1867.
- Miranda, H. S., Bustamante, M. M., & Miranda, A. C. (2002). *The Fire Factor*. In: Oliveira, P. S., & Marquis, R. J. (eds). The cerrados of Brazil. New York: Columbia University Press, pp 51-68.
- Moosavi, A., Tavakkol Afshari, R., Asadi, A., & Gharineh, M. H. (2011). Allelopathic effects of aqueous extract of leaf, stem and root of *Sorghum bicolor* on seed germination and seedling growth of *Vigna radiata* L. *Notulae Scientia Biologicae*, 3(2), 114-118.
- Munhoz, C. B. R., & Felfili, J. M. (2006). Fitosociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 20(3), 671-685.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca G. A. B. Da., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature*, 403, 853-858.
- Neri, A. V., Soares, M. P., Meira Neto, J. A. A., & Dias, L. E. (2011). Cerrado species with potential for recovery of degraded areas for gold mining, Paracatu-MG. *Revista*

Árvore, 35(4), 907-918.

Ning, L., Yu, F. H., & van Kleunen, M. (2016). Allelopathy of a native grassland community as a potential mechanism of resistance against invasion by introduced plants. *Biological Invasions*, 18(12), 3481-3493.

Noor, M., Salam, U., & Khan, M. A. (1995). Allelopathic effects of *Prosopis juliflora* Swartz. *Journal of Arid Environments*, 31(1), 83-90.

Oliveira, S. C. C. (2009). *Estudo alelopático de espécies do gênero Solanum do Distrito Federal*. Tese apresentada ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da saúde da Universidade Federal de São Carlos. São Paulo, Brasil.

Pastore, M., Rodrigues, R. S., Simão-Bianchini, R., & Filgueiras, T. S. (2012). *Plantas exóticas invasoras na Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, Santo André-SP: guia de campo*. Instituto de Botânica.

Pellizzaro, K. F. (2016). *Restauração ecológica por meio de semeadura direta no Cerrado: avaliando espécies de diferentes formas de vida e densidades de plantio*. Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília. Brasília, Brasil.

Pellizzaro, K. F., Cordeiro, A. O. O., Alves, M., Motta, C. P., Rezende, G. M., Silva, R. R. P., Ribeiro, J. F., Sampaio, A. B., Vieira, D. L. M., & Schmidt, I. B. (2017). "Cerrado" Restoration by Direct Seeding: Field Establishment and Initial Growth of 75 Trees, Shrubs and Grass Species. *Brazilian Journal of Botany*, 40(3), 681-693.

Pires, N. de M., & Oliveira, V. R. (2011). *Alelopatia*. In: Oliveira Junior, R. S., Constantin J., & Inoue, M. H. (eds). *Biologia e manejo de plantas daninhas*. Curitiba: Omnipax, pp 95-124.

Pivello, V. R. (2011). *Invasões biológicas no cerrado brasileiro: efeitos da introdução*

- de espécies exóticas sobre a biodiversidade*. *Ecologia. info* 33. pp 1-21.
- Pivello, V. R., Carvalho, V. M. C., Lopes, P. F., Peccinini, A. A., & Rosso, S. (1999b). "Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*, 31(1), 71-82.
- Pivello, V. R., Shida, C. N., & Meirelles, S. T. (1999a). Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, 8(9), 1281-1294.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F. & Bridgewater, S. (2003). Analysis of the floristic composition of the brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, 60(1), 57-109.
- Reigosa, M. J., Sánchez-Moreiras, A., González, L. (1999). Ecophysiological approaches to allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18, 577-608.
- Reigosa, M., Gomes, A. S., Ferreira, A. G., & Borghetti, F. (2013). Allelopathic research in Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(4), 629-646.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). *As principais fitofisionomias do bioma Cerrado*. In: Sano, S. M., & Almeida, S. P. (eds). *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, pp 151-212.
- Rice, E. L. (1984). *Allelopathy*. New York: Academic Press.
- Rodrigues, R. R., Lima, R. A., Gandolfi, S., & Nave, A. G. (2009). On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 142(6), 1242-1251.
- Sampaio, A. B., Vieira, D. L. M., Cordeiro, A. D. O., Aquino, F. D. G., Sousa, A. D. P., de Albuquerque, L. B., ... & Ogata, R. (2015). *Guia de restauração do Cerrado: semeadura direta*. Brasília: Embrapa Cerrados-Livro técnico (INFOTECA-E). 40p.
- Sánchez, D. C. (2002). *Optimización de bioensayos alelopáticos. Aplicación en la búsqueda de herbicidas naturales*. Tese de doutorado em Ciências Químicas da

Universidad de Cádiz. Puerto Real, Espanha.

- Silva, A. M., Assad, E. D., & Evangelista, B. A. (2008). *Caracterização Climática do Bioma Cerrado. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado*. In: Sano, S. M., Almeida, S. P. de., & Ribeiro, J. F. (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, pp. 69-88.
- Souza Filho, A. P. S., & Alves, S. M. (2002). *Mecanismos de ação dos agentes alelopáticos*. In: Souza Filho, A. P. S., Alves, S. M. (eds.). *Alelopatia: princípios básicos e aspectos gerais*. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, pp. 131-154.
- Subbarao, G. V., Sahrawat, K. L., Nakahara, K., Ishikawa, T., Kishii, M., Rao, I., Hash, C. T., George, T. S., Srinivasa Rao, P., Nardi, P., Bonnett, D. G., Berry, W., Suenaga, K. & Lata, J.C. (2012). Biological nitrification inhibition-a novel strategy to regulate nitrification in agricultural systems. *Advances in Agronomy*, 114(1), 249-301.
- Szczepanski, A. J. (1977). Allelopathy as a means of biological control of water weeds. *Aquatic Botany*, 3, 193-197.
- Tannus, J. L. S., & Assis, M. A. (2004). Composição de espécies vasculares de campos sujos e wet grasslands em área de Cerrado, Itirapina - SP, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 27(3), 489-506.
- Tefera, T. (2002). Allelopathic effects of *Parthenium hysterophorus* extracts on seed germination and seedling growth of *Eragrostis tef*. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 188(5), 306-310.
- Thiébaud, G., Tarayre, M., & Rodríguez-Pérez, H. (2019). Allelopathic effects of native versus invasive plants on one major invader. *Frontiers in Plant Science*, 10, 854.
- Tigre, R. C., Silva, N. H., Santos, M. G., Honda, N. K., Falcão, E. P. S., & Pereira, E. C. (2012). Allelopathic and bioherbicidal potential of *Cladonia verticillaris* on the germination and growth of *Lactuca sativa*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*,

84, 125-132.

- Uesugi, A. Johnson, R., & Kessler, A. (2019). Context-depend Context-dependent induction of allelopathy in plants under competition. *Oikos*, 128(10), 1492-1502.
- Wandscheer, A. C. D., & Pastorini, L. H. (2008). "Allelopathic interference of *Raphanus raphanistrum* L. on the germination of *Lactuca sativa* L. and *Solanum lycopersicon* L." *Ciência Rural*, 38(4), 949-953.
- Williamson, G. B., Richardson, D. R., & Fischer, N. H. (1992). *Allelopathic mechanism in fire-prone communities*. In: Rizvi, S. J. H., Rizvi, V. (eds.). *Allelopathy Basic and applied aspects*. Dordrecht: Springer, pp 59-75.
- Wu, A. P., Yu, H. Gao, S. Q., Huang, Z. Y., He, W. M., Miao, S. L., Dong, M. (2009). Differential belowground allelopathic effects of leaf and root of *Mikania micrantha*. *Trees*, 23, 11-17.
- Zanin, A. (2001). *Revisão de Andropogon L. (Poaceae-Panicoideae-Andropogoneae) no Brasil*. Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- Zanin, A., & Longhi-Wagner, H. M. (2006). Sinopse do gênero *Andropogon* L. (Poaceae-Andropogoneae) no Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 29(2), 289-299.
- Zanin, A., & Longhi-Wagner, H. M. (2011). Revision of *Andropogon* (Poaceae-Andropogoneae) from Brazil. *Rodriguésia*, 62(1), 171-202.
- Zannin, A. (2020). *Andropogon in Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB12955>>. Acesso em: 02 abr. 2021.

Artigo

Hipóteses alelopáticas revisitadas: interações entre espécies nativas e exóticas no Cerrado brasileiro

Resumo

A invasão bem sucedida de espécies exóticas pode estar relacionada às suas propriedades alelopáticas, que podem atuar dificultando o recrutamento de espécies nativas (hipótese de novas armas). De fato, as espécies nativas também podem produzir aleloquímicos prejudiciais a espécies exóticas, contribuindo assim com a resistência da comunidade à invasão (hipótese de segurança interna). *Andropogon bicornis* é uma gramínea nativa de ampla ocorrência em áreas nativas e degradadas do Cerrado e empregada na restauração ecológica. Sua congênica *A. gayanus* é uma gramínea africana que invadiu savanas nativas e degradadas do Cerrado. O presente estudo avaliou os efeitos alelopáticos de *A. gayanus* e *A. bicornis* sobre o crescimento inicial de duas espécies nativas (*A. fastigiatus* e *Lepidaploa aurea*) e duas espécies exóticas (*Melinis minutiflora* e *Stapfochloa elata*) de ampla ocorrência em diversas fisionomias do Cerrado. Folhas ou raízes das espécies doadoras (*Andropogon*) foram misturadas com amostras de solo coletadas nas mesmas áreas onde interagem espontaneamente com suas espécies-alvo nas proporções de 0,75, 1,5 e 3% (serapilheira/volume de solo). Descobrimos que a exótica *A. gayanus* inibiu o crescimento de todas as espécies-alvo, corroborando a hipótese de novas armas. A nativa *A. bicornis* estimulou o crescimento das duas espécies nativas e de *S. elata*, mas inibiu o crescimento da exótica *M. minutiflora*, corroborando assim a hipótese de segurança interna. Nossos estudos indicam que a alelopatia pode contribuir com o sucesso da invasão do Cerrado por *A. gayanus*. Por outro lado, aleloquímicos produzidos por *A. bicornis* inibiram o crescimento de *M. minutiflora*, sugerindo que *A. bicornis* pode ajudar a controlar a propagação desta gramínea exótica. Conclui-se que a alelopatia pode representar um componente importante das interações entre espécies nativas e exóticas, e que as propriedades alelopáticas das espécies nativas podem ser consideradas no controle de espécies exóticas espalhadas por áreas nativas e degradadas do Cerrado.

Palavras-chave: Alelopatia, crescimento, gramíneas invasoras, interação entre plantas, serapilheira, Cerrado

Allelopathic hypotheses revisited: the interactions between native and exotic species in the Brazilian savanna.

Cristiele dos Santos Souza^a, Gabriel Marins^b, Isabela Fernanda Leite Gomes Camargo^a, Larissa Boaz de Lima^a, Anabele Stefânia Gomes^a, Fabian Borghetti^{a*}

^a Universidade de Brasília, Departamento de Botânica, Laboratório de Termobiologia L.G. Labouriau, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Asa Norte, s/nº, CEP 70919-970, Brasília, DF, Brazil.

^b Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Insetos, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Asa Norte, s/nº, CEP 70919-970, Brasília, DF, Brazil.

*E-mail address: borghetti.fabian@gmail.com (F. Borghetti).

Abstract

The successful invasion of exotic species might be related to their allelopathic properties, which could hamper the recruitment of native species (novel weapon hypothesis). Also, native species might produce allelochemicals harmful to exotic species, thereby contributing with community resistance to invasion (homeland security hypothesis). *Andropogon bicornis* is a native grass of wide occurrence over savannas of the Cerrado biome in Brazil and employed in ecological restoration. Its congeneric *A. gayanus* is an African grass that has invaded native and degraded areas within this biome. The present study assessed the allelopathic potential of *A. gayanus* and *A. bicornis* on the initial growth of two native (*A. fastigiatus* and *Lepidaploa aurea*) and two exotic species (*Melinis minutiflora* and *Stapfochloa elata*) of wide occurrence over the Cerrado. Leaves or roots of the donor (*Andropogon*) species were each mixed with soil samples collected in the same areas where they spontaneously co-occur with their target species at ratios of 0.75, 1.5 and 3% (litter/soil volume). We found that the exotic *A. gayanus* inhibited the growth of all target species, what agrees with the novel weapon hypothesis. The native *A. bicornis* stimulated the growth of the two native species and *S. elata* but inhibited the growth of the exotic *M. minutiflora*, in line with the homeland security hypothesis. Our studies suggest that allelopathy might have a part in the invasive process of *A. gayanus*. On the other hand, the allelopathic potential of *A. bicornis* inhibited the growth of *M. minutiflora*, suggesting that *A. bicornis* might help to control the spread of this exotic grass. We conclude that allelopathy might be involved in the interactions between native and exotic species and be properly used in controlling the spread of exotic species over native and degraded areas of the Cerrado.

Keywords: Allelopathy, growth, invasive grass, plant interaction, plant litter, savanna

1. Introduction

Invasions by exotic species have disrupted native vegetation and compromised global biodiversity (Vilà et al., 2011; Linders et al., 2019). In particular, neotropical savannas have been largely invaded by African grasses (Pivello et al., 1999a; Pivello et al., 1999b; Barbosa et al., 2008; Lannes et al., 2012). Currently, more than 44% of native areas of the Cerrado biome (the Brazilian savanna) have been replaced by African grass species (Mapbiomas, 2022). Invasive species can interfere with soil microbiota, fire regimes (D'Antonio and Vitousek, 1992), nutrient cycling (Gaertner et al., 2014) and recruitment of native species (Hoffmann and Haridasan, 2008; Almeida-Neto et al., 2010). The effects of invasive species on plant recruitment and growth can reduce native species' distribution (Velazco et al., 2019) and even eradicate them from their original areas (Martins et al., 2017; Thomas et al., 2018), resulting in ecological imbalances due to changes in the structure and composition of the community (Pivello et al., 1999a; Hoffmann and Haridasan, 2008; D'Antonio et al., 2011; Lorenzo et al., 2012; Horowitz et al., 2013; Sharma et al., 2017).

Studies suggested that allelopathy might play a part in successful invasion by exotic species (Callaway and Aschehoug, 2000; Callaway and Ridenour, 2004; Del Fabbro et al., 2014). Allelopathy is a phenomenon that involves the release of chemical compounds (allelochemicals) by donor plants, which can positively or negatively influence the growth and development of neighbors, also referred as target species (Rice, 1984; Pires and Oliveira, 2011). Allelochemicals can be released into the environment via leaching from shoot, root exudation, and decomposing plant material (Rice, 1984; Djurdjević et al., 2011; Hassan et al., 2014).

The susceptibility of the target species to allelochemicals might be linked to their shared evolutionary history (Callaway and Ridenour, 2004; Cummings et al., 2012;

Thiébaud et al. 2019). Species with the same evolutionary history tend to be less susceptible to their own allelochemicals (Callaway and Ridenour, 2004) than those that evolved in different geographical regions (Reigosa et al., 1999).

Due to the lack of mechanisms of defense against unknown chemical compounds, the allelochemicals of invading species tend to have a greater, usually negative effect on species occurring in the invaded region than on species with which they coexist in their region of origin (Hierro and Callaway, 2021). This relationship led to the concept of the *novel weapons hypothesis* (Callaway and Ridenour, 2004). According to the hypothesis, species that coexist or have previously coexisted develop greater tolerance to allelochemicals produced by each other than species that have no historic of coexistence (Hierro and Callaway, 2021).

On the other hand, native species might adapt themselves to the invaders by producing allelochemicals (Callaway et al., 2005; Goergen et al., 2011; Inderjit et al., 2011; Cummings et al. 2012), and these adaptations might increase the resistance of native to exotic species as a function of the time since invasion (Inderjit et al., 2011). This relationship led to the concept of the *homeland security hypothesis*. According to this hypothesis, exotic species would be sensitive to allelochemicals produced by native species, what would reduce the growth and impacts of invasive species on natural communities (Cummings et al., 2012). Consequently, allelopathic effects are expected to be milder between plant species that have a long period of coexistence than between species which coexistence resulted from invasion (Callaway and Aschehoug, 2000; Callaway and Ridenour, 2004; Cummings et al., 2012; Del Fabbro et al., 2014; Ning et al. 2016).

The present study investigated the allelopathic potential of leaves and roots of two congeners, the exotic *A. gayanus* and the native *A. bicornis* on the initial growth of two

native (*Andropogon fastigiatus* Sw. and *Lepidaploa aurea* (Mart. Ex DC.) H. Rob.) and two exotic species (*Melinis minutiflora* P. Beauv. and *Stapfochloa elata* (Desv.) P.M. Peterson) of wide distribution in the Cerrado. We investigated: (1) Whether the two exotic target species are more sensitive to phytotoxic compounds produced by the native *A. bicornis* than to those produced by the exotic *A. gayanus*; (2) Whether the two native target species are less sensitive to phytotoxic compound produced by the native *A. bicornis* than to those produced by the exotic *A. gayanus*.

2. Material and Methods

2.1. Donor species

Andropogon gayanus Kunth. (locally known as gamba grass) is one of the most common African species in the Cerrado (Sampaio and Schmidt, 2013). It was introduced into the region as forage in the 1980s (Zanin and Longhi-Wagner, 2011), has fruits year-round (Thomas and Andrade, 1984) with around 604 ± 81 seeds per inflorescence and presents a high dispersal capacity (Musso et al., 2019), which may have contributed to its broad distribution across different environments. Due to its adaptation to drought and acidic soil (Thomas and Andrade, 1984), this species also invades areas under ecological restoration and usually compromises restoration processes (Sampaio et al., 2015; Liaffa, 2020).

Individuals of *A. gayanus* were shown to produce a considerably high biomass (Thomas and Andrade, 1984), reduce native species richness (Flores et al., 2005), affect soil seed bank dynamics and increase fire intensity (Marinho and Miranda, 2013). The impacts of this exotic grass on ecosystem dynamics and its rapid spread over conservation units (Sampaio and Schmidt, 2013) suggest that this species might benefit from some species-specific attribute that contributes with its invasion process. In the light of the

novel weapons hypothesis (Callaway and Ridenour, 2004), allelopathy could be behind its impacts on the dynamics of native vegetation.

On the other hand, allelochemicals produced by native species might in some way control the spread of exotic invaders, thus allowing native communities to resist invasions (Cummings et al., 2012). This possibility finds strong evidences in studies with native species (Cummings et al., 2012; Hou et al., 2012; Ning et al., 2016), including those from the Cerrado (Allem et al., 2014; Lopes et al., 2018; Grossi et al., 2021). As such, and in the light of the homeland security hypothesis (Cummings et al., 2012), it might be relevant to check whether native donor species exhibit greater allelopathic potential against exotic than against natives.

Andropogon bicornis L. (commonly known as donkey's tail grass) is a ruderal species native to the Cerrado (Pastore et al., 2012) that typically occurs at sites under early stages of succession and can rapidly cover degraded areas (Zanin and Longhi-Wagner, 2011). The rapid growth and ability to colonize disturbed areas point *A. bicornis* as suitable for using in restoration programs conducted in Cerrado physiognomies (Filgueiras and Fagg, 2008; Jacobi et al., 2008; Rodrigues et al., 2009; Neri et al., 2011; Sampaio et al., 2015).

2.2. Native target species

Andropogon fastigiatus (Poaceae) is a native species of considerable distribution over the Cerrado (Zanin and Longhi-Wagner, 2011). Its rapid growth and high survival rate promote ~30% soil coverage within one year after planting, what contributes with the establishment of other native species, such as *Aristida riparia* Trin, *Lepidaploa aurea* and *Schizachyrium sanguineum* (Retz.) Alston (Pellizzaro et al., 2017). *Andropogon fastigiatus* also colonizes disturbed areas, typically along roadsides, where it can form

dense populations (Zanin and Longhi-Wagner, 2011). Seeds of *A. fastigiatus* were collected in the municipality of Alto Paraíso de Goiás (14° 10' 11.4" S 47° 51' 34.7" W), in January 2020, and kept under dry storage in paper bags for one year at a temperature of 18/28 °C in a dark room at the Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, DF.

Lepidaploa aurea is a native, ruderal subshrub of the Asteraceae family (Lorenzi, 2008), which presents rapid growth and ability to colonize degraded areas (Farias et al. 2002). Seeds of *L. aurea* were collected in native Cerrado fragments at the Darcy Ribeiro Campus of the University of Brasília (15° 16' 48.15" S, 49° 47' 50.81" W), in July 2021 and were rapidly used in the experiments.

2.3. Exotic target species

Stapfochloa elata (synonyms: *Chloris elata* Desv., *C. dandyana* C.D. Adams and *C. polydactyla* (L.) Sw.) (Pereira and Barreto, 1985) is a native grass from an indigenous reserve in Colombia (Brazilian Biodiversity Information System, 2021). Firstly cited in 1788 by Swartz (Pereira and Barreto, 1985), this species is frequently found along roadsides and open areas, and is well adapted to nutrient-poor soils, such as those of the Cerrado (Carvalho et al., 2005). Generally associated with secondary vegetation (Pereira and Barreto, 1985), this species flowers almost all year-round (Kissmann and Groth, 1997) and produces more than 90,000 seeds per plant, which are easily carried by the wind (Brighenti et al., 2007). Due to its efficient reproductive capacity, *S. elata* has been recognized as a weed in sugarcane (Carvalho et al., 2005) and citrus fruit crops (Villela et al. 2021). Seeds were collected from anthropized areas in the municipality of Rubiataba, GO (15° 10' 18.77" S, 49° 48' 14.31" W), in February 2021, and immediately used in the experiments.

Melinis minutiflora was introduced accidentally in Brazil in the 19th century via the slave trade (Filgueiras, 1990), and is currently one of the most common African grasses in the Cerrado (Hoffmann et al., 2004; Durigan et al., 2007). Its fast spread over the Cerrado has caused a sharp decline in its biodiversity (Durigan et al., 2007) and changed the fire dynamics of this biome (Hoffmann et al., 2004). This species can disperse over 81,000 seeds per square meter of soil (Durigan et al., 2007), and the seeds present a considerably high viability and germination rate (Martins et al., 2009; Aires et al., 2014). Seeds were also collected from anthropized areas in the municipality of Rubiataba.

2.4. Plant material of the donor species and preparation of the substrates

Leaves and roots of the native *A. bicornis* were collected from at least ten individuals randomly selected from five different populations occurring in the municipality of Rubiataba (15° 10' 18.77" S, 49° 48' 14.31" W), in an area formerly used for raising livestock. Leaves and roots of the exotic *A. gayanus* were collected from at least ten individuals randomly selected from five different populations occurring in an anthropized area of Cerrado in the University of Brasília campus (15° 16' 48.15" S, 49° 47' 50.81" W). Leaves and roots of both donor species were collected during the rainy season between November 2020 and January 2021. To simulate and speed the natural drying and decomposing of the plant material in the field, the leaves and roots of each species were dried in an oven at 60°C for 72 h (Lopes, 2016). After, the plant material was separately chopped into 3 to 5cm fragments to ease their incorporation into the soil samples taken from the same areas where the donor and target species spontaneously occur (see table 1). Soil was collected from the base of the donor plant to avoid possible allelochemicals from other plants. Before mixing, the soil of each site (see below) was

sieved and dried at 18/28°C for 72 hours before use, reaching around 56% of moisture.

These procedures followed the methodology as described in Allem et al. (2014).

Table 1. Analysis of soil samples collected in the experimental areas. Results of the analysis of soils sampled in the collection area of the native donor *Andropogon bicornis* L. (municipality of Rubiataba, Goiás - 15° 10' 18.77" S, 49° 48' 14.31" W) and of the exotic donor *Andropogon gayanus* Kunth. (Darcy Ribeiro Campus of the University of Brasília - 15° 46' 29.5" S, 47° 52' 6.9" W).

Variable	Soil sampling site	
	Native	Exotic
pH	5.3	6.3
Organic matter	1.7 dag/Kg	1.4 dag/Kg
C	1 dag/Kg	0.8 dag/Kg
P	1.9 mg/dm ³	0.5 mg/dm ³
K	36.5 mg/dm ³	42.9 mg/dm ³
S	1 mg/dm ³	2.3 mg/dm ³
Ca	1.6 c/dm ³	3.1 c/dm ³
Mg	0.5 c/dm ³	0.2 c/dm ³
Al	0.4 c/dm ³	<0.1 c/dm ³
N	0.1 %	0.05 %
B	0.13 mg/dm ³	0.17 mg/dm ³
Cu	1.3 mg/dm ³	0.6 mg/dm ³
Fe	394 mg/dm ³	54 mg/dm ³
Mn	29.3 mg/dm ³	6.8 mg/dm ³
Zn	1.57 mg/dm ³	2.45 mg/dm ³
Sand	49.8 %	55.2 %

Silt	30.2 %	11.4 %
Clay	20 %	33.4 %

Fifteen soil samples were collected from each of the two sites under study. The soil samples were collected at random but covering much of each site from a depth between 0-10cm with the aid of a hoe. These samples were separately homogenized per site and stored for up to five days in a thermic container at low temperature. Five samples of 250g from each site were sent for soil analysis (*Centro de Tecnologia Agrícola e Ambiental, Campo Análises*) following standard procedures for soil analysis (Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2005).

We decided to collect soil samples from the same sites where donor and target species spontaneously co-occur due to the importance of considering the interaction of the donor plant, in particular its rhizosphere, with the soil microbiota (Lorenzo et al., 2013).

The leaves and roots of the donor species were separately incorporated into the soil at ratios of 0.75, 1.5 and 3%. These ratios were calculated according to the amount of litter produced by each donor species per month per square meter of soil. For the exotic donor (*A. gyanus*) the amount of plant litter produced is between 81.7 and 229 grams per square meter (Thomas and Asakawa, 1993). For the native donor (*A. bicornis*) the absence of this information in literature prompted us to check for it under field conditions. For that, between August-September 2020 ten adult individuals were randomly selected in the same experimental area and any plant material fallen around them was gently removed; as well, the soil surrounding each individual was cleaned from debris. One

month later, the litter produced in 1 square meter surrounding each individual were taken and dried in an oven at 60°C for 72 h. Based on the amounts recorded, we estimated a production of litter between 82 and 164 grams per square meter.

So, assuming a soil depth of 1 cm, where most of seedling roots are located during their initial establishment, a soil volume of 0.01m³ (1m² × 0.01m, or 10 L) would be directly influenced by the plant litter. Considering that 1 L of red latosol (the most typical soil type of the Cerrado) weighs approximately 1.090 Kg (Allem et al., 2014), the percentage of plant material per unit of soil volume would be between 0.75 and 1.5 %. The treatment of 3% was also included in order to assess the eventual effect of accumulated litter on seedling growth. The experiments were all conducted at the *Laboratório de Termobiologia L.G. Labouriau* of the University of Brasilia, Federal District, Brazil.

2.5. Bioassays

The mixtures of plant material and soil at different proportions (0.75, 1.5 and 3%) were separately conditioned in 200 mL plastic flasks. The controls consisted of seedlings planted in plastic flasks containing only soil as substrate (0%). Seeds of the target species were previously germinated in Petri dishes lined with filter paper and moistened with distilled water in incubators (Eletrolab EL202/3LED) set to provide a temperature regime of 17/27°C (night/day) under a 12-hour photoperiod (white light). After a few days, seedlings of each target species were selected by uniformity of size (around 1cm) and randomly distributed among the flasks (filled with the mixtures, or only with soil) in order to homogenize seedling sizes for the growth experiment. Three seedlings of each target species (pseudo-replicates) were separately planted in each of ten plastic flasks (replicates) per each combination of target species x donor species x treatment.

The seedling growth experiment was conducted in the same incubator and under the same parameters of germination experiment as described above. The flasks were irrigated daily with 10 mL of distilled water to keep the substrates wet during the experimental period. This experiment was carried out for 13 days, except for *L. aurea*, whose slower growth required 18 days to reach comparable sizes (see below). At the end of the experiments, the shoot and root length of the target plants were measured using a digital pachymeter (Mitutoyo). Additionally, the number of leaves and lateral roots were counted for each seedling, and 15 seedlings from each experiment were randomly chosen to determine total dry biomass. The 15 seedlings used to determine total dry biomass were randomly selected from 5 flasks. Considering that seedling growth in each control was inherently different because they were constituted by combinations of different species (target species) grown in different substrates (soil origin), and in order to make the results comparable between each other the seedlings growth parameters in each treatment were thus relativized in relation to their respective controls, according to Ribeiro and Borghetti (2013).

Thus, the percent of inhibition or promotion of seedling growth in each of the treatments in respect to their respective controls was calculated according to the equation:

$$\% \text{ inhibition/promotion} = (XT * 100/ XC) - 100$$

Where, XT is the average growth in the treatment and XC is the average growth in the control.

2.6. Statistical Analyses

Generalized linear mixed models (GLMMs) were used to compare the growth parameters of the target species, with the following predictive variables: donor species (exotic or native), treatments (roots or leaves) and ratios (0, 0.75, 1.5, 3%); and the

response variables: shoot and root growth, total dry biomass, number of leaves and lateral roots.

For the analysis the results of the pseudo-replicates were averaged within each replicate, and replicates were included as random effect in the models. Analyses were performed in R software, **version 4.1.3** (R Core Team, 2022) using the following packages: glue, tidyverse, readxl, carData, car, MASS, lsmeans, LMERConvenienceFunctions, lme4, multcomp, outliers, MuMIn, lmerTest, TMB, glmmTMB, performance, patchwork and see.

3. Results

3.1. Effects of the donor species on the growth of native target species

Treatments prepared with roots of the native donor (*A. bicornis*) promoted shoot growth in *A. fastigiatus* between 20 and 31% ($P < 0.05$, table 2, Fig. 1a), but those prepared with leaves inhibited root growth between 22 and 29% (Fig. 1a). These same treatments had no significant effect on the growth of *L. aurea* seedlings (table 2, Fig. 1b).

Table 2. Statistical analysis of growth parameters. Generalized linear mixed models (GLMMs) testing the influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor) incorporated into the soil on the shoot and root growth, total biomass and number of leaves and roots of the native target species *Andropogon fastigiatus* Sw. and *Lepidaploa aurea* (Mart. Ex DC.) H. Rob.

Target species	Variable	Treatment	NATIVE DONOR		EXOTIC DONOR	
			Estimative ± SE	p-value	Estimative ± SE	p-value
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	Shoots	0.75%	0.6 ± 0.05	0.2	-0.1 ± 0.05	<0.01
		1.5%	0.12 ± 0.05	<0.05	-0.2 ± 0.05	<0.001
		3%	-0.07 ± 0.05	0.1	-0.1 ± 0.05	<0.05
		Plant part	0.2 ± 0.3	<0.001	-0.007 ± 0.04	0.8
	Roots	0.75%	-0.1 ± 0.05	<0.01	-0.2 ± 0.06	<0.001
		1.5%	-0.1 ± 0.05	<0.05	-0.2 ± 0.06	<0.001
		3%	-0.2 ± 0.05	<0.001	-0.2 ± 0.06	<0.001
		Plant part	-0.1 ± 0.04	<0.01	-0.05 ± 0.04	0.1
	Total biomass	0.75%	-0.1 ± 0.04	<0.01	-0.06 ± 0.04	0.1
		1.5%	-0.7 ± 0.04	0.08	-0.1 ± 0.04	<0.05
		3%	-0.11 ± 0.04	<0.01	0.01 ± 0.04	0.8
		Plant part	0.06 ± 0.03	0.052	0.01 ± 0.03	0.7
	Leaves	0.75%	0.06 ± 0.1	0.5	-0.09 ± 0.76	1
		1.5%	0.07 ± 0.1	0.5	-0.25 ± 0.75	0.8
		3%	-0.01 ± 0.1	0.8	-0.001 ± 0.76	0.9
		Plant part	0.09 ± 0.1	0.2	0.08 ± 0.11	0.7
	Lateral roots	0.75%	0.3 ± 0.2	0.1	-0.04 ± 0.4	1
		1.5%	0.5 ± 0.2	<0.01	-0.7 ± 0.4	0.5
		3%	0.2 ± 0.2	0.2	0.6 ± 0.4	0.4
		Plant part	0.8 ± 0.1	<0.001	-0.3 ± 0.6	0.08
<i>Lepidaploa aurea</i> (Mart. Ex DC.) H. Rob.	Shoots	0.75%	0.9 ± 0.02	0.2	-0.1 ± 0.02	<0.001
		1.5%	-0.03 ± 0.03	0.2	-0.1 ± 0.02	<0.001
		3%	0.03 ± 0.03	0.8	-0.2 ± 0.02	<0.001
		Plant part	0.01 ± 0.02	0.4	-0.08 ± 0.02	<0.001
	Roots	0.75%	0.9 ± 0.05	0.5	-0.2 ± 0.04	<0.001
		1.5%	0.04 ± 0.06	0.8	-0.3 ± 0.04	<0.001
		3%	-0.01 ± 0.06	0.4	-0.4 ± 0.04	<0.001
		Plant part	0.07 ± 0.04	0.1	-0.08 ± 0.03	<0.01
	Total biomass	0.75%	0.05 ± 0.07	0.4	-0.05 ± 0.03	0.1
		1.5%	0.06 ± 0.07	0.4	-0.2 ± 0.03	<0.001
		3%	0.03 ± 0.07	0.6	-0.3 ± 0.03	<0.001
		Plant part	0.05 ± 0.05	0.2	-0.08 ± 0.02	<0.01
	Leaves	0.75%	-0.08 ± 0.1	0.4	-0.1 ± 0.1	0.2
		1.5%	0.09 ± 0.1	0.3	-0.1 ± 0.1	0.8
		3%	0.05 ± 0.1	0.6	-0.1 ± 0.1	0.9
		Plant part	-0.04 ± 0.07	0.5	-0.2 ± 0.07	<0.01
	Lateral roots	0.75%	0.2 ± 0.3	0.4	1.6 ± 0.4	<0.001
		1.5%	0.6 ± 0.2	<0.05	1.9 ± 0.4	<0.001
		3%	0.2 ± 0.3	0.4	1.7 ± 0.4	<0.001
		Plant part	0.2 ± 0.2	0.2	-0.7 ± 0.2	<0.001

Note: Confidence level: 0.95.

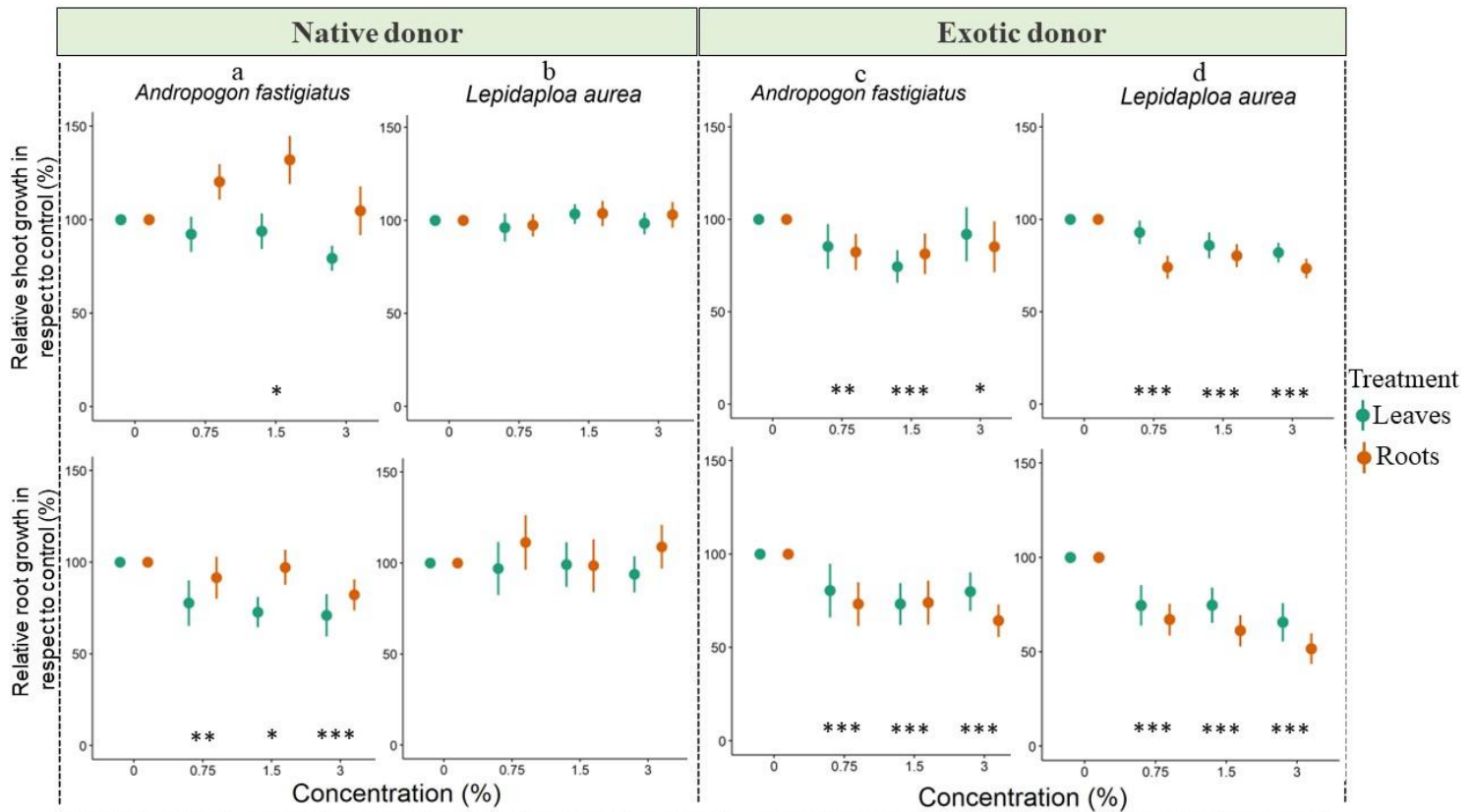


Fig. 1. Relative growth of native species. Influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor - a, b) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor - c, d) incorporated into the soil on the shoot and root growth of the native target species *Andropogon fastigiatus* Sw. and *Lepidaploa aurea* (Mart. ex DC.) H. Rob. Seedlings were grown for 13 days (except *L. aurea* which was grown for 18 days) at a temperature regime of 17/27°C (night/day) under a 12-hour photoperiod (white light). Level of significance (probability) of the effects of treatments in respect to control: * significant at 5%; ** significant at 1%; *** significant at 0.1%. Data not marked with asterisks are not significant. GLMMs (Confidence level: 0.95).

Treatments prepared with leaves of the exotic donor (*A. gayanus*) reduced the shoot and root growth of *A. fastigiatus* seedlings between 8 and 25%, and 19 and 26%, respectively (Fig. 1c). These same treatments reduced shoot and root growth of *L. aurea* seedlings between 7 and 17%, and 25 and 34%, respectively (Fig. 1d). Treatments prepared with roots of the exotic donor also inhibited shoot and root growth of *A. fastigiatus* between 14 and 18%, and between 26 and 35%, respectively (Fig. 1c). These same treatments reduced shoot and root growth of *L. aurea* seedlings between 19 and 26%, and between 32 and 48%, respectively ($P < 0.001$, table 2, Fig. 1d). In general,

treatments prepared with roots of the exotic donor were more harmful to seedling growth of native species than those prepared with roots of the native donor (Fig. 1).

Treatments prepared with leaves of the native donor decreased total biomass of *A. fastigiatus* seedlings between 15 and 21% ($P < 0.01$, table 2, Fig. 2a), but had no effect on total biomass of *L. aurea* (Fig. 2b); leaves and roots of the exotic donor reduced biomass of *A. fastigiatus* seedlings between 10 and 20%, and between 6 and 16%, respectively ($P < 0.05$, table 2, Fig. 2c) and of *L. aurea* seedlings between 27 and 31%, and between 15 and 40% respectively ($P < 0.001$, table 2, Fig. 2d). For the exotic donor, treatments prepared with roots were slightly more harmful to seedling growth than those prepared with shoots ($P < 0.01$, table 2, Fig. 2d).

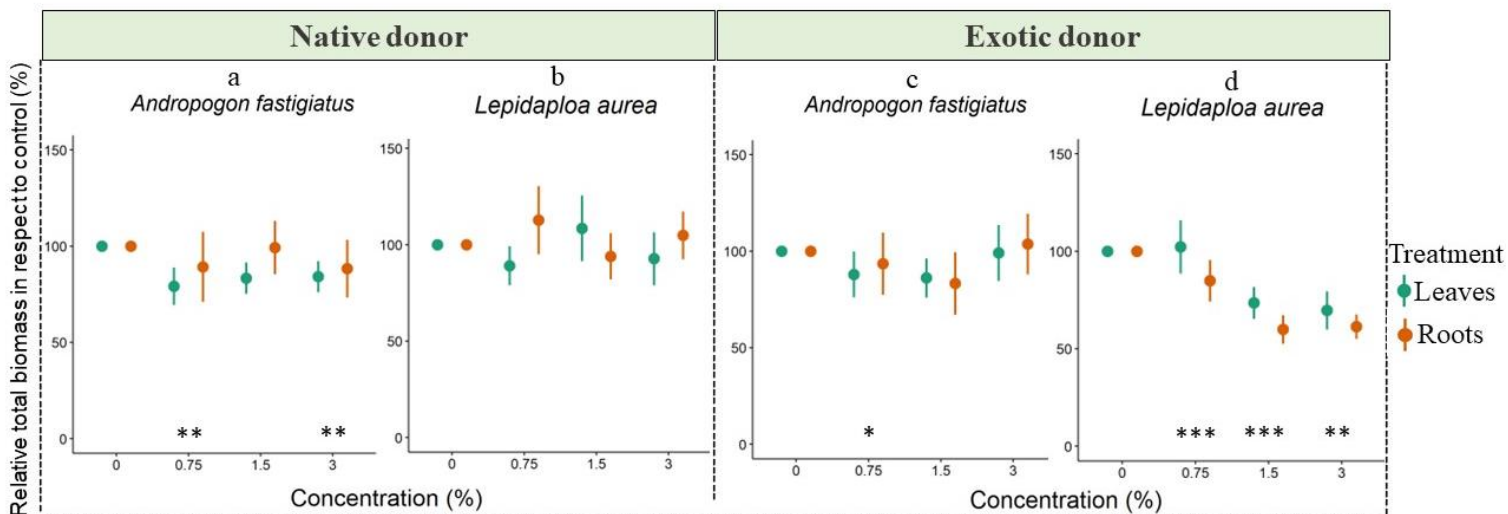


Fig. 2. Biomass incorporation of native seedlings. Influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor - a, b) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor - c, d) incorporated into the soil on the total biomass of the target native species *Andropogon fastigiatus* Sw. and *Lepidaploa aurea* (Mart. Ex DC.) H. Rob. Seedlings were grown for 13 days (except *L. aurea* which was grown for 18 days) at a temperature regime of 17/27°C (night/day) under a 12-hour photoperiod (white light). Level of significance (probability) of the effects of treatments in respect to control: * significant at 5%; ** significant at 1%; *** significant at 0.1%. Data not marked with asterisks are not significant. GLMMs (Confidence level: 0.95).

Treatments prepared with leaves and roots of the native donor did not affect the number of leaves but increased the number of lateral roots of *A. fastigiatus* ($P < 0.01$, table 2, Fig. 3a) and *L. aurea* seedlings ($P < 0.05$, table 2, Fig. 3b). Treatments prepared with leaves and roots of the exotic species did not affect the number of leaves and lateral roots of *A. fastigiatus* (table 2, Fig. 3c), however, they reduced the number of leaves ($P < 0.01$), and increased the number of lateral roots of *L. aurea* ($P < 0.001$, table 2, Fig. 3d).

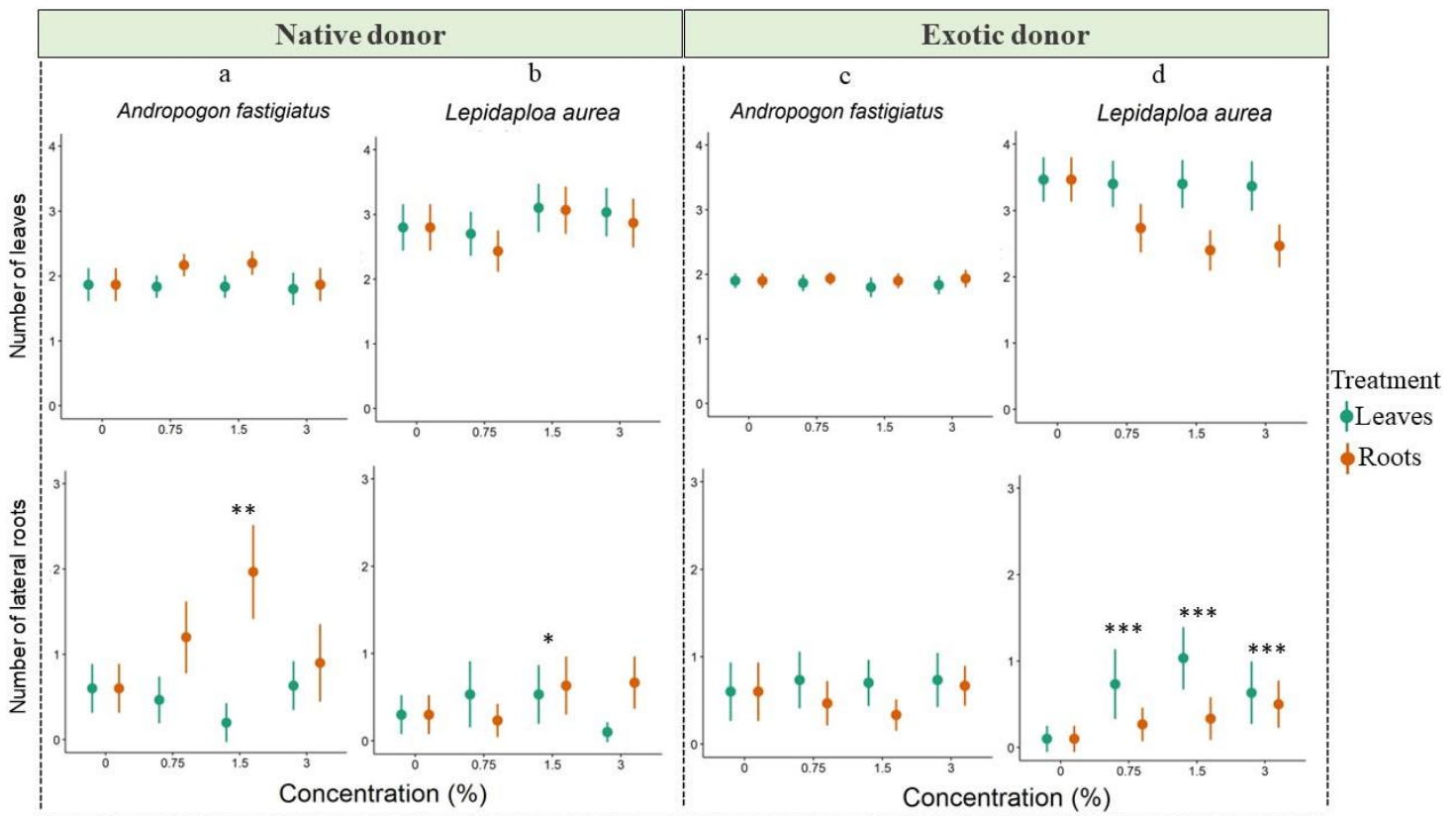


Fig. 3. Number of leaves and lateral roots of the target species under the influence of donor species. Influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor - a, b) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor - c, d) incorporated into the soil on the number of leaves and lateral roots of target native species *Andropogon fastigiatus* Sw. and *Lepidaploa aurea* (Mart. Ex DC.) H. Rob. Seedlings were grown for 13 days at a temperature regime of 17/27°C (night/day) under a 12-hour photoperiod (white light). Level of significance (probability) of the effects of treatments in respect to control: * significant at 5%; ** significant at 1%; *** significant at 0.1%. Data not marked with asterisks are not significant. GLMMs (Confidence level: 0.95).

3.2. *Effects of the donor species on the growth of exotic target species*

Treatments prepared with leaves of the native donor inhibited the shoot growth of *M. minutiflora* between 20 and 26% ($P < 0.05$), and root growth between 5 and 17% (table 3, Fig. 4a). By contrast, treatments prepared with roots of the native donor had minimal impact on *M. minutiflora* growth ($P < 0.001$, table 3, Fig. 4a) and varied from promotion to inhibition of shoot ($P < 0.05$, table 3, Fig. 4b) and root ($P < 0.01$, table 3, Fig. 4b) growth of *S. elata* at higher ratios.

Table 3. Statistical analysis of growth parameters. Generalized linear mixed models (GLMMs) testing the influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor) incorporated into the soil on the shoot and root growth, total biomass and number of leaves and roots of the exotic species *Melinis minutiflora* P. Beauv. and *Stapfochloa elata* P.M. Peterson.

Target species	Variable	Treatment	NATIVE DONOR		EXOTIC DONOR	
			Estimative ± SE	p-value	Estimative ± SE	p-value
<i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv.	Shoots	0.75%	-0.01 ± 0.04	0.1	-0.2 ± 0.04	<0.001
		1.5%	-0.002 ± 0.04	0.9	-0.2 ± 0.04	<0.001
		3%	-0.009 ± 0.04	<0.05	-0.2 ± 0.04	<0.001
		Plant part	0.004 ± 0.03	0.8	-0.02 ± 0.03	0.4
	Roots	0.75%	-0.1 ± 0.05	<0.01	-0.07 ± 0.08	0.3
		1.5%	-0.2 ± 0.05	<0.001	-0.03 ± 0.08	0.6
		3%	-0.1 ± 0.05	<0.01	-0.2 ± 0.08	<0.05
		Plant part	0.07 ± 0.04	0.07	-0.03 ± 0.06	0.5
	Total biomass	0.75%	-0.4 ± 0.08	<0.001	0.006 ± 0.05	0.8
		1.5%	-0.3 ± 0.08	<0.001	0.04 ± 0.05	0.4
		3%	-0.4 ± 0.08	<0.001	0.05 ± 0.05	0.3
		Plant part	-0.03 ± 0.05	0.5	0.01 ± 0.03	0.6
	Leaves	0.75%	0.01 ± 0.1	0.8	0.0002 ± 0.8	1
		1.5%	0.04 ± 0.1	0.7	0.3 ± 0.8	0.8
		3%	0.05 ± 0.1	0.6	-0.06 ± 0.7	0.7
		Plant part	-0.03 ± 0.08	0.6	0.2 ± 0.01	0.8
	Lateral roots	0.75%	-0.1 ± 0.1	0.3	-0.5 ± 0.1	<0.001
		1.5%	-0.1 ± 0.1	0.3	-0.4 ± 0.1	<0.01
		3%	-0.4 ± 0.1	0.001	-0.6 ± 0.1	<0.001
		Plant part	-0.1 ± 0.09	<0.05	-0.1 ± 0.1	<0.01
<i>Stapfochloa elata</i> P.M. Peterson	Shoots	0.75%	0.1 ± 0.07	<0.05	-0.08 ± 0.03	<0.05
		1.5%	0.07 ± 0.07	0.3	-0.06 ± 0.03	0.09
		3%	-0.03 ± 0.07	0.5	-0.1 ± 0.03	<0.01
		Plant part	-0.09 ± 0.05	0.07	-0.02 ± 0.02	0.4
	Roots	0.75%	0.2 ± 0.07	<0.01	-0.1 ± 0.05	<0.05
		1.5%	0.1 ± 0.07	0.1	-0.1 ± 0.05	<0.05
		3%	0.09 ± 0.07	0.2	-0.2 ± 0.05	<0.001
		Plant part	-0.04 ± 0.05	0.4	-0.1 ± 0.03	<0.001
	Total biomass	0.75%	0.1 ± 0.05	0.051	-0.02 ± 0.06	0.7
		1.5%	0.1 ± 0.05	<0.05	0.02 ± 0.06	0.7
		3%	0.2 ± 0.05	<0.001	-0.08 ± 0.06	0.2
		Plant part	0.09 ± 0.03	<0.01	-0.02 ± 0.04	0.6
	Leaves	0.75%	0.08 ± 0.1	0.5	-0.04 ± 0.1	0.7
		1.5%	0.1 ± 0.1	0.2	-0.03 ± 0.1	0.7
		3%	0.2 ± 0.1	0.1	-0.09 ± 0.1	0.4
		Plant part	-0.03 ± 0.1	0.7	0.008 ± 0.09	0.9
	Lateral roots	0.75%	0.02 ± 0.2	0.9	0.3 ± 0.2	0.1
		1.5%	-0.3 ± 0.2	0.1	0.2 ± 0.2	0.3
		3%	-0.4 ± 0.2	0.06	0.009 ± 0.2	0.9
		Plant part	-0.6 ± 0.1	<0.001	-0.4 ± 0.1	<0.01

Note: Confidence level: 0.95.

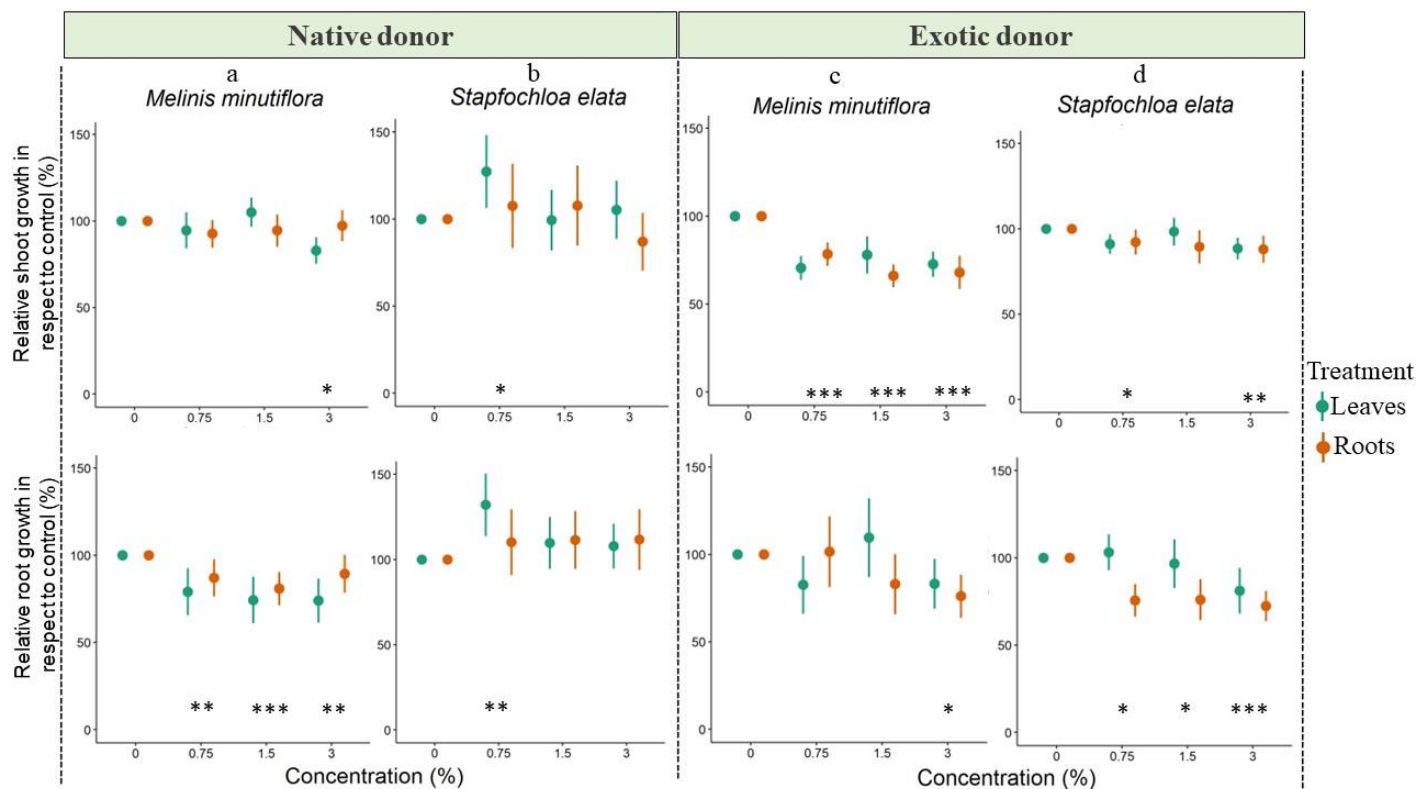


Fig. 4. Relative growth of exotic species. Influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor - a, b) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor - c, d) incorporated into the soil on the shoot and root growth of target exotic species *Melinis minutiflora* P. Beauv. and *Staphochloa elata* P.M. Peterson. Seedlings were grown for 13 days at a temperature regime of 17/27°C (night/day) under a 12-hour photoperiod (white light). Level of significance (probability) of the effects of treatments in respect to control: * significant at 5%; ** significant at 1%; *** significant at 0.1%. Data not marked with asterisks are not significant. GLMMs (Confidence level: 0.95).

Treatments prepared with leaves and roots of the donor exotic reduced the shoot growth of *M. minutiflora* seedlings between 22 and 29%, and between 21 and 32%, respectively ($P < 0.001$, table 3, Fig. 4c), and inhibited root growth between 16 and 17%, and between 18 and 24%, respectively ($P < 0.05$, table 3, Fig. 4c). These same treatments inhibited the shoot growth of *S. elata* seedlings between 7 and 11%, and between 8 and 14%, respectively; and root growth between 3 and 18%, and between 23 and 26%, respectively ($P < 0.05$, table 3, Fig. 4d). Once again, treatments prepared with roots were more harmful to growth of the target species than those prepared with leaves ($P < 0.001$, table 3, Fig. 4).

Substrates prepared with leaves and roots of the native grass reduced the biomass of *M. minutiflora* between 31 and 54%, and between 25 and 48%, respectively; by

contrast, they increased biomass of *S. elata* seedlings ($P < 0.001$, table 3, Figs. 5a and b).

Treatments prepared with leaves and roots of the exotic grass did not affect biomass of both *M. minutiflora* and *S. elata* seedlings (table 3, Figs. 5c and d).

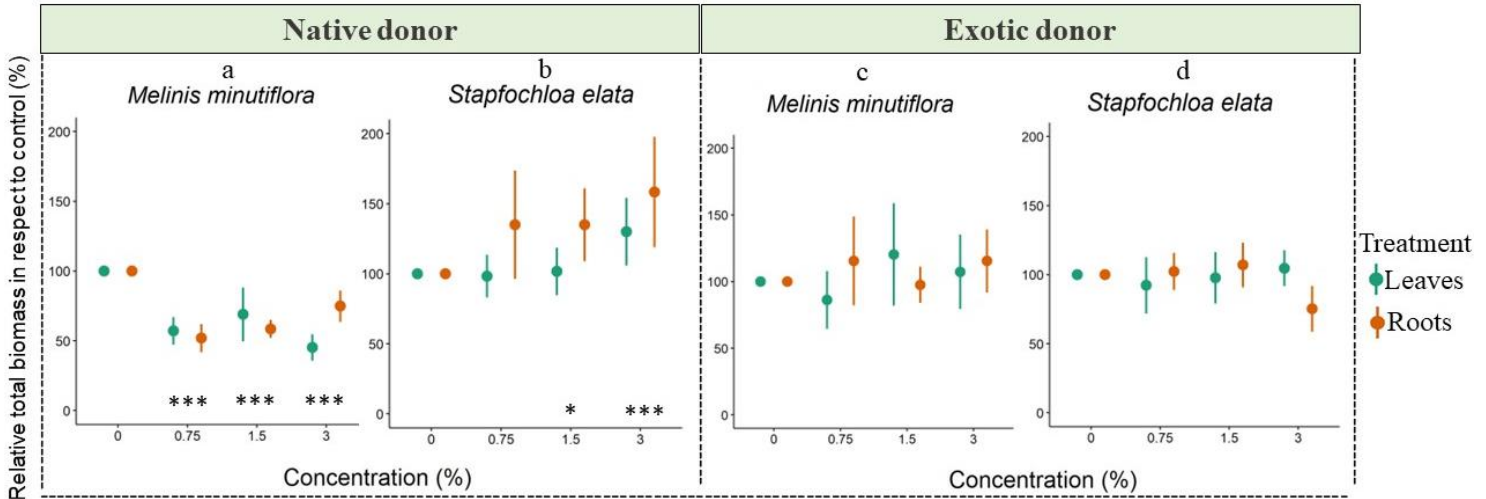


Fig. 5. Biomass incorporation of exotic seedlings. Influence of leaves and roots of *Andropogon bicornis* L. (native donor - a, b) and *Andropogon gyanus* Kunth. (exotic donor - c, d) incorporated into the soil on the total biomass of target exotic species *Melinis minutiflora* P. Beauv. and *Stapfochloa elata* P.M. Peterson. Seedlings were grown for 13 days at a temperature regime of 17/27°C (night/day) under a 12-hour photoperiod (white light). Level of significance (probability) of the effects of treatments in respect to control: * significant at 5%; ** significant at 1%; *** significant at 0.1%. Data not marked with asterisks are not significant. GLMMs (Confidence level: 0.95).

Treatments prepared with plant material of the native donor did not affect the number of leaves but decreased lateral roots of *M. minutiflora* seedlings ($P < 0.001$, table 3, Fig. 6a); these treatments did not significantly affect the number of leaves and lateral roots of *S. elata* seedlings (table 3, Fig. 6b). Treatments prepared with leaves and roots of the donor exotic did not influence the number of leaves of *M. minutiflora* and *S. elata* seedlings, but significantly reduced the number of lateral roots for *M. minutiflora* seedlings ($P < 0.01$, table 3, Figs. 6c and d).

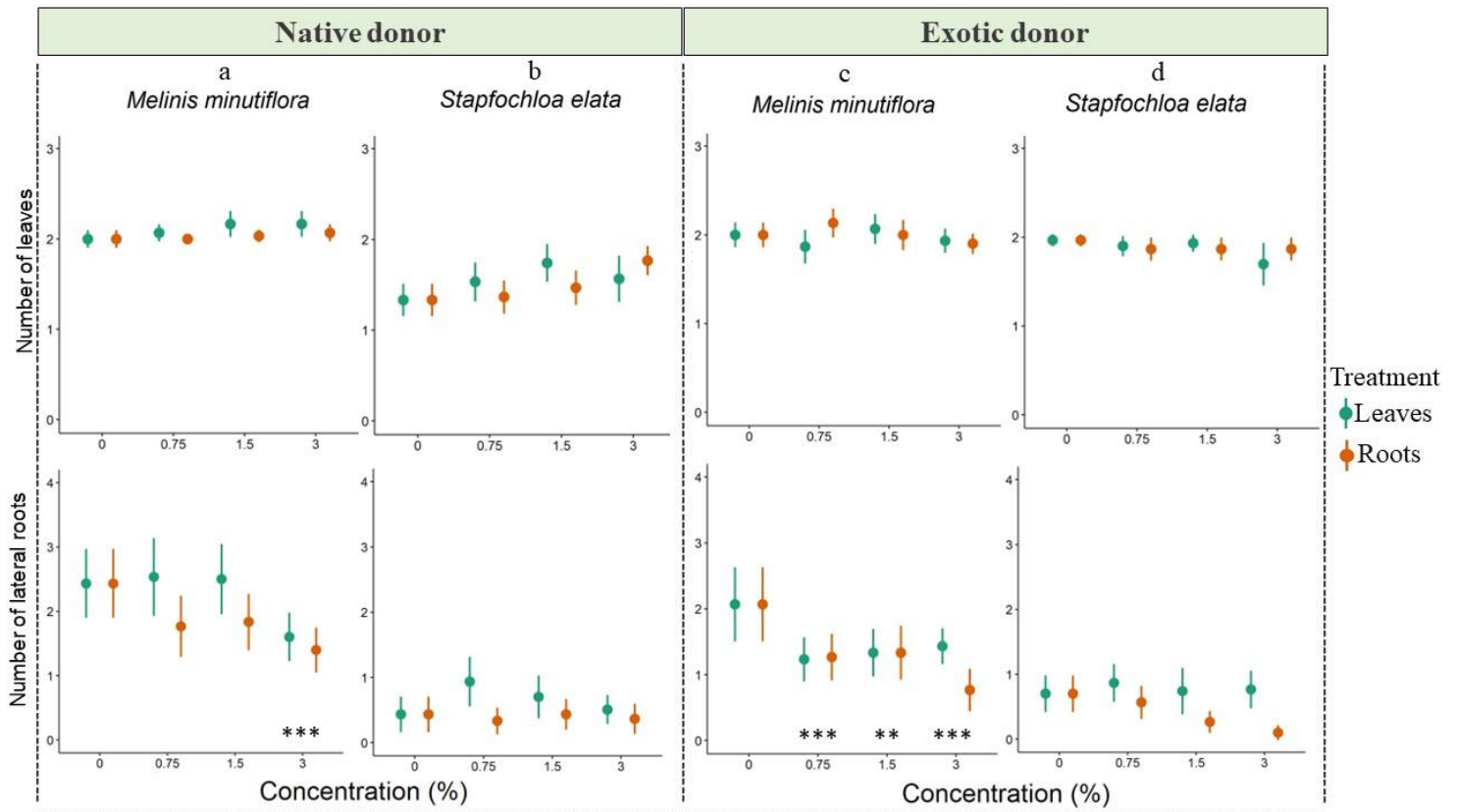


Fig. 6. Number of leaves and lateral roots of the target species under the influence of donor species. Influence of leaves and roots *Andropogon bicornis* L. (native donor - a, b) and *Andropogon gayanus* Kunth. (exotic donor - c, d) incorporated into the soil on the number of leaves and lateral roots of the exotic species *Melinis minutiflora* P. Beauv. and *Stapfochloa elata* P.M. Peterson. Level of significance (probability) of the effects of treatments in respect to control: * significant at 5%; ** significant at 1%; *** significant at 0.1%. Data not marked with asterisks are not significant. GLMMs (Confidence level: 0.95).

4. Discussion

4.1. Effects of the donor species on the growth of native target species

Treatments prepared with roots of the native grass (*A. bicornis*) promoted shoot growth of the native *A. fastigiatus* and increased lateral root profusion for both *A. fastigiatus* and *L. aurea* seedlings. Although the treatments prepared with leaves of the native inhibited root growth and reduced total biomass for *A. fastigiatus*, these negative effects could be counteracted by the positive effects on shoot growth and lateral root profusion. Taking together, the overall effect of the native grass on the initial growth of the native species approaches varied between -16 and 19% for *A. fastigiatus* and between -2 and 6% for *L. aurea*. Previous studies reported that allelochemicals may promote plant

growth of congeneric species (Loayza et al., 2017; Thiébaud et al., 2019), what might explain the growth stimulus of *A. fastigiatus* by *A. bicornis* reported in the present study.

Indeed, our results suggest that the plant litter (containing both leaves and roots) of *A. bicornis* might not inhibit seedling growth of the two target species under field conditions; instead, it might stimulate the initial growth of *L. aurea* and the number of leaves and lateral roots for both native species, indicating that the potential allelopathic properties of *A. bicornis* might not arrest the initial establishment of both native species in the field. A larger number of lateral roots might optimize nutrient uptake from the soil by increasing the absorption area of the root system (Pélissier et al., 2021). Such potential allelopathic effects of the native grass on other native species might also contribute with restoration approaches, for example, because the fast development of native species, in particular *L. aurea* (Lopes et al., 2018) would be desirable in order to overcome the potential negative impacts of exotic species that usually establish faster and impair soil coverage by native ones (Sampaio et al., 2015; Liaffa, 2020). If so, allelopathic studies with an ecological approach might contribute with the management and conservation of natural areas (Bensusan, 2006). However, since potentially allelopathic interactions are mediated by several factors, including competition (Del Fabbro et al., 2014), field studies are extremely important to unravel how allelopathy could effectively interfere with plant growth and community dynamics under natural conditions (Uesugi et al., 2019).

In contrast with the effects produced by the native donor, we found that treatments prepared with leaves and roots of the exotic donor *A. gayanus* reduced shoot and root growth and total biomass of both native species, suggesting that plant litter of the exotic grass might inhibit the initial growth of these native species under field conditions. Although the number of lateral roots of *L. aurea* was slightly increased by the exotic

donor, the number of leaves were sharply reduced, so the overall effect of *A. gayanus* on seedling differentiation varied from positive to negative.

Previous studies showed that delayed root growth compromises seedling survival, and such allelopathic interferences might ultimately affect the composition of communities (Facelli and Pickett, 1991; Catalán et al., 2013; Arroyo et al., 2015). As the root system is generally the first plant tissue to come into contact with substances in the soil (Chung et al., 2001, Maraschin-Silva and Aquila, 2006), allelochemicals tend to have a greater effect on root than shoot growth parameters (Tawaha and Turk, 2003; Wakjira et al., 2005), and we have found evidence for this in the present study.

Soil by itself may have also contributed for the growth stimulus we observed among native species (table A.1), as native species are in theory better adapted to Cerrado soils than exotic ones (Furley and Ratter, 1988; Lopes and Guilherme, 2016). The higher aluminum content and more acidic soil of the area where the donor and target natives coexist might benefit the growth of native in comparison to exotic species. So, native species might benefit when grown in more acidic soils (as the donor native's area) in comparison to less acidic soils (donor exotic's area).

The fact that the treatments prepared with exotic plant material reduced the initial growth and seedling biomass of native species might be related to the fact that the potentially allelochemical compounds produced by the exotic grass are not recognized or are more harmful to native species than allelochemicals eventually produced by native donors (Hierro and Callaway, 2021). This suggests that allelochemicals produced by *A. gayanus* might somewhat facilitate its invasion of areas previously covered by native species, such a finding agrees with the novel weapons hypothesis (Callaway and Ridenour, 2004). The studies of Yuan et al. (2021) showed a similar pattern of allelopathic response as ours. They showed that exotic species promoted greater effects on the growth

of natives, and native donor species promoted greater effects on exotic target species. Their results supported both the novel-weapons hypothesis and the homeland-security hypothesis. However, they did not find a response associated with coevolution (Yuan et al., 2021).

4.2. Effects of the donor species on the growth of exotic target species

Substrates containing leaves and roots of the donor native reduced root growth, total biomass, and the number of lateral roots of *M. minutiflora* seedlings, indicating a potentially negative allelopathic effect of *A. bicornis* on the growth of this African grass. In contrast to their positive effects on the growth of native seedlings, the negative impacts of the native donor on the growth of *M. minutiflora* substantiate the homeland security hypothesis, which suggests that the lack of shared evolutionary history (Callaway and Ridenour, 2004) and biochemical recognition (Hierro and Callaway, 2021) might make exotic invaders more susceptible to chemical compounds produced by native species (Cummings et al., 2012). Similar response patterns were reported in other studies (Cummings et al., 2012; Hou et al., 2012; Lopes et al., 2018; Ning et al., 2016), and indicate the potential use of *A. bicornis* in hampering the growth and spread of this exotic grass over both native and degraded areas of the Cerrado.

Melinis minutiflora represents a very undesirable species in areas under ecological restoration, since its rapid growth patterns and fast spread hinders the establishment of native species and compromises restoration efforts (Sampaio et al., 2015; Liaffa, 2020). Native species, such as *Caryocar brasiliense* Cambess., *Qualea parviflora* Mart. and *Eugenia dysenterica* DC. were shown to reduce the germination and initial growth of *M. minutiflora* through the release of chemical compounds by their leaves (Aires, 2007). Considering the positive effects of *A. bicornis* on seedling growth of some native species

and the negative impacts on seedling growth of this exotic grass, the use of *C. brasiliense*, *Q. parviflora*, *E. dysenterica* and *A. bicornis* in areas under restoration represent a promising approach to control the spread of exotic species, in particular *M. minutiflora*.

In contrast to the negative effects of *A. bicornis* on the growth parameters of *M. minutiflora*, this donor native had a positive effect on the growth of *S. elata*. Considering that the biogeographical origin of the South American *S. elata* is closer than that of the African *M. minutiflora*, our findings demonstrate that this native donor might have a milder allelopathic impact on species with a closer biogeographic origin and/or that have coexisted for longer than on species from more distant regions (Callaway and Aschehoug, 2000; Callaway and Ridenour, 2004; Cummings et al., 2012; Del Fabbro et al., 2014; Ning et al. 2016). A longer period of coexistence between species might contribute for a better biochemical recognition of allelochemicals produced by each other (Hierro and Callaway, 2021) and, consequently, for the potential development of chemical defenses (Callaway and Ridenour, 2004).

The exotic *A. gayanus* reduced seedling growth of the exotics *M. minutiflora* and *S. elata*. The negative effects between exotic species were previously reported by Barbosa et al. (2008); they showed that the African grass *Brachiaria decumbens* (Ness) Stapf. reduced the germination of caryopses of *M. minutiflora* through the release of allelochemicals. This might help to explain the displacement of *M. minutiflora* by *B. decumbens* in Cerrado areas (Pivello et al., 1999a and 1999b). Since all three exotic grasses have similar physiological characteristics, such as rapid growth and efficient photosynthesis and reproduction (Brighenti et al., 2007; Durigan et al., 2007; Martins et al., 2009; Aires et al., 2014; Musso et al., 2019), our studies suggest that the potential allelopathic effects of *A. gayanus* on the initial growth of *M. minutiflora* and *S. elata* might provide this exotic grass a competitive advantage over the other two and

consequent predominance in areas under invasion. However, our results contrast with the novel weapon hypothesis, since the African donor significantly reduced the initial growth of the other two exotics, in particular the African target species, what would not be expected to occur between species which share a close biogeographical origin (Callaway and Ridenour, 2004). It was shown that root exudates of *A. gayanus* inhibit biological nitrification (Subbarão et al., 2007), which might compromise N availability in soil and consequently arrest plant growth (Tothill et al., 1985). This might explain why roots of *A. gayanus* had a stronger influence than leaves on the initial growth of all target species, including the exotic *M. minutiflora*. Also, it is important to mention that our studies were conducted using Cerrado's soil as substrate, which chemical and physical properties are distinct from the African soils where these species come from (Scholes, 1997). Consequently, the potential allelopathic interactions between exotic donor and exotic targets reported here might not represent what might be observed among exotic species in their natural regions of occurrence. In this sense, in situ studies might provide new insights about the dominance of *A. gayanus* in respect to *M. minutiflora* and *S. elata* in their areas of occurrence and the involvement of allelopathy in their interactions.

5. Conclusions

The donor native *Andropogon bicornis* had no significant effect on the initial growth of the native species *Andropogon fastigiatus* and *Lepidaploa aurea*; moreover, it promoted the growth of *Stapfochloa elata*, a grass species not native of the Cerrado but with a close biogeographic origin, and inhibited the growth of the African *Melinis minutiflora*, suggesting that through the release of allelochemicals *A. bicornis* might contribute with community resistance to invasion by African grasses. Taking together,

our results are in line with the homeland security hypothesis. However, field studies are necessary to check if such effects persist under natural conditions.

On the other hand, the donor exotic *Andropogon gayanus* inhibited the initial growth of both native and exotic species. Our findings partially agree with the novel weapon hypothesis, because such an inhibitory effect among the African grasses would not be expected. On the other hand, the negative effects on the initial growth of both native and exotic species might be contributing with its successful and fast spread over tropical South America. Important to mention that our studies compared the effects of two congeneric donor species, hence the exotic-native comparison is not phylogenetically biased. Our findings reinforce the need to consider allelopathic interactions in management efforts of native and exotic species in both natural ecosystems and disturbed areas, particularly those under restoration, where the control of invasive species is essential for the conservation of the native vegetation and restoration success.

Acknowledgments

The authors are grateful to Professor Sarah Caldas for providing laboratory facilities and relevant information for this study. The authors are grateful to the *Rede de Sementes do Cerrado* for providing the seeds used in this study. Fabian Borghetti thanks the National Council for Scientific and Technological Development for the productivity grant (process #312152/2018-3).

Funding Sources

This study was funded by the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel – CAPES [concession number 88882.384525/2019-01].

Literature Cited

Aires, S.S., 2007. Potencial alelopático de espécies nativas do Cerrado na germinação e desenvolvimento inicial de invasoras. https://repositorio.unb.br/bitstream/10482/2915/1/2007_StefanoSalvoAires.pdf (Masters dissertation).

Aires, S.S., Sato, M.N., Miranda, H.S., 2014. Seed characterization and direct sowing of native grass species as a management tool. *Grass and Forage Sci.* 69 (3), 470-478. <https://doi.org/10.1111/gfs.12077>.

Allem, L.N., Gomes, A.S., Borghetti, F., 2014. Pequi leaves incorporated into the soil reduce the initial growth of cultivated, invasive and native species. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 86 (4), 1761-68. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420130420>.

Almeida-Neto, M., Prado, P.I., Kubota, U., Bariani, J.M., Aguierr, G.H., Lewinsohn, T.M., 2010. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado. *Plant Ecol.* 209, 109-122. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9727-8>.

Arroyo, A.I., Pueyo, Y., Saiz, H., Alados, C.L., 2015. Plant-plant interactions as a mechanism structuring plant diversity in a Mediterranean semi-arid ecosystem. *Ecol. Evol.* 5 (22), 5305-5317. <https://doi.org/10.1002/ece3.1770>.

Barbosa, E.G., Pivello, V.R., Meirelles, S.T., 2008. Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the brazilian cerrados. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 51 (4), 825-31. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000400021>.

Bensusan, N. 2006. Conservação da biodiversidade em áreas protegidas. Rio de Janeiro: FGV Editora.

Brazilian Biodiversity Information System, 2021. https://sibbr.gov.br/?lang=pt_BR (accessed 15 November 2021).

Brighenti, A.M., Voll, E., Gazziero, D.L., 2007. *Chloris polydactyla* (L.) Sw., a perennial Poaceae weed: Emergency, seed production and its management. *Weed Biol.*

Manag. 7 (2), 84-88. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2007.00243.x>.

Callaway, R.M., Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*. 290 (5491), 521-523. <https://doi.org/10.1126/science.290.5491.521>.

Callaway, R.M., Ridenour, W.M., 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.* 2 (8), 436-43.

Callaway, R.M., Ridenour, W.M., Laboski, T., Weir, T., Vivanco, J.M., 2005. Natural Selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *J. Ecol.* 93 (3), 576-83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00994.x>.

Carvalho, S.J.P., Silva, R.F.P., Nicolai, M., Christoffoleti, P.J., 2005. Crescimento, desenvolvimento e produção de sementes da planta daninha capim-branco (*Chloris polydactyla*). *Planta daninha*. 23 (4), 603-609. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582005000400007>.

Catalán, P., Vázquez-de-Aldana, B.R., De las Heras, P., Fernández-Seral, A., Pérez-Corona, M.E., 2013. Comparing the allelopathic potential of exotic and native plant species on understory plants: are exotic plants better armed? *Anales de Biología*. 35, 65-74. <http://dx.doi.org/10.6018/analesbio.0.35.10>.

Chung, I.M., Ahn, J.K., Yun, S.J., 2001. Assesment of allelopathic potential of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli*) on rice (*Oriza sativa* L.) cultivars. *Crop Prot., Guildford*. 20 (10), 921-928. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(01\)00046-1](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(01)00046-1).

Cummings, J.A., Parker, I.A., Gilbert, G.S., 2012. Allelopathy: a tool for weed management in forest restoration. *Plant Ecol.* 213 (12), 1975-89. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0154-x>.

D'Antonio, C.M., Hughes, R.F., Tunison, J.T., 2011. Long-term impacts of invasive grasses and subsequent fire in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecol. Appl.* 21 (5),

1617-28. <https://doi.org/10.1890/10-0638.1>.

D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 23 (1), 63-87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>.

Del Fabbro, C., Güsewell, S., Prati, D., 2014. Allelopathic effects of three plant invaders on germination of native species: a field study. *Biol. Invasions*, 16 (5), 1035-1042. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0555-3>.

Djurđević, L., Dinic, A., Pavlovic, P., Mitrovic, M., Karadzic, B., Tesevic, V., 2011. An allelopathic investigation of the domination of the introduced invasive *Conyza canadensis* L. *Flora*. 206 (11), 921-927. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.06.001>.

Durigan, G., Siqueira, M.F., Franco, G.A.D.C., 2007. Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Sci. Agrar. Paran.* 64 (4), 355-363. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162007000400006>.

Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57, 1-32. <https://doi.org/10.1007/BF02858763>.

Farias, R., Alves, E.R., Martins, R.C., Barboza, M.A., Zanenga Godoy, R., Reis, J.B., Rodrigues-da-Silva, R. 2002. *Caminhando pelo cerrado: plantas herbáceo arbustivas, caracteres vegetativos e organolépticos*, first ed. Editora UnB, Brasília.

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

Filgueiras, T.S., Fagg, C.W., 2008. Gramíneas nativas para a recuperação de áreas degradadas no cerrado, in: Felfili, J.M., Sampaio, J.C., Correia, C.R.M.A. (Eds.), *Bases para a recuperação de áreas degradadas na Bacia do São Francisco*, Centro de Referência em Conservação da Natureza e Recuperação de Áreas Degradadas (CRAD), Brasília, pp. 89-108.

Flores, T.A., Setterfield, S.A., Douglas, M.M., 2005. Seedling recruitment of the exotic grass *Andropogon gayanus* (Poaceae) in Northern Australia. *Aust. J. Bot.* 53, 243-249. <https://doi.org/10.1071/BT03154>.

Furley P.A, Ratter, J.A., 1988. Soil Resources and Plant Communities of the Central Brazilian Cerrado and Their Development. *J. Biogeogr.* 15, 97-108. <https://doi.org/10.2307/2845050>

Gaertner, M., Biggs, R., Beest, M.T., Hui, C., Molofsky, J., Richardson, D.M., 2014. Invasive plants as drivers of regime shifts identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity Distrib.* 20, 733-744. <https://doi.org/10.1111/ddi.12182>.

Goergen, E.M., Leger, E.A., Espeland, E.K., 2011. Native perennial grasses show evolutionary response to *Bromus tectorum* (Cheatgrass) invasion. *PloS One.* 6 (3), e18145. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018145>.

Grossi, S.M., Magalhães, N.M., Oliveira, S.C.C., Gomes, A.S., Borghetti, F., 2021. Avaliação do potencial alelopático e fitotoxicidade de *Hymenaea stigonocarpa* em espécies invasoras e cultivadas. *Heringeriana,* 15, 30-39. <https://doi.org/10.17648/heringeriana.v15i1.917954>.

Hassan, M.O., Gomaa, N.H., Fahmy, G.M., González, L., Hammouda, O., Atteya, A. M., 2014. Influence of *Sonchus oleraceus* L. residue on soil properties and growth of some plants. *Philipp. Agric. Sci.* 97 (4), 368-376. <https://www.researchgate.net/publication/281119288>.

Hierro, J.L., Callaway, R.M., 2021. The ecological importance of allelopathy. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 52, 25-45. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-051120-030619>.

Hoffmann, W.A., Haridasan, M., 2008. The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a neotropical savanna. *Austral Ecol.* 33 (1), 29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01787.x>.

Hoffmann, W.A., Lucatelli, V.M.P.C., Silva, F.J., Azevedo, I.N.C., Marinho, M. Da. S., Albuquerque, A.M.S., Lopes, A. De O., Moreira, S.P., 2004. Impact of the invasive alien grass *Melinis minutiflora* at the savanna-forest ecotone in the Brazilian Cerrado. *Divers. Distrib.* 10 (2), 99-103. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00063.x>.

Horowitz, C., Martins, C.R., Walter, B., 2013. Flora exótica no parque nacional de Brasília: levantamento e classificação das Espécies. *Biodiversidade Brasileira*, 3 (2), 50-73.

Hou, Y.P., Peng, S.L., Guang-Yan, Ni., Chen, L., 2012. Inhibition of invasive species *Mikania Micrantha* HBK by native dominant trees in China. *Allelopathy J.* 29 (2), 307-14.

Inderjit, D.A., Karban, W.R., Callaway, R.M., 2011. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends Ecol. Evol.* 26 (12), 655-62. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.003>.

Jacobi, C.M., Carmo, F.F.D., Vincent, R.D.C., 2008. Estudo fitossociológico de uma comunidade vegetal sobre canga como subsídio para a reabilitação de áreas mineradas no Quadrilátero Ferrífero, MG. *Rev. Árvore.* 32(2), 345-353. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622008000200017>.

Kissmann, K.G., Groth, D., 1997. Plantas infestantes e nocivas, second ed. BASF, São Paulo.

Loayza, A.P., Herrera-Madariaga, M.A., Carvajal, D.E., García-Guzmán, P., Squeo, F.A., 2017. Conspecific plants are better ‘nurses’ than rocks: consistent results revealing intraspecific facilitation as a process that promotes establishment in a hyper-arid environment. *AoB Plants.* 9 (6), plx056. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx056>

Lannes, L.S., Bustamante, M.M.C., Edwards, P.J., Venterink, H.O., 2012. Alien and endangered plants in the brazilian cerrado exhibit contrasting relationships with

vegetation biomass and N: P stoichiometry. *New Phytol.* 196 (3), 816-23.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04363.x>.

Liaffa, A.B.S., 2020. Restauração ecológica no cerrado: intenso preparo de solo e alta densidade de semeadura não eliminam a necessidade de erradicação de gramíneas exóticas invasoras. Universidade de Brasília. (Masters dissertation).
https://repositorio.unb.br/bitstream/10482/40389/1/2020_AnaBeatrizSerr%C3%A3oLiaffa.pdf

Linders, T.E.W., Schaffner, U., Eschen, R., Abebe, A., Choge, S.K., Nigatu, L., Mbaabu, P.R., Shiferaw, H., Allan, E., 2019. Direct and indirect effects of invasive species: biodiversity loss is a major mechanism by which an invasive tree affects ecosystem functioning. *J. Ecol.* 107 (6), 2660-2672. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13268>.

Lopes, A.S., Guilherme, L.R.G. 2016. A career perspective on soil management in the Cerrado region of Brazil. *Adv. Agron.* 137, 1–72.
<https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.12.004>

Lopes, P.G, 2016. Alelopatia em *Lepidaploa aurea* (Asteraceae) como ferramenta de restauração ecológica: potencial para o controle de gramíneas exóticas invasoras no Cerrado. Universidade de Brasília.
https://repositorio.unb.br/bitstream/10482/20265/1/2016_PollianaGomesLopes.pdf
(Masters dissertation).

Lopes, P.G., Oliveira, S.C.C., Salles, K.A., Sampaio, A.B., Schmidt, I.B., 2018. Allelopathy of a native shrub can help control invasive grasses at sites under ecological restoration in a neotropical savanna. *Plant Ecol. Divers.* 11 (4), 527-38.
<https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1539132>.

Lorenzi, H., 2008. Manual de identificação de plantas daninhas: plantio direto e

convencional, fifth ed. Plantarum, São Paulo.

Lorenzo, P., Hussain, M.I., González, L., 2013. Role of allelopathy during invasion process by alien invasive plants in terrestrial ecosystems, in: Cheema, Z.A., Farooq, M., Wahid, A. (Eds.), *Allelopathy: current trends and future applications*, Berlin, pp. 03-21.

Lorenzo, P., Pazos-Malvido, E., Rubido-Bará, M., Reigosa, M.J., González, L., 2012. Invasion by the leguminous tree *Acacia dealbata* (Mimosaceae) reduces the native understorey plant species in different communities. *Aust. J. Bot.* 60 (8), 669-675. <https://doi.org/10.1071/BT12036>.

Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2005. AMOSTRAGEM de solos. <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/667898> (accessed 15 March 2022).

MapBiomas, 2022. Coleção 6 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil. <http://mapbiomas.org/stats> (accessed 21 March 2022).

Maraschin-Silva, F., Aquila, M.E.A., 2006. Potencial alelopático de espécies nativas na germinação e crescimento inicial de *Lactuca sativa* L. (Asteraceae). *Acta Bot. Bras.* 20 (1), 61-69. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100007>.

Martins, C.R., Hay, J.D.V., Carmona, R., 2009. Potencial Invasor de duas cultivares de *Melinis minutiflora* no cerrado brasileiro – características de sementes e estabelecimento de plântulas. *Rev. Árvore.* 33 (4), 713-722. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622009000400014>.

Martins, C.R., Hay, J.D.V., Scaléa, M., Malaquias, J.V., 2017. Management techniques for the control of *Melinis minutiflora* P. Beauv. (molasses grass): Ten years of research on an invasive grass species in the Brazilian Cerrado. *Acta Bot. Brasilica.* 31, 546-554. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0433>.

Marinho, M.S., Miranda, H.S., 2013. Efeito do fogo anual na mortalidade e no banco

de sementes de *Andropogon gayanus* Kunth. no Parque Nacional de Brasília/DF. Biodiversidade Brasileira. 3, 149-158.

Musso, C., Macedo, M.A., Almeida, N.N., Rodrigues, D. De M., Camargo, M.E.M.S., Pôrto, A.C.C.Q., Miranda, H.S., 2019. *Andropogon gayanus* Kunth invasion in the Cerrado: from seed production to seedling establishment along roadsides. Biol. Invasions. 21 (5), 1683-1695. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01928-8>.

Neri, A.V., Soares, M.P., Meira Neto, J.A.A., Dias, L.E., 2011. Cerrado species with potential for recovery of degraded areas for gold mining, Paracatu-MG. Rev. Árvore 35 (4), 907-18. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000500016>.

Ning, L., Yu, F.H., Van Kleunen, M., 2016. Allelopathy of a native grassland community as a potential mechanism of resistance against invasion by introduced plants. Biol. Invasions. 18 (12), 3481-93. <https://dx.doi.org/10.1007/s10530-016-1239-6>.

Pastore, M., Rodrigues, R.S., Simão-Bianchini, R., Filgueiras, T.S., 2012. Plantas exóticas invasoras na Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, Santo André-SP: guia de campo, first ed., Instituto de Botânica, São Paulo.

Pélissier, P.M., Motte, H., Beeckman, T., 2021. Lateral root formation and nutrients: nitrogen in the spotlight. Plant Physiol. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab145>.

Pellizzaro, K.F., Cordeiro, A.O.O., Alves, M., Motta, C.P., Rezende, G.M., Silva, R.R.P., Ribeiro, J.F., Sampaio, A.B., Vieira, D.L.M., Schmidt, I.B., 2017. 'Cerrado' Restoration by Direct Seeding: Field Establishment and Initial Growth of 75 Trees, Shrubs and Grass Species. Rev Bras Bot. 40 (3), 681-693. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0371-6>.

Pereira, S.C., Barreto, I.L., 1985. O gênero *Chloris* Swartz (Gramineae) no Rio Grande do Sul. Rodriguésia. 37 (62), 9-20. <https://doi.org/10.1590/2175-78601985376202>

Pires, N. de M., Oliveira, V.R., 2011. Alelopatia, in: Oliveira Junior, R.S., Constantin, J., Inoue, M.H. (Eds.), *Biologia e manejo de plantas daninhas*, Curitiba, pp. 95-124.

Pivello, V.R., Shida, C.N., Meirelles, S.T., 1999a. Alien grasses in brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 8 (9), 1281-94.

Pivello, V.R., Carvalho, V.M.C., Lopes, P.F., Peccinini, A.A., Rosso, S., 1999b. Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a ‘cerrado’ (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*. 31 (1), 71-82. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00117.x>.

R Core Team, 2022. The R Project for Statistical Computing (Version 4.1.3). <https://www.r-project.org>.

Ribeiro, L.C., Borghetti, F., 2013. Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecol.* 39: 267-278. <https://doi.org/10.1111/aec.12076>.

Rice, E.L., 1984. *Allelopathy*, second ed. Academic Press, New York.

Reigosa, M.J., Sánchez-Moreiras, A., González, L., 1999. Ecophysiological approaches to allelopathy. *Crit. Rev. Plant Sci.* 18, 577-608. <https://doi.org/10.1080/07352689991309405>.

Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S., Nave, A.G., 2009. “On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest.” *Biol. Conserv.* 142 (6), 1242-51. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.008>

Sampaio, A.B., Schmidt, I.B., 2013. Espécies exóticas invasoras em unidades de conservação federais do Brasil. *Biodiversidade Brasileira*. 3, 32-49.

Sampaio, A.B., Vieira, D.L.M., Cordeiro, A.D.O., Aquino, F. de G., Sousa, A. De P., Albuquerque, L.B. De, Schmidt, I.B., Ribeiro, J.F., Pellizzaro, K.F., Sousa, F.S. De,

Moreira, A.G., Santos, A.B.P. Dos, Rezende, G.M., Silva, R.R.P., Alves, M., Motta, C.P., Oliveira, M.C., Cortes, C. De A., Ogata, R., 2015. Guia de restauração do Cerrado: volume 1: semeadura direta, first ed. Embrapa Cerrados-Livro técnico (INFOTECA-E), Brasília.

Sharma, S., Batish, D.R., Singh, H.P., Jaryana, V., Kohli, R.K., 2017. The impact of invasive *Hyptis suaveolens* on the floristic composition of the periurban ecosystems of Chandigarh, northwestern India. *Flora*. 233, 156-162. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.04.008>.

Scholes, R.J., 1997. Savanna, in: Cowling, R.M., Richardson, D.M., Pierce, S.M. (Eds.), *Vegetation of Southern Africa*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 258-277.

Subbarão, G.V., Rondon, M., Ito, O., Ishikawa, I., Rao, I.M., Nakahara, K., Lascano, C., Berry, W. L., 2007. Biological nitrification inhibition (BNI): is it a widespread phenomenon? *Plant and Soil* 294,5-18. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9159-3>.

Tawaha, A.M., Turk, M.A., 2003. Allelopathic effects of black mustard *Brassica nigra* on germination and growth of wild barley *Hordeum spontaneum*. *J. Agron. Crop Sci.* 189, 298-303. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2003.00047.x>.

Thiébaud, G., Tarayre, M., Rodríguez-Pérez, H. 2019. Allelopathic effects of native versus invasive plants on one major invader. *Front. Plant Sci.* 10, 854. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00854>

Thomas, D., Andrade, R.P.D.E., 1984. Desempenho agronômico de cinco gramíneas tropicais sob pastejo na região dos Cerrados. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 19, 1047-1051.

Thomas, P.A., Schüler, J., Boavista, L. da R., Torchelsen, F.P., Overbeck, G.E., Müller, S.C., 2018. Controlling the invader *Urochloa decumbens*: Subsidies for

ecological restoration in subtropical Campos grassland. *Appl. Veg. Sci.* 22 (1), 96-104.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12407>.

Thomas, R.J., Asakawa, N.M., 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. *Soil Biol. Biochem.* 25, 1351-1361.

Tothill, J.C., Nix, A.H., Stanton, J.P., Russell, M.J., 1985. Land use and productive potential of Australian savanna lands, in: Tothill, J.C., Mott, J.J. (Eds.), *Ecology and management of the world's savannas*, Austrália, pp. 125-141.

Uesugi, A., Johnson, R., Kessler, A. 2019. Context-dependent induction of allelopathy in plants under competition. *Oikos* 128 (10), 1492-1502.

Velazco, S.J.E., Villalobos, F., Galvão, F., De Marco Júnior, P., 2019. A dark scenario for Cerrado plant species: Effects of future climate, land use and protected areas ineffectiveness. *Divers. Distrib.* 25, 660-673. <https://doi.org/10.1111/ddi.12886>.

Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.* 14 (7), 702-708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>.

Villela, A.L.G., Martinelli, R., Zenatti, T.F., Rufino-Jr, L., Monquero, P.A., Conceição, P.M., e de Azevedo, F.A., 2021. Potential of two cover crops, signal grass and ruzi grass: suggested allelopathic effect on some important weeds. *Aust. J. Crop Sci.* 15 (2), 260-270. <https://doi: 10.21475/ajcs.21.15.02.p2958>.

Wakjira, M., Berecha, G., Bulti, B., 2005. Allelopathic effects of *Parthenium hysterophorus* extracts on seed germination and seedling growth of lettuce. *Trop. Sci.* 45 (4), 159-162. <https://doi.org/10.1002/ts.21>.

Yuan, L., Li, J.M., Yu, F.H., Oduor, A.M. and van Kleunen, M., 2021. Allelopathic and competitive interactions between native and alien plants. *Biological Invasions* 23

(10), 3077-3090.

Zanin, A., Longhi-Wagner, H.M., 2011. Revision of *Andropogon* (Poaceae-Andropogoneae) from Brazil. *Rodriguésia*. 62 (1), 171-202.
<https://doi.org/10.1590/2175-7860201162112>.

Material suplementar da tese

Para melhor compreender o potencial alelopático das espécies doadoras estudadas neste trabalho, avaliou-se também a influência dos tratamentos no crescimento da cultivada *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR. No entanto, os dados não foram adicionados ao artigo, por isso foram apresentados em sessão isolada.

Evidência alelopática das espécies doadoras na cultivada *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR.

Os tratamentos preparados com folhas da doadora nativa (*A. bicornis*) reduziram o crescimento da parte aérea e radicular de *L. sativa* entre 15 e 30%, e entre 35 e 41%, respectivamente ($P < 0.001$, tabela 4, Fig. 7a). Já os tratamentos preparados com raízes reduziram o crescimento da parte aérea e radicular entre 8 e 13%, e entre 14 e 21%, respectivamente. Similarmente, os tratamentos preparados com material vegetal da doadora exótica (*A. gayanus*) também reduziram o crescimento de plântulas de *L. sativa* ($P < 0.001$, tabela 4, Fig. 7b). A parte aérea sofreu redução entre 15 e 23%, e a parte radicular sofreu redução de até 31% no tratamento contendo 1,5% de folhas da doadora exótica. Nos tratamentos contendo raízes da doadora exótica, a parte aérea foi reduzida em até 32% e a parte radicular entre 19 e 35%. Os tratamentos preparados com material vegetal da doadora nativa reduziram a biomassa total de plântulas de *L. sativa* ($P < 0.001$, tabela 4, Fig. 8a) em até 23% no tratamento mais extremo, sendo que os tratamentos preparados com o material vegetal da doadora exótica não influenciaram nessa variável. Os tratamentos apresentaram mínimos efeitos no número de folhas e raízes laterais da espécie cultivada ($P < 0.001$, tabela 4, Fig. 9a e b).

Tabela 4. Modelos generalizados mistos (GLMMs) testaram a influência de folhas e raízes de *Andropogon bicornis* L. (doadora nativa) e *Andropogon gayanus* Kunth. (doadora exótica) incorporadas ao solo no crescimento aéreo e radicular, na biomassa total, no número de folhas e raízes da espécie cultivada *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR.

Target species	Variable	Treatment	NATIVE DONOR		EXOTIC DONOR	
			Estimative ± SE	p-value	Estimative ± SE	p-value
<i>Lactuca sativa</i> var. Grand Rapids TBR.	Shoots	0.75%	-0.1 ± 0.02	<0.001	-0.08 ± 0.05	0.1
		1.5%	-0.06 ± 0.02	<0.05	-0.2 ± 0.05	<0.001
		3%	-0.2 ± 0.02	<0.001	-0.2 ± 0.05	<0.001
		Plant part	0.1 ± 0.02	<0.001	-0.001 ± 0.03	0.9
	Roots	0.75%	-0.2 ± 0.04	<0.001	-0.09 ± 0.05	0.06
		1.5%	-0.2 ± 0.04	<0.001	-0.3 ± 0.05	<0.001
		3%	-0.3 ± 0.04	<0.001	-0.2 ± 0.05	<0.001
		Plant part	-0.1 ± 0.03	<0.001	-0.04 ± 0.03	0.2
	Total biomass	0.75%	-0.2 ± 0.08	<0.01	-0.15 ± 0.1	0.1
		1.5%	0.03 ± 0.08	<0.05	-1.9 ± 0.1	0.051
		3%	-0.18 ± 0.08	<0.001	-0.4 ± 0.1	0.6
		Plant part	0.2 ± 0.06	<0.001	-0.7 ± 0.07	0.4
	Leaves	0.75%	-0.3 ± 0.7	0.9	-0.03 ± 0.1	0.7
		1.5%	-0.0008 ± 0.7	1	-0.08 ± 0.1	0.4
		3%	-0.001 ± 0.7	1	-0.05 ± 0.1	0.6
		Plant part	0.001 ± 0.001	0.9	-0.05 ± 0.07	0.4
	Lateral roots	0.75%	0.08 ± 0.1	0.4	-0.1 ± 0.4	0.8
		1.5%	0.1 ± 0.1	0.3	-1.9 ± 0.4	0.06
		3%	0.1 ± 0.1	0.1	-0.9 ± 0.4	0.3
		Plant part	0.5 ± 0.07	<0.001	-1.5 ± 0.6	0.1

Note: Confidence level: 0.95.

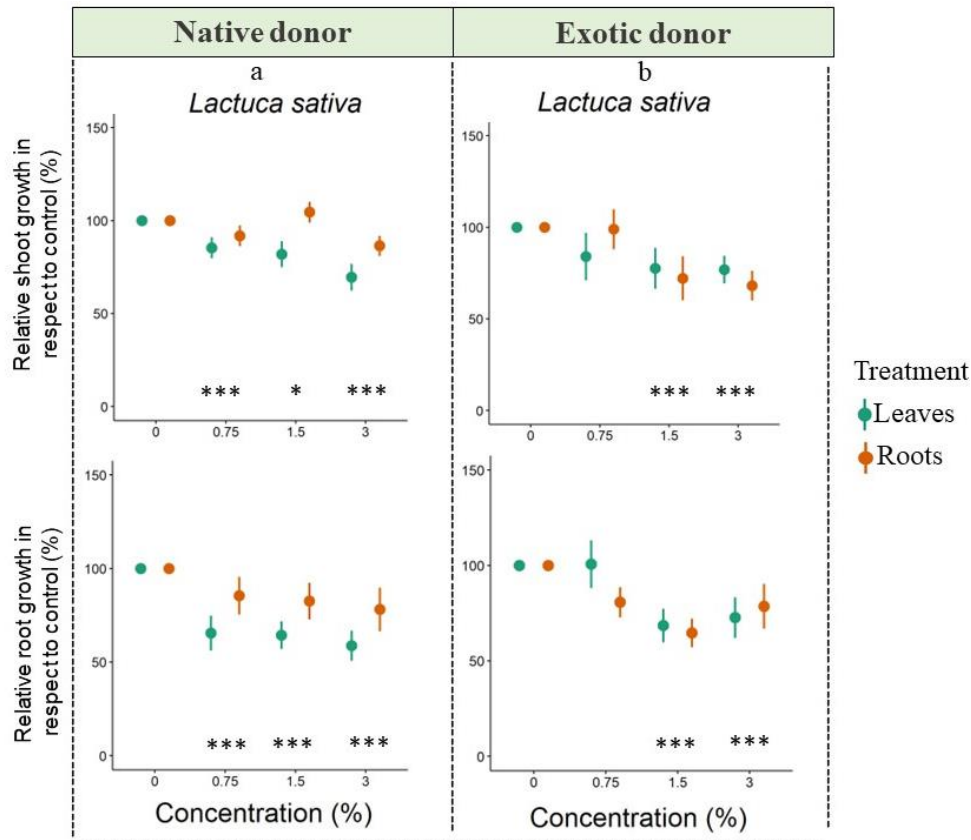


Fig. 7. Influência de folhas e raízes de *Andropogon bicornis* L. (doadora nativa - a) e *Andropogon gayanus* Kunth. (doadora exótica - b) incorporado ao solo no crescimento da parte aérea e radicular da espécie cultivada *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR. As plântulas foram crescidas por 13 dias em regime de temperatura de 17/27°C (noite/dia) com fotoperíodo de 12h (luz branca). Nível de significância (probabilidade) dos efeitos dos tratamentos em relação ao controle: * significativo a 5%; ** significativo a 1%; *** significativo a 0.1%. Dados não marcados com asteriscos não foram significativos. GLMMs (Nível de Confiança: 0.95).

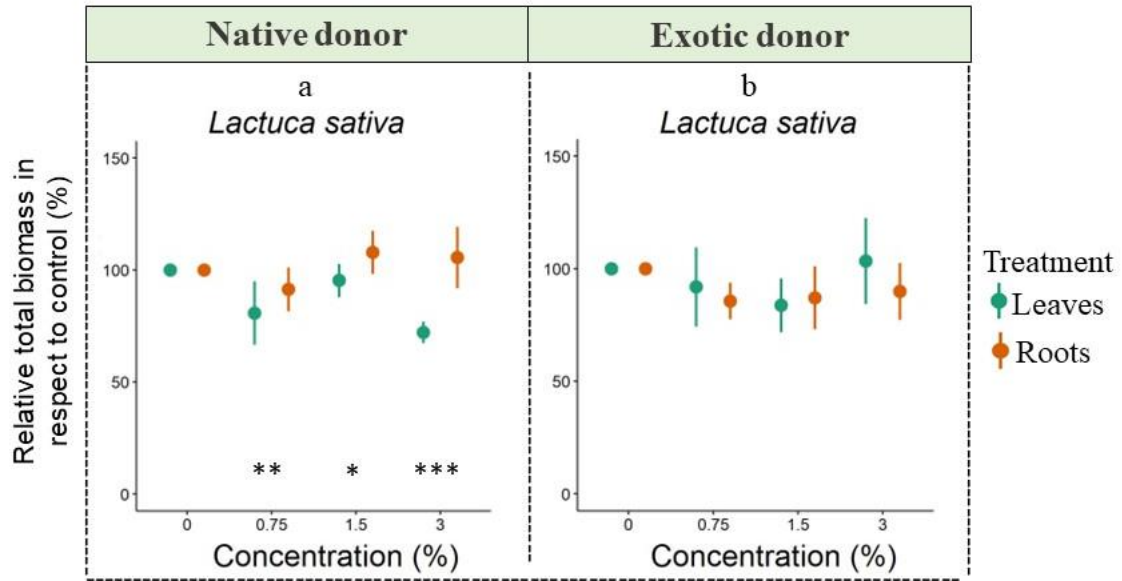


Fig. 8. Influência de folhas e raízes de *Andropogon bicornis* L. (doadora nativa - a) e *Andropogon gayanus* Kunth. (doadora exótica - b) incorporado ao solo na biomassa total de *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR. As plântulas foram crescidas por 13 dias em regime de temperatura de 17/27°C (noite/dia) com fotoperíodo de 12h (luz branca). Nível de significância (probabilidade) dos efeitos dos tratamentos em relação ao controle: * significativo a 5%; ** significativo a 1%; *** significativo a 0.1%. Dados não marcados com asteriscos não foram significativos. GLMMs (Nível de Confiança: 0.95).

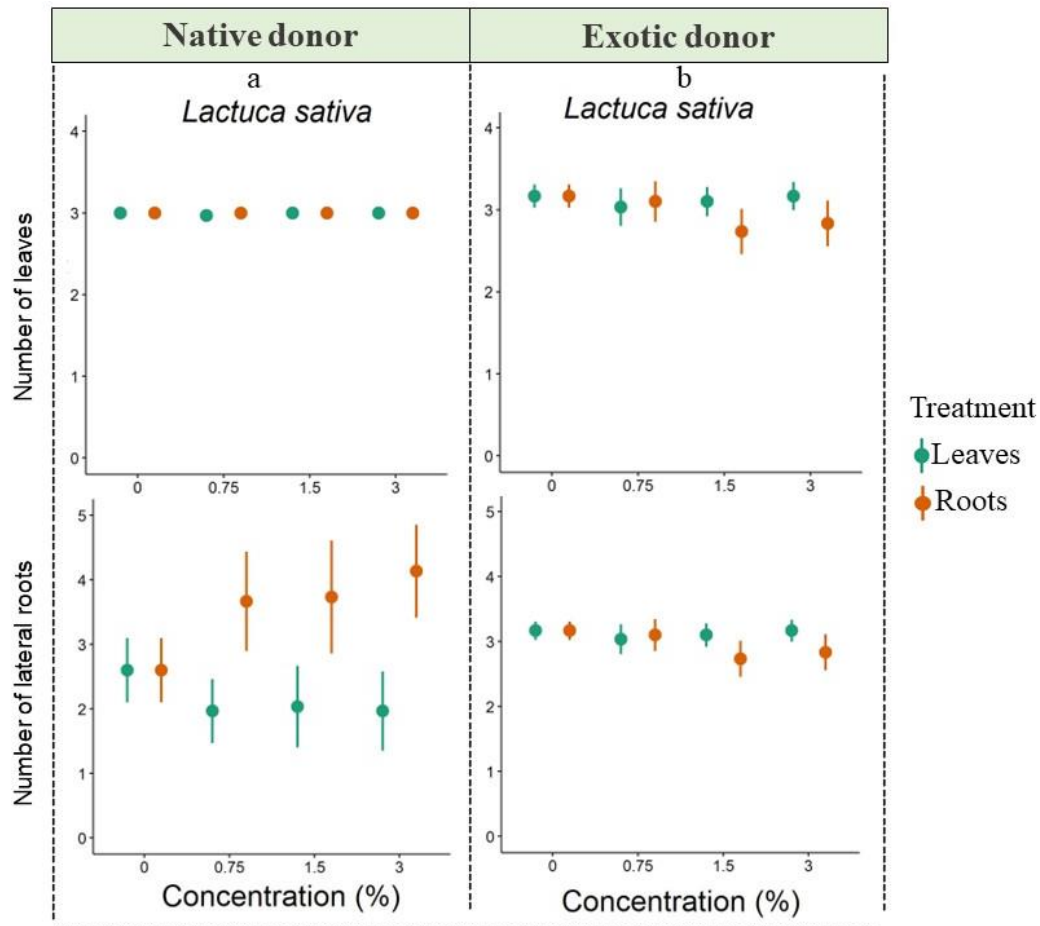


Fig. 9. Influência de folhas e raízes de *Andropogon bicornis* L. (doadora nativa - a) e *Andropogon gayanus* Kunth. (doadora exótica - b) incorporado ao solo no número de folhas e raízes laterais de *Lactuca sativa* var. Grand Rapids TBR. As plântulas foram crescidas por 13 dias em regime de temperatura de 17/27°C (noite/dia) com fotoperíodo de 12h (luz branca). Nível de significância (probabilidade) dos efeitos dos tratamentos em relação ao controle: * significativo a 5%; ** significativo a 1%; *** significativo a 0.1%. Dados não marcados com asteriscos não foram significativos. GLMMs (Nível de Confiança: 0.95).

Anexo I: Artigo produzido dentro do plano de trabalho originalmente proposto e antes de ser modificado em decorrência da pandemia

Artigo

Hoehnea 48: e012021, 4 tab., 2 fig., 2021

<https://doi.org/10.1590/2236-8906-01/2021>

Efeitos do Tegumento e teor de água de sementes de *Plathymenia reticulata* e *Stryphnodendron adstringens* na tolerância a choques térmicos

[Cristiele dos Santos Souza](#)¹, [Maiky Lopes Paulo](#)¹, [José de Oliveira Cruz](#)¹, [Tayara Colins Nunes](#)¹, [Stéfani Karoline Melo Carvalho](#)¹, [Eloisa do Vale Nogueira](#)¹, [Ana Carolina Tavora Lima Alves](#)¹, [Anabele Stefânia Gomes](#)¹ e [Fabian Borghetti](#)^{1,2}

Como citar: Souza, C.S., Paulo, M.L., Cruz, J.O., Nunes, T.C., Carvalho, S.K.M., Nogueira, E.V., Alves, A.C.T.L., Gomes, A.S. & Borghetti, F. 2021. Efeitos do Tegumento e teor de água de sementes de *Plathymenia reticulata* e *Stryphnodendron adstringens* na tolerância a choques térmicos. Hoehnea 48: e012021. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-01/2021>

ABSTRACT - (Effects of the seed coat and water content on the tolerance to heat shock among seeds of *Plathymenia reticulata* Benth. and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Fabaceae)). Seed coat and water content may be direct determinants of seed tolerance to heat shocks, which may also be determined by the origin of the seeds. To check this, seeds of *Plathymenia reticulata* and *Stryphnodendron adstringens* were collected in the north of Minas Gerais State (representing a dry savanna) and in the northeast of Mato Grosso State (wet savanna) of the Cerrado biome and subjected to heat shocks of 110, 140 and 170 °C for 2.5 minutes under three conditions; intact, scarified, and scarified and soaked. Soaked and scarified seeds of both species germinated more quickly. For both species, seeds from dry savanna showed lower initial water content and slower germination, but greater tolerance to heat shocks than seeds from wet savannas. No survival was detected among seeds of *P. reticulata* after treatment of 140 °C, while seeds of *S. adstringens* from dry savannas tolerated treatment of 170 °C, regardless of being scarified and imbibed or not. We conclude that seeds of *P. reticulata* have a lower tolerance to heat shock than seeds of *S. adstringens*, that imbibed seeds are less tolerant to heat shock than non-imbibed seeds and that seeds from dry savannas are more tolerant to heat shock than those from wet savannas

Keywords: Cerrado, heat shock, savanna, scarification, water content

RESUMO - (Efeitos do tegumento e do teor de água de sementes de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Fabaceae) na tolerância a choques térmicos). O tegumento e conteúdo de água das sementes podem interferir na sua tolerância a choques térmicos, assim como o seu ambiente de origem. Para testar essas possibilidades, sementes de *Plathymenia reticulata* e *Stryphnodendron adstringens* foram coletadas no norte do Estado de Minas Gerais (representando savana seca) e no nordeste do Estado do Mato Grosso (representando savana úmida) do bioma Cerrado, e suas respostas a choques térmicos de 110, 140 e 170 °C por 2,5 minutos foram avaliadas sob diferentes condições; intactas, escarificadas, e embebidas após escarificação. Sementes escarificadas e embebidas germinaram mais rapidamente para ambas as espécies. Sementes de savana seca apresentaram menor teor de água inicial e germinação mais lenta para ambas as espécies, porém maior tolerância a choques térmicos que sementes de savana úmida. Sementes de *P. reticulata* não sobreviveram após tratamento de 140 °C, mas sementes de *S. adstringens* de savana seca suportaram tratamento de 170 °C, independentemente de estarem escarificadas e/ou embebidas. Conclui-se que sementes de *P. reticulata* são menos tolerantes a choques térmicos que sementes de *S. adstringens*, que sementes secas são mais tolerantes a choques térmicos que sementes embebidas, e que sementes de savanas secas são mais tolerantes a choques térmicos que sementes de ambientes úmidos.

Palavras-chave: Cerrado, choque térmico, conteúdo de água, escarificação, savana

Introdução

Os atributos fisiológicos de espécies do Cerrado são resultantes de processos ecológicos ocorrentes ao longo de sua formação (Eiten 1972, Goodland & Ferri 1979, Scariot *et al.* 2005), entre eles o desenvolvimento de tolerância a filtros ambientais típicos de ambientes savânicos, como as queimadas (Simon *et al.* 2009). Os filtros ambientais atuam particularmente e podem ser mais determinantes da germinação e recrutamento, pois trata-se de um período de alto risco e mortalidade do ciclo de vida das plantas (Fenner

& Thompson 2005, Schmidt *et al.* 2005). Em função disto, sementes ocorrentes em ambientes suscetíveis ao fogo, como é o caso do Cerrado, podem apresentar estratégias que possibilitam maior tolerância a choques térmicos, como tegumento rígido (Rolston 1978), frutos protetores (Cirne & Miranda 2008) e menor grau de umidade das sementes (Tangney *et al.* 2018). Como o Cerrado apresenta tipos fisionômicos que diferem quanto à disponibilidade de água e grau de umidade do meio (Ribeiro & Walter 2008), e ao mesmo tempo são sujeitos a queimadas frequentes (Coutinho 1982), tornam-se válidas investigações das

1. Universidade de Brasília, Departamento de Botânica, Campus Universitário Darcy Ribeiro, s/n, Asa Norte, 70.910-900 Brasília, DF, Brasil
2. Corresponding Author: borghetti.fabian@gmail.com

consequências de processos sazonais de pluviosidade e fogo na sobrevivência e germinação de sementes, e na sua tolerância ao fogo.

No caso específico das sementes, o choque térmico ocasionado pela passagem de fogo pode interferir na viabilidade (Schmidt *et al.* 2005), quebra de dormência (Ooi *et al.* 2006) e nos padrões germinativos (Ooi *et al.* 2009, Bouchardet *et al.* 2015). Sementes com certo grau de embebição podem ser mais impactadas pela passagem do fogo, visto que seus tecidos embrionários se encontram mais hidratados e, conseqüentemente, enzimas e proteínas estão em maior atividade e mais suscetíveis a agentes do meio (Salgado-Labouriau 1973, Castro & Hilhorst 2004a, Baskin & Baskin 2014), o que pode comprometer seu metabolismo, viabilidade e germinação (Salgado-Labouriau 1973, Labouriau 1983).

O nível de hidratação das sementes é dependente de sua capacidade de embebição, por sua vez relacionada ao grau de permeabilidade do tegumento. Sementes com dormência física, por exemplo, apresentam baixa permeabilidade, e passam a requerer escarificação mecânica ou química para embeber (Lemos-Filho *et al.* 1997, Carvalho & Nakagawa 2012). Se por um lado a escarificação torna a embebição mais rápida, por outro expõe o embrião a estresses, visto que o tegumento também funciona como uma barreira de proteção física (Pacheco & Matos 2011). Assim, algumas questões emergem deste cenário; a tolerância a choques térmicos pode estar condicionada a presença de um tegumento que confere proteção física ao embrião da semente. Por outro lado, a tolerância a choques térmicos pode estar também relacionada a um baixo teor de água da semente, tornando o embrião mais resistente a este estresse. Sementes escarificadas e embebidas podem ser menos tolerantes a choques térmicos tanto por estarem hidratadas quanto pelo fato de o embrião estar mais exposto ao tratamento devido a ruptura do tegumento. Assim, o uso de sementes que contenham diferentes conteúdos de água, escarificadas ou não, e embebidas ou não, poderia contribuir para distinguir efeitos tegumentares de efeitos do grau de hidratação dos tecidos na sua tolerância a choques térmicos.

Buscando investigar estas possibilidades, foram selecionadas duas espécies pertencentes à família Fabaceae, cujas sementes apresentam dormência física, *Plathymentia reticulata* Benth. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. Estas espécies são encontradas em regiões de Cerrado sujeitas a diferentes condições climáticas, como no Estado de Minas Gerais (região mais seca) e no Estado do Mato Grosso (região mais úmida). Coletou-se sementes de populações de ambas as áreas para se investigar as respostas de sementes intactas (sem escarificação), escarificadas e embebidas a tratamentos de choques térmicos simulando o fogo. Nossos objetivos foram: (1) Verificar se sementes oriundas de populações ocorrentes em áreas mais secas e mais úmidas diferem no seu conteúdo de água; (2) Testar se sementes hidratadas são mais sensíveis aos choques térmicos que sementes não hidratadas; (3) Investigar se sementes com o tegumento intacto são mais tolerantes aos choques térmicos que aquelas com o tegumento escarificado.

Material e Métodos

Caracterização das espécies-alvo - As espécies selecionadas para esse estudo foram *Plathymentia reticulata*, popularmente conhecida como vinhático-do-campo ou amarelinho, e *Stryphnodendron adstringens* o popular barbatimão (Lorenzi 1992). Ambas são heliófitas, xerófitas, sendo encontradas em formações abertas do Cerrado, em particular nas savanas. Em Caesalpinioideae é comum ocorrer dormência por impermeabilidade do tegumento devido a camada de células com paredes espessas e recobertas externamente por uma camada cerosa (Popinigis 1985, Carvalho & Nakagawa 2012).

Áreas de coleta de sementes - As sementes foram coletadas em áreas de cerrado *sensu stricto* do bioma Cerrado. Sementes de *Stryphnodendron adstringens* foram coletadas no município de Montes Claros, na área de reserva do Centro de Agricultura Alternativa do Norte de Minas (CAA/NM) (16°25.575'S e 44°02.118'W). Sementes de *Plathymentia reticulata* foram coletadas no Parque Estadual Caminhos das Gerais, município de Monte Azul (14°45'15"30"S e 43°15'42"45"W), e ambas as áreas representando uma savana seca no presente estudo. Já ao nordeste do Estado do Mato Grosso, no caso representando uma savana úmida, sementes de ambas as espécies foram coletadas no Parque Municipal do Bacaba, município de Nova Xavantina (14° 42.932'S e 52° 21.146'W). As informações climáticas destas regiões estão apresentadas na tabela 1. No Estado de Minas Gerais, as áreas de coleta fazem transição com a caatinga, enquanto no Estado do Mato Grosso a área de coleta faz transição com a Amazônia. Diásporos maduros e em fase de dispersão foram coletados em outubro de 2016, de no mínimo 10 matrizes de cada população espaçadas entre si por no mínimo 100 metros, a fim buscar maior variabilidade genética (Piña-Rodríguez *et al.* 2004). Após a coleta, os diásporos foram retirados dos frutos, selecionados quanto ao seu estado físico, limpos de resíduos e impurezas e armazenados sob refrigeração a 8°C, em embalagens de papel no Laboratório de Termobiologia da Universidade de Brasília até o início dos experimentos em agosto de 2019.

Desenho experimental - Inicialmente foi feita a mensuração de atributos morfológicos (massa fresca e seca) e biofísicos (teor de água) das sementes. Para tanto, foram calculadas as médias de massa fresca de amostras de 50 sementes (pesadas individualmente) para cada espécie e de cada região. Para obtenção da massa seca as sementes foram mantidas em estufa de circulação forçada a 105°C por 48 horas, e pesadas novamente. Amostras de sementes escarificadas foram também colocadas para embeber em placas de Petri revestidas com papel de filtro umedecido com água destilada em abundância, sob regime térmico de 18-30 °C (em ambiente isolado e com luz indireta), e pesadas novamente após 24 horas. Esta medida constituiu-se a massa túrgida das sementes. De posse dos valores de massa fresca e seca foi possível determinar o teor de água inicial das sementes (TAS), conforme Soltani *et al.* (2006). Para calcular o teor de água túrgida (embebida) foi usada a mesma fórmula, substituindo a massa fresca pela massa túrgida.

Para avaliar os efeitos dos choques térmicos, sementes de ambas as regiões (savana seca e úmida) foram separadas

Tabela 1. Precipitação e temperatura média anual registradas para as cidades de Montes Claros (Estado de Minas Gerais - MG), Monte Azul (MG) e Xavantina (Estado do Mato Grosso), Brasil, para o período de 2007 a 2015. (Fonte: INMET, disponível em www.inmet.gov.br).

Table 1. Precipitation and annual average temperature registered for the cities of Montes Claros (Minas Gerais State - MG), Monte Azul (MG) and Xavantina (Mato Grosso State - MT), Brazil, from 2007 to 2015. (Source: INMET, available at www.inmet.gov.br).

Cidade	Estado	Precipitação média anual (mm)	Temperatura média anual (°C)
Montes Claros	Minas Gerais	750-1.000	22-23
Monte Azul	Minas Gerais	500-750	22-23
Xavantina	Mato Grosso	1.500-1.750	24-26

em três grupos amostrais contendo 50 sementes cada: 1. Sementes não escarificadas; 2. Sementes escarificadas; 3. Sementes escarificadas e embebidas. No tratamento sem escarificação, sementes intactas foram submetidas diretamente aos choques térmicos. No tratamento de escarificação, foi feito um pequeno rompimento no tegumento na região oposta ao hilo com o auxílio de alicate. No tratamento de escarificação e embebição, sementes foram escarificadas e embebidas por 24 horas antes dos choques térmicos, conforme descrito acima. Cada grupo de sementes passou por choques térmicos independentes em estufas reguladas para temperaturas de 110, 140 e 170 °C por 2,5 minutos (Ribeiro & Borghetti 2013, Ramos *et al.* 2016). O controle foi constituído por sementes não sujeitas aos choques térmicos. Após os tratamentos, as sementes foram dispostas para germinar em placas de Petri revestidas com papel de filtro umedecido com água destilada, em cinco repetições com 10 sementes cada, sob uma amplitude térmica entre 18-30 °C, em ambiente isolado e com luz indireta. Foram consideradas germinadas as sementes que apresentavam a curvatura geotrópica da raiz (Labouriau 1983). Os experimentos foram monitorados a cada 24 horas, durante oito dias. As sementes germinadas foram contadas e descartadas diariamente. Após o término de cada experimento, foi realizado o teste de viabilidade das sementes não germinadas usando a solução de cloreto de tetrazólio a 1% (Leist *et al.* 2003). As sementes foram expostas a solução de tetrazólio durante 24 horas sob temperatura constante de 28 °C, no escuro. As sementes foram consideradas viáveis quando os embriões foram corados de vermelho ou rosa escuro (Peters 2000). Sementes cujo tegumento dificultou a exposição do embrião foram escarificadas e colocadas para germinar por mais três dias a fim de facilitar o corte para checar sua viabilidade.

Medidas de germinação - Ao final dos experimentos foram calculados o percentual de germinação (G) e o tempo médio de germinação (TMG) em horas, conforme Labouriau (1983):

$$G = (\sum ni) / N \cdot 100$$

$$TMG = (\sum ni \cdot ti) / (\sum ni)$$

$\sum n_i$ = número total de sementes germinadas

N = número de sementes colocadas para germinar

n_i = número de sementes germinadas dentro de determinado intervalo de tempo

t_i = tempo de incubação

A porcentagem de germinação é resultante do total de sementes germinadas em relação à quantidade de sementes dispostas para germinar, enquanto o tempo médio de germinação corresponde à média do tempo necessário para que determinado conjunto de sementes germine (Borghetti & Ferreira 2004). Para determinar o grau de tolerância das sementes aos choques térmicos, entretanto, foi realizada a soma das sementes germinadas com as sementes não germinadas, mas ainda viáveis, ao final dos experimentos.

Análises estatísticas - As sementes das duas regiões (Estados de Minas Gerais e Mato Grosso) foram comparadas quanto aos atributos morfológicos (massa fresca e seca) e biofísicos (teor de água inicial) usando o teste t Student. Os dados de sobrevivência (germinabilidade + viabilidade) e tempo de germinação foram submetidos ao Modelo Linear Generalizado (GLM) tendo como variáveis preditoras: espécie, região de origem, tratamentos de escarificação e de choques térmicos. Todas as análises foram realizadas no *software* R versão 3.3 (R Core Team 2015).

Resultados e Discussão

Atributos morfológicos e biofísicos das sementes - Sementes de *Plathymenia reticulata* de savana seca (Estado de Minas Gerais) apresentaram valores médios de massa fresca, seca e túrgida (40, 37 e 92 mg, respectivamente) significativamente maiores que aquelas de savana úmida (30, 28 e 65 mg, respectivamente) (tabela 2). Em contrapartida, sementes de *Stryphnodendron adstringens* de savana úmida (Estado do Mato Grosso) apresentaram maiores valores de massa fresca (80 mg) e seca (73 mg) que aquelas de savana seca (65 e 60 mg, respectivamente) (tabela 2). Pelo exposto, o ambiente de origem foi determinante da massa das sementes, porém, os efeitos foram espécie-específicos.

Encontramos tendência de o teor de água inicial ser maior para sementes provenientes de savana úmida, entretanto, apenas sementes de *P. reticulata* apresentaram diferença estatística em comparação às sementes de savana seca (tabela 2). As sementes de espécies que se desenvolvem em ambientes onde déficit de água e amplitude térmica são comuns geralmente apresentam menor teor de água e maior tolerância ao dessecação, o que pode favorecer sua sobrevivência pós-dispersão (Hong & Ellis 1998, Tweddle *et al.* 2003, Pritchard *et al.* 2004, Joët *et al.* 2016). Em contrapartida, sementes de ambiente úmido tendem a ser mais sensíveis à dessecação, o que as torna mais vulneráveis ao dessecação (Berjak & Pammenter 2001, Kermode & Finch-Savage 2002, Ribeiro & Borghetti 2014).

Tabela 2. Média da massa fresca, massa seca, massa túrgida e teor de água inicial e túrgida de sementes de *Plathyenia reticulata* Benth. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. oriundas de populações do Estado do Mato Grosso (MT) e do Estado de Minas Gerais (MG), Brasil. Comparações entre populações de ambiente mais úmido (MT) e mais seco (MG). Nível de confiança usado: 0,95.

Table 2. Average fresh mass, dry mass, turgid mass and initial and turgid water content of *Plathyenia reticulata* Benth. and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. seeds from populations occurring in the States of Mato Grosso (MT) and Minas Gerais (MG), Brazil. Comparisons between populations from a wetter (MT) and a drier (MG) environment. Confidence level used: 0.95.

Espécie	Estado	Massa fresca (mg)	Massa seca (mg)	Massa túrgida (mg)	Teor de água (%)	Teor de água túrgida (%)
<i>Plathyenia reticulata</i>	MT	30,9	28,0	65,0	9,385	56,94
	MG	40,0	37,0	92,0	7,500	58,62
		P<0,01**	P<0,01**	P<0,01**	P<0,01**	P<0,01**
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	MT	80,0	73,0	200,0	8,750	63,16
	MG	65,0	60,0	197,0	7,692	69,41
		P<0,01**	P<0,01**	P=0,58	P=0,60	P<0,05*

Nota: * significativo a 5%; ** significativo a 1%; *** significativo a 0,1% de probabilidade. Dados que não foram significativos não apresentaram asteriscos.

Sementes de regiões úmidas, como as matas tropicais, fazem uso de maior quantidade de água para desencadear a germinação, o que pode estar relacionado ao fato de germinarem em solos com potenciais menos negativos (≤ -0.5 MPa) que sementes de ambientes secos (Dürr *et al.* 2014), cuja habilidade de germinar a potenciais hídricos mais negativos (≥ -0.6 MPa) pode se tornar determinante (Souza 2019, Gurvich *et al.* 2017, Lima & Meiado 2018). Entretanto, encontramos que sementes de *S. adstringens* e *P. reticulata* colhidas na savana seca, no Estado de Minas Gerais, apresentaram maior teor de água túrgida que aquelas oriundas do Estado do Mato Grosso, sugerindo que tais sementes precisam de um maior volume de água para desencadear a germinação (tabela 2). Como sementes de *P. reticulata* da savana seca apresentam menor massa e teor de água inicial que sementes de savana úmida (tabela 2), seu maior volume de embebição pode estar relacionado com importante adaptação a ambientes mais secos (Kikuzawa & Koyama 1999, Norden *et al.* 2009). Pode ser que seu maior volume de embebição seja decorrente de que sementes de savana seca apresentem potenciais hídricos mais negativos que sementes de savanas úmidas.

Atributos germinativos das sementes - As sementes intactas apresentaram maior sobrevivência após exposição aos choques térmicos quando comparadas aquelas que foram previamente escarificadas, com destaque para sementes de *P. reticulata* (tabela 3, figura 1). O tegumento de sementes de Fabaceae é geralmente composto por uma ou mais camadas de células paliçádicas impermeáveis que proporcionam proteção mecânica ao embrião e podem auxiliar na tolerância a agentes externos, como o fogo (Rolston 1978, Baskin & Baskin 2014). Desta maneira, o rompimento do tegumento pode tornar a semente mais suscetível ao fogo em comparação àquelas de tegumento intacto.

De modo similar, sementes de ambas as espécies que foram escarificadas e embebidas antes dos choques térmicos apresentaram maior mortalidade que aquelas que foram apenas escarificadas (tabela 3, figura 1). A embebição das sementes está associada com a solubilização e reativação

Tabela 3. Teste de comparações múltiplas (teste de Tukey) dos efeitos dos fatores espécie, origem da coleta das sementes e tratamento de choques térmicos na sobrevivência (geminabilidade + viabilidade) das sementes de *Plathyenia reticulata* Benth. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville., oriundas de savanas ocorrentes nos Estados do Mato Grosso e de Minas Gerais sem escarificação, escarificadas, e escarificadas + embebidas. Nível de confiança usado: 0,95.

Table 3. Multiple comparisons test (Tukey test) of the effects of the factor's origin of seed collection, species and heat shock treatments on survival (germinability + viability) of seeds of *Plathyenia reticulata* Benth. and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. collected in savannas of Mato Grosso and Minas Gerais States. Treatments were no-scarification, scarification, and scarification + imbibition. Confidence level used: 0.95.

Variáveis	p-values
Escarificada × não escarificada	<0,05 *
Escarificada e embebida × não escarificada	0,98
Escarificada e embebida × escarificada	<0,05 *
Estados de Minas Gerais × Mato Grosso	0,12
0-110 °C	<0,001 ***
0-140 °C	<0,001 ***
0-170 °C	<0,001 ***
110-140 °C	<0,001 ***
110-170 °C	<0,001 ***
140-170 °C	0,1

Nota: * significativo a 5%; ** significativo a 1%; *** significativo a 0,1% de probabilidade. Dados que não foram significativos não apresentaram asteriscos.

de enzimas e outras proteínas pertencentes ao aparato metabólico que leva à germinação, e nessa condição tornam-se mais sensíveis a temperaturas extremas (Salgado-Labouriau 1973, Borghetti & Ferreira 2004, Baskin & Baskin 2014). Estudos similares mostraram que sementes de

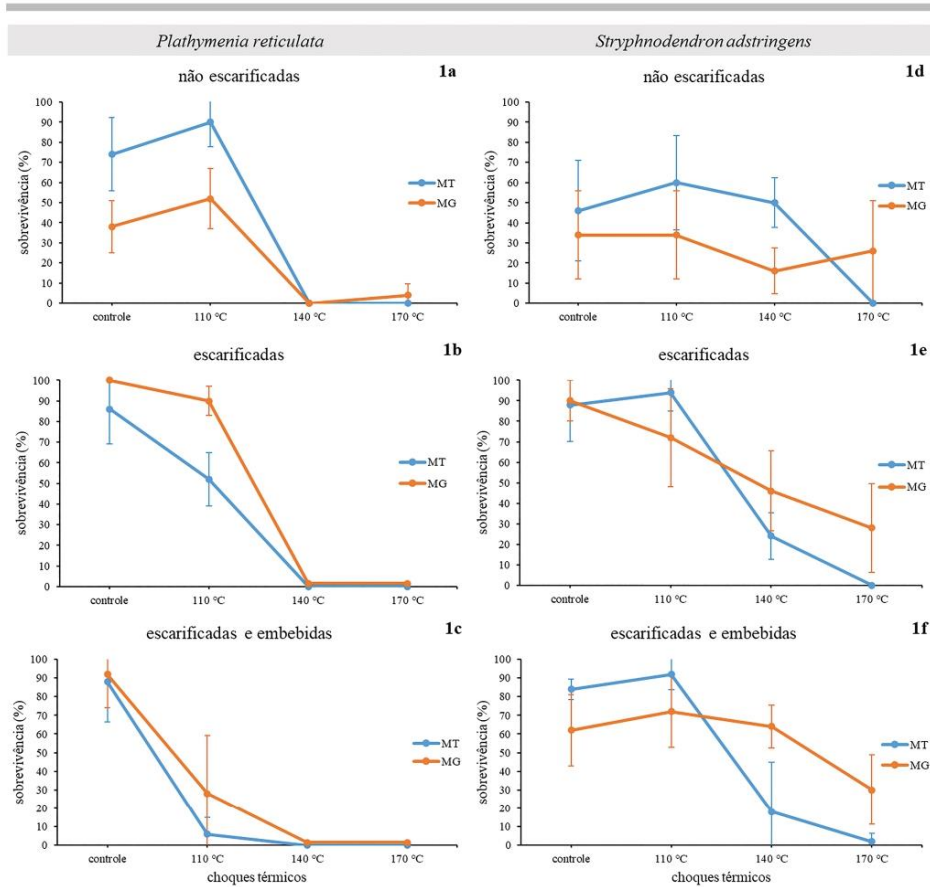


Figura 1. Sobrevivência (germinabilidade + viabilidade) de sementes de *Plathymentia reticulata* Benth. (a, b, c) e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (d, e, f), oriundas de populações ocorrentes em savanas próximas das cidades de Montes Claros e Monte Azul (Estado de Minas Gerais - MG) e próximas a Nova Xavantina (Estado do Mato Grosso - MT), Brasil, submetidas a choques térmicos de 110, 140 e 170 °C sob três condições experimentais: sementes não escarificadas, sementes escarificadas e sementes escarificadas + embebidas. Foram utilizadas sementes coletadas em populações de savana úmida (MT) e savana seca (MG). Cada tratamento foi conduzido com uma amostra de 50 sementes, coletadas em outubro de 2016. Comparações feitas pelo teste t Student. Nível de confiança usado: 0,95.

Figure 1. Survival (germinability + viability) of seeds of *Plathymentia reticulata* Benth. (a, b, c) and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (d, e, f) collected from populations occurring in Montes Claros and Monte Azul, Minas Gerais State (MG) and Nova Xavantina, Mato Grosso State (MT), Brazil, and submitted to heat shocks of 110, 140 and 170 °C for 2.5 min. Heat shocks were applied to seeds under three different conditions; non-scarified, scarified and scarified plus imbibed. Comparisons were also made between populations from wet (MT) and dry (MG) savannas. Samples of 50 seeds from each region, collected in October 2016 were compared using the Student t test. Confidence level used: 0.95.

mata são menos tolerantes a choques térmicos que sementes de savanas (Ribeiro & Borghetti 2014), o que pode tanto estar relacionado ao fato de serem provenientes de ambientes não propensos a queimadas, como por possuírem maior conteúdo de água quando dispersas (Ribeiro & Borghetti 2014). Em conjunto, nossos estudos mostram que o nível de hidratação está entre os determinantes da tolerância das sementes a choques térmicos (Tangney *et al.* 2018).

Encontramos que sementes de *P. reticulata*, tanto de savana seca como úmida, não toleraram choques térmicos de 140 °C (figura 1), mas sementes de *S. adstringens* de savana seca sobreviveram até a tratamento a 170 °C (figura 1). Tolerar altas temperaturas representa um atributo importante para o recrutamento em savanas, cuja dinâmica do banco de sementes é afetada por queimadas (Andrade & Miranda 2010, Ooi 2012), e cujos impactos podem ser positivos, como a germinação, ou negativos, como a morte

das sementes (Auld & Denham 2006, Newton *et al.* 2006, Ooi *et al.* 2014). Durante a passagem de fogo, a temperatura na superfície do solo pode atingir valores entre 57 e 330 °C a 1 cm de altura do solo em savanas mais úmidas, e entre 288 e 350 °C em formações mais secas (Miranda *et al.* 1993, Schmidt 2011). O fogo representa determinante filtro ambiental para o recrutamento via sementes, atuando também no estágio de plântula e mesmo em indivíduos adultos, o que pode levar a exclusão de espécies sensíveis a este agente em ambientes sujeitos a queimadas frequentes (Bond *et al.* 2005, Keeley *et al.* 2011, Jaureguiberry & Diaz 2015, Ribeiro *et al.* 2015). Nossos resultados mostram que sementes de *S. adstringens* providas da savana seca são mais tolerantes a choques térmicos que sementes coletadas na savana úmida.

É sabido que choques térmicos podem desencadear a quebra de dormência em sementes de ambientes propensos a queimadas (Ooi *et al.* 2014). No caso do Cerrado, nem sempre os choques térmicos promoveram a germinação de sementes de espécies arbóreas, embora elas possam apresentar maiores taxas de sobrevivência após choque térmico que aquelas de ambientes úmidos (Ribeiro *et al.* 2013, Ribeiro *et al.* 2015). Temperaturas mais altas que 100 °C por 5 minutos reduzem a taxa de germinação de *Dalbergia miscolobium* e *Plathymenia reticulata* (Bouchardet *et al.* 2015). Este efeito é percebido em sementes de outras espécies pertencentes à família Fabaceae que apresentaram redução significativa na germinação após o fogo, provavelmente devido à combinação de altas temperaturas e maiores tempos de exposição (Daibes *et al.* 2017). Nossos resultados mostram que para as duas espécies estudadas os choques térmicos a partir de 110 °C por 2,5 minutos reduzem consideravelmente a sobrevivência das sementes (tabela 3, figura 1). Contudo, sementes de *S. adstringens* oriundas da savana seca foram as que apresentaram maior tolerância aos choques térmicos entre todas as condições experimentais testadas.

Influência dos tratamentos no tempo médio de germinação - As sementes submetidas à escarificação apresentaram, conforme esperado, germinação mais rápida que aquelas não escarificadas (tabela 4, figura 2). Sementes que foram escarificadas, ou escarificadas e embebidas apresentaram aumento no tempo médio de germinação quando expostas a choques térmicos (figura 2). Estudos de Ribeiro & Borghetti (2014) mostraram que, dependendo da temperatura, tratamentos de choques térmicos podem ocasionar aumento no tempo médio de germinação. Isto ressalta que os efeitos do fogo dependerão da intensidade e duração da queimada (Thomas *et al.* 2010) e que tratamentos de choques térmicos são capazes de alterar estratégias associadas ao tempo de germinação, o que pode interferir nas taxas de recrutamento das espécies.

Sementes que além de escarificadas foram também embebidas antes de serem expostas aos choques térmicos apresentaram germinação mais rápida que as sementes não escarificadas (tabela 4, figura 2). A prévia embebição das sementes resulta em germinação mais rápida e uniforme (Castro & Hilhorst 2004b). Assim, sementes previamente escarificadas e embebidas já teriam iniciado as etapas da

Tabela 4. Teste de comparações múltiplas (Tukey Test) dos efeitos das espécies, origem da coleta e tratamento de choques térmicos no tempo médio de germinação das sementes de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville., oriundas de savanas ocorrentes nos Estados do Mato Grosso e de Minas Gerais: não escarificadas, escarificadas, e escarificadas + embebidas. Nível de confiança usado: 0,95.

Table 4. Multiple comparisons test (Tukey test) of the effects of the factor's origin of seed collection, species and heat shock treatments on the mean germination time of seeds of *Plathymenia reticulata* Benth. and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. collected in savannas of Mato Grosso and Minas Gerais States. Treatments were: no-scarification, scarification, and scarification + imbibition. Confidence level used: 0.95.

Variáveis	p-values
Escarificada × não escarificada	<0,001 ***
Escarificada e embebida × não escarificada	<0,001 ***
Escarificada e embebida × escarificada	0,95
Estados de Minas Gerais × Mato Grosso	<0,05 *
0-110 °C	<0,01 **
0-140 °C	<0,01 **
0-170 °C	<0,001 ***
110-140 °C	0,71
110-170 °C	0,13
140-170 °C	0,65

Nota: * significativo a 5%; ** significativo a 1%; *** significativo a 0,1% de probabilidade. Dados que não foram significativos não apresentaram asteriscos.

germinação antes dos tratamentos, e levando a uma germinação mais rápida após tratamentos (Salgado-Labouriau 1973).

O tempo médio de germinação está associado ao ambiente de origem e ao teor de água da semente, por sua vez afetado pelo ambiente (Pelissari *et al.* 2018). Sementes dispersas com maiores conteúdos de água podem ser metabolicamente mais ativas, cumprir etapas que antecedem a germinação e, conseqüentemente, apresentar germinação mais rápida (Pritchard *et al.* 2004, Jayasuriya *et al.* 2012, Hamilton *et al.* 2013). Isto foi observado em nosso estudo para sementes de *P. reticulata* de savana úmida, que apresentou maior teor de água inicial (tabela 2) e germinação mais rápida que aquelas de ambiente mais seco (figura 2), uma estratégia relacionada a espécies de baixa tolerância ao dessecação (Kermode & Finch-Savage 2002).

A origem das sementes também interfere com o tempo médio de germinação (tabela 4). As sementes de savana seca apresentaram, em geral, germinação mais lenta que aquelas de savana úmida (figura 2), algo comum para sementes de ambientes com clima imprevisível e maior sazonalidade hídrica (Venable 2007, Cianciaruso & Batalha 2008, Silveira *et al.* 2012, Fidelis *et al.* 2013). Distribuir a germinação ao longo do tempo aumenta as chances de recrutamento em ambientes sujeitos a

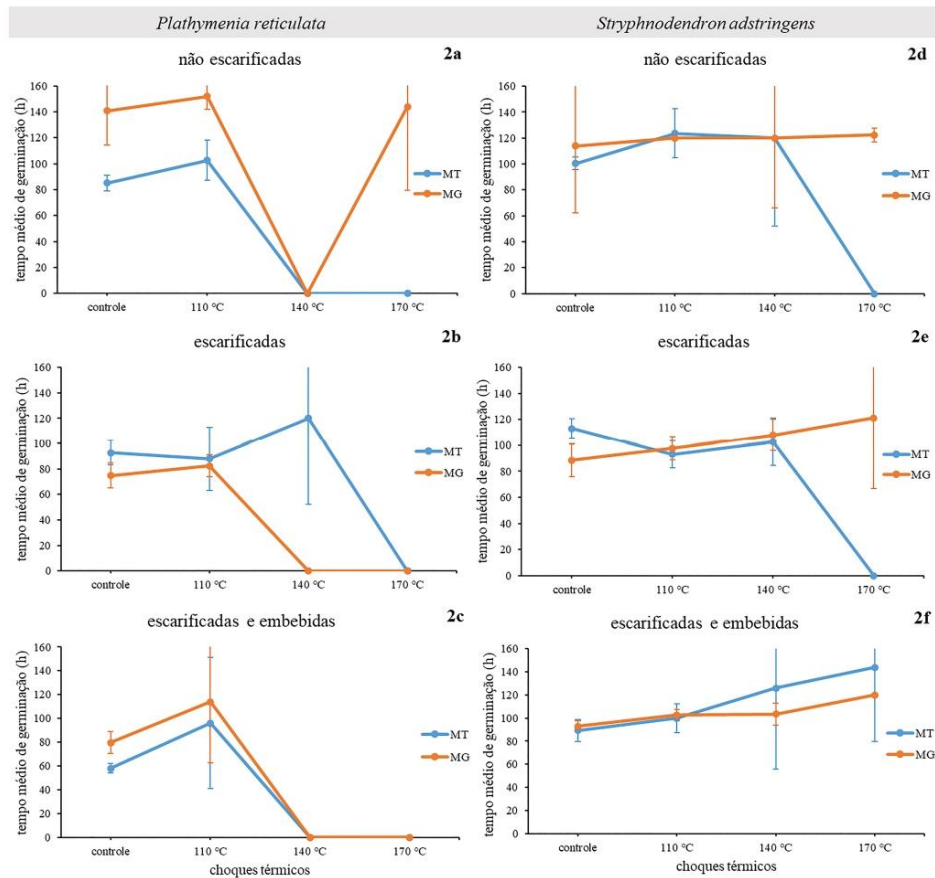


Figura 2. Tempos médios de germinação de sementes de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville, oriundas de populações de Montes Claros e Monte Azul, Estado de Minas Gerais (MG), e Nova Xavantina, Estado do Mato Grosso (MT), Brasil, submetidas a choques térmicos de 110, 140 e 170°C sob três condições experimentais: sementes não escarificadas, sementes escarificadas, e sementes escarificadas e embebidas. Foram utilizadas sementes coletadas em populações de savana úmida (MT) e savana seca (MG). Cada tratamento foi conduzido com uma amostra de 50 sementes, coletadas em outubro de 2016. Comparações feitas pelo teste t Student. Nível de confiança usado: 0,95.

Figure 2. Comparison of the average germination time of *Plathymenia reticulata* Benth. (A, B and C) and *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. (D, E and F) collected from populations occurring in Montes Claros and Monte Azul, Minas Gerais State (MG) and Nova Xavantina, Mato Grosso State (MT), Brazil, and submitted to heat shocks of 110, 140 and 170 °C for 2.5 min. Heat shocks were applied to seeds under three different conditions; non-scarified, scarified and scarified plus imbibed. Comparisons were also made between populations from wet (MT) and dry (MG) savannas. Samples of 50 seeds from each region, collected in October 2016 were compared using the Student t test. Confidence level used: 0.95.

imprevisibilidades climáticas (Venable 2007, Kagaya et al. 2010), como nas formações savânicas de Cerrado (Ribeiro & Walter 2008).

Concluímos que sementes de *Stryphnodendron adstringens* são mais tolerantes aos choques térmicos que

sementes de *Plathymenia reticulata*, e que sementes de savana seca são mais resistentes a choques térmicos que sementes de savana úmida. O rompimento do tegumento afetou a germinação, comprovando sua função na proteção do embrião durante a passagem de fogo. Sementes hidratadas são mais

sensíveis aos choques térmicos, o que em uma circunstância de queimada durante a estação chuvosa pode representar forte impacto na viabilidade do banco de sementes.

Agradecimentos

Fabian Borghetti agradece ao CNPq, pela sua Bolsa de Produtividade (processo 312152/2018-3).

Cristiele dos Santos Souza agradece à CAPES, pela concessão de sua Bolsa de Doutorado (processo 88882.384525/2019-01).

Conflitos de interesse

Não há conflitos de interesse.

Contribuição dos Autores

Cristiele dos Santos Souza, Maiky Lopes Paulo, José de Oliveira Cruz, Tayara Colins Nunes, Stéfani Karoline Melo Carvalho, Eloisa do Vale Nogueira, Ana Carolina Tavora Lima Alves: contribuíram com a coleta e interpretação de dados, além do preparo do manuscrito.

Anabele Stefânia Gomes: contribuiu com o delineamento experimental e análise de dados.

Fabian Borghetti: concebeu a ideia de pesquisa e atuou na revisão do manuscrito.

Literatura citada

- Andrade, L.A.Z. & Miranda, H.S.** 2010. O fator fogo no banco de sementes. *In*: H. S. Miranda (ed.). Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de cerrado: resultados do Projeto Fogo. IBAMA, Brasília, pp.103-119.
- Auld, T.D. & Denhan, A.J.** 2006. How Much Seed Remains in the Soil After a Fire? *Plant Ecology* 187: 15-24.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C.** 2014. What kind of seed dormancy might palms have? *Seed Science Research* 24: 17-22.
- Berg, H., Becker, U. & Matthies, D.** 2005. Phenotypic plasticity in *Carlina vulgaris*: effects of geographical origin, population size, and population isolation. *Oecologia* 143: 220-231.
- Berjak, P. & Pammenter, N.W.** 2001. Seed recalcitrance-current perspectives. *South African Journal of Botany* 67: 79-89.
- BFG.** 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F.** 2005. The Global Distribution of Ecosystems in a World without Fire. *New Phytologist* 165: 525-538.
- Borghetti, F. & Ferreira, A.G.** 2004. Germinação do Básico ao Aplicado. 1 ed. Artmed, Porto Alegre.
- Bouchardet, D.A., Ribeiro, L.M., Sousa, N.A., Aires, S.S. & Miranda, H.S.** 2015. Efeito de altas temperaturas na germinação de sementes de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Dalbergia miscolobium* Benth. *Revista Árvore* 39: 697-705.
- Bradshaw, A.D.** 2006. Unraveling phenotypic plasticity - why should we bother? *New Phytologist* 170: 639-641.
- Carvalho, N.M. & Nakagawa, J.** 2012. Sementes: ciência, tecnologia e produção. 5 ed. FUNEP, São Paulo.
- Castro, R.D. & Hilhorst, H.W.M.** 2004a. Embebição e reativação do metabolismo. *In*: A.G. Ferreira & F. Borghetti (eds.). Germinação: do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre, pp.149-162.
- Castro, R.D. & Hilhorst, H.W.M.** 2004b. Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. *In*: A.G. Ferreira & F. Borghetti (eds.). Germinação: do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre, pp. 51-68.
- Cianciaruso, M.V. & Batalha, M.A.** 2008. A Year in a Cerrado Wet Grassland: a non-seasonal island in a seasonal savanna environment. *Brazilian Journal of Biology* 68: 495-501.
- Cirne, P. & Miranda, H.S.** 2008. Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 197-204.
- Coutinho, L.M.** 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. *In*: B. J. Huntley & B.H. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 273-291.
- Daibes, L.F., Zupo, T., Silveira, F.A. & Fidelis, A.** 2017. A field perspective on effects of fire and temperature fluctuation on Cerrado legume seeds. *Seed Science Research* 27: 74-83.
- Daws, M.I., Gaméné, C.S., Glidewell, S.M. & Pritchard, H.W.** 2004. Seed mass variation potentially masks a single critical water content in recalcitrant seeds. *Seed Science Research* 14: 185-195.
- Daws, M.I., Pritchard, H.W. & Van Staden, J.** 2008. Butenolide from plant-derived smoke functions as a strigolactone analogue: evidence from parasitic weed seed germination. *South African Journal of Botany* 74: 116-120.
- Dürr, C., Dickie, J.B., Yang, X.Y. & Pritchard, H.W.** 2014. Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: contribution to a seed trait database. *Agricultural and forest meteorology* 200: 222-232.
- Eiten, G.** 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38: 201-341.
- Fenner M. & Thompson K.** 2005. The ecology of seeds. *Annals of Botany* 97:151-152.
- Fidelis, A., Lyra, M.F.S. & Pivello, V.R.** 2013. Above and Below-ground Biomass and Carbon Dynamics in Brazilian Cerrado Wet Grasslands. *Journal of Vegetation Science* 24: 356-364.
- Fonseca, M.S. & Silva Júnior, M.C.** 2004. Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília, DF. *Acta Botanica Brasílica* 18: 19-29.

- Goodland, R.J. & Ferri, M.G.** 1979. Ecologia do cerrado. EDUSP, Rio de Janeiro.
- Gurvich, D.E., Pérez, S.R., Bauk, K., Jurado, E., Ferrero, M.C., Funes, G. & Flores, J.** 2017. Combined effect of water potential and temperature on seed germination and seedling development of cacti from a mesic Argentine ecosystem. *Flora: Morphology, Distribution, Funcional Ecology of Plants* 227: 18-24.
- Hamilton, K.N., Offord, C.A., Cuneo, P. & Deseo, M.A.** 2013. A comparative study of seed morphology in relation to desiccation tolerance and other physiological responses in 71 Eastern Australian rainforest species. *Plant Species Biology* 28: 51-62.
- Heringer, E.P. & Ferreira, M.B.** 1972. Árvores úteis no cerrado (I): Vinhático - o gênero *Plathymenia* Benth. *P. foliolosa* Benth. e *P. reticulata* Benth., vinhático da mata e vinhático do campo (par vicariante). *Cerrado* 5: 28-34.
- Hong, T.D. & Ellis, R.H.** 1998. Contrasting seed storage behaviour among different species of Meliaceae. *Seed Science and Technology* 26: 77-95.
- Jaureguiberry, P. & Diaz, S.** 2015. Post-burning regeneration of the Chaco seasonally dry forest: germination response of dominant species to experimental heat shock. *Oecologia* 177: 689-699.
- Jayasuriya, K.M.G., Wijetunga, A.S., Baskin, J.M., & Baskin, C.C.** 2012. Physiological epicotyl dormancy and recalcitrant storage behaviour in seeds of two tropical Fabaceae (subfamily Caesalpinioideae) species. *AoB Plants* 44:1-10.
- Joët, T., Ourcival, J. M., Capelli, M., Dussert, S. & Morin, X.** 2016. Explanatory ecological factors for the persistence of desiccation-sensitive seeds in transient soil seed banks: *Quercus ilex* as a case study. *Annals of botany* 117: 165-176.
- Kagaya, M., Tani, T. & Kachi, N.** 2010. Maternal and Paternal Effects on the Germination Time of Non-dormant Seeds of a Monocarpic Perennial Species, *Aster kantoensis* (Compositae). *Plant Species Biology* 26: 66-72.
- Keeley, J.E., Pausas, J. G., Rundel, P.W., Bond, W.J. & Bradstock, R.A.** 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in plant science* 16: 406-411.
- Kermode, A.R. & Finch-Savage, B.E.** 2002. Desiccation sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development. *In: M. Black & H.W. Pritchard* (eds.). *Desiccation and survival in plants: drying without dying*. CABI Publishing, United Kingdom, pp. 150-174.
- Kikuzawa, K. & Koyama, H.** 1999. Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. *Seed Science Research* 9: 171-178.
- Klink, C.A. & Machado, R.B.** 2005. Conservation of the brazilian cerrado. *Conservation Biology* 19: 707-713.
- Labouriau, L.G.** 1983. A Germinação das Sementes. Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos, Washington.
- Leishman, M.R. & Westoby, M.** 1994. The Role of Seed Size in Seedling Establishment in Dry Soil Conditions -Experimental Evidence from Semi-Arid Species. *British Ecological Society* 82: 249-258.
- Leist, N., Kramer, S. & Jonitz, A.** 2003. ISTA working sheets on tetrazolium testing. Volumes I and II. International Seed Testing Association, Bassersdorf, Switzerland.
- Lemos-Filho, J.P., Guerra, S.T.M., Lovato, M.B. & Scotti, M.R.M.M.L.** 1997. Germinação de sementes de *Senna macranthera*, *Senna multijuga* e *Stryphnodendron polyphyllum*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 32: 357-361.
- Lima, A.T. & Meiado, M.V.** 2018. Effects of seed hydration memory on initial growth under water deficit of cactus from two populations that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. *Plant Species Biology* 33: 268-275.
- Lima, H.C., Queiroz, L.P., Morim, M.P., Souza, V.C., Dutra, V.F., Bortoluzzi, R.L.C., Iganci, J.R.V., Fortunato, R.H., Vaz, A.M.S.F., Souza, E.R., Filardi, F.L.R., Valls, J.F.M., Garcia, F.C.P., Fernandes, J.M., Martins-da-Silva, R.C.V., Perez, A.P.F., Mansano, V.F., Miotto, S.T.S., Tozzi, A.M.G.A., Meireles, J.E., Lima, L.C.P., Oliveira, M.L.A.A., Flores, A.S., Torke, B.M., Pinto, R.B., Lewis, G.P., Barros, M.J.F., Schütz, R., Pennington, T., Klitgaard, B.B., Rando, J.G., Scalon, V.R., Cardoso, D.B.O.S., Costa, L.C., Silva, M.J., Moura, T.M., Barros, L.A.V., Silva, M.C.R., Queiroz, R.T., Sartori, A.L.B., Camargo, R.A. & Lima, I.B.** 2013. *Fabaceae In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.* Disponível em <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/ConsultaPublicaUC/ConsultaPublicaUC.do#CondicaoTaxonCP> (acesso em 20-10-2019).
- Lima, J.E.F.W. & Silva, E.M.** 2008. Recursos hídricos do bioma Cerrado: importância e situação. *In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro* (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp. 151-199.
- Lopes, R.M.F., Freitas, V.L.O. & Lemos Filho, J.P.** 2010. Biometria de frutos e sementes e germinação de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Plathymenia foliolosa* Benth. (Fabaceae - Mimosoideae). *Revista Árvore* 34: 797-805.
- Lorenzi, H.** 1992. Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, São Paulo.
- LPWG (Legume Phylogeny Working Group).** 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44-77.
- Martins, C.C. & Nakagawa, J.** 2008. Germinação de sementes de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville de diferentes origens submetidas a tratamentos para superação de dormência. *Revista Árvore* 32: 1059-1067.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Dias, I.F.O. & Dias, B.F.S.** 1993. Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 313-320.

- Muller-Landau, H.C.** 2010. The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107: 4242-4247.
- Newton, R.J., Bond, W.J. & Ferrante, J.M.** 2006. Effects of Seed Storage and Fire on Germination in the Nut-fruited Restionaceae Species, *Cannomois virgate*. *South African Journal of Botany* 72: 177-180.
- Norden, N., Daws, M. I., Antoine, C., Gonzalez, M. A., Garwood, N. C. & Chave, J.** 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology* 23: 203-210.
- Oliveira, P.E.** 1991. The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. Tese de Doutorado, University of St. Andrews, St. Andrews.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A.** 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In: O.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna.* Columbia University Press, New York, pp. 121-140.
- Ooi, M.K., Auld, T.D. & Whelan, R.J.** 2006. Dormancy and the fire-centric focus: germination of three *Leucopogon* species (Ericaceae) from south-eastern Australia. *Annals Botanic* 98: 421-430.
- Ooi, M.K., Auld, T.D. & Denham, A.J.** 2009. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Global Change Biol* 15: 2375-2386.
- Ooi, M.K.** 2012. Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research* 22: 53-60.
- Ooi, M.K., Denham, A.J., Santana, V.M. & Auld, T.D.** 2014. Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecology and evolution* 4: 656-671.
- Pacheco M.V. & Matos V.P.** 2009. Método para superação de dormência tegumentar em sementes de *Apeiba tibourbou* Aubl. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 4:62-66.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & Mchmon, T.A.** 2007. Updated World Map of Köppen-Geiger Climate Classification. *Hydrology and Earth System Science* 11: 1633-1644.
- Pelissari, F., José, A.C., Fontes, M.A.L., Matos, A.C.B., Pereira, W.V.S. & Faria, J.M.R.** 2018. A probabilistic model for tropical tree seed desiccation tolerance and storage classification. *New forests* 49: 143-158.
- Peters, J.** 2000. *Tetrazolium Testing Handbook.* Contribution No.29 to the Handbook on Seed Testing. Association of Official Seed Analysts, New York.
- Piña-rodrigues, F.C.M., Figliolia, M.B. & Peixoto, M.C.** 2004. Teste de qualidade. *In: A.G. Ferreira & F. Borghetti (eds.) Germinação: do básico ao aplicado.* Artmed, Porto Alegre, pp. 283-297.
- Popinigis, F.** 1985. *Fisiologia de Sementes.* 2 ed. ABRATES, Brasília.
- Pritchard, H.W., Daws, M.I., Fletcher, B.J., Gaméné, C.S., Msanga, H.P. & Omondi, W.** 2004. Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany* 91: 863-870.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T.** 2008. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. *In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (eds.). Cerrado: ecologia e flora.* Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp. 151-199.
- Ribeiro, L.C. & Borghetti, F.** 2014. Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecology* 39: 267-278.
- Ribeiro, L.C., Barbosa, E.R., Langevelde, F. & Borghetti, F.** 2015. The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of vegetation science* 26: 1102-1111.
- Ribeiro, L.C., Pedrosa, M. & Borghetti, F.** 2013. Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biology* 15: 152-157.
- Rolston, M.P.** 1978. Water impermeable seed dormancy. *The Botanical Review* 44: 365-396.
- Salgado-Labouriau, M.L.** 1973. A semente de *Magonia pubescens* St. Hil. - Morfologia e Germinação. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 45: 501-537.
- Sarmento, H.G. dos S., de Souza, A. M.S., Barbosa, M.G., Nobre, D. A. C. & Amaro, H. T. R.** 2015. Determinação do teor de água em sementes de milho, feijão e pinhão-manso por métodos alternativos. *Energia na Agricultura* 30: 249-256.
- Scariot, A., Sousa-Silva, J.C. & Felfili, J.M.** 2005. Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Schmidt, I.B., Sampaio, A.B. & Borghetti, F.** 2005. Efeitos da época da queima sobre a reprodução sexual e estrutura populacional de *Heteroptery pteropetala* (Adr. Juss.), Malpighiaceae, em áreas de Cerrado *sensu stricto* submetidas a queimas bienais. *Acta Botanica Brasílica* 19: 927-934
- Schmidt, I.B.** 2011. Effects of Local Ecological knowledge, Harvest and Fire on Golden-Grass (*Syngonanthus nitens*, Euriocaulaceae), a Non-Timber Forest Product (NTFP) from the Brazilian Savanna. Tese de Pós Doutorado, University of Hawaii at Manoa, Honolulu.

- Schmidt, I.B., Fidelis, A., Miranda, H.S. & Ticktin, T.** 2017. How do the Wets Burn? Fire Behavior and Intensity in Wet Grasslands in the Brazilian Savanna. *Brazilian Journal of Botany* 40: 167-175.
- Silva, A.M., Assad, E.D. & Evangelista, B.A.** 2008. Caracterização Climática do Bioma Cerrado. *In*: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (eds.). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp. 69-88.
- Silveira, F.A.O., Ribeiro, R.C., Oliveira, D.M.T., Fernandes, G.W. & Lemos-Filho, J.P.** 2012. Evolution of physiological dormancy multiple times in melastomataceae from neotropical montane vegetation. *Seed Science Research* 22: 37-44.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R. T. & Hughes, C.E.** 2009. Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359-20364.
- Soltani, A., Gholipour, M. & Zeinali, E.** 2006. Seed reserve utilization and seedling growth of wheat as affected by drought and salinity. *Environmental and Experimental Botany* 55: 195-200.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M.** 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33: 447-457.
- Souza, C.S.** 2019. O microclima de campos secos e campos úmidos e seus impactos na capacidade germinativa de sementes de gramíneas nativas do cerrado. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Distrito Federal.
- Tangney, R., Merritt, D.J., Fontaine, J.B. & Miller, B. P.** 2018. Seed moisture content as a primary trait regulating the lethal temperature thresholds of seeds. *Journal of Ecology* 107: 1093-1105.
- Thomas, P.B., Morris, E.C., Auld, T.D. & Haigh, A.M.** 2010. The interaction of temperature, water availability and fire cues regulate seed germination in a fire-prone landscape. *Oecologia* 162: 293-302.
- Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Baskin, C.C. & Baskin, J.M.** 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology* 91: 194-304.
- Venable, D.L.** 2007. Bet Hedging in a Guild of Desert Annuals. *Ecology* 88: 1086-1090.

Recebido: 04.01.2021

Aceito: 17.08.2021

Editor Associado: Nelson Augusto dos Santos Júnior



ISSN da publicação *online* 2236-8906

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License

Anexo II: Resumo apresentado no 71º Congresso Nacional de Botânica



71º CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA
XIII Encontro de Botânicos do Centro-Oeste

27/06 a 02/07 de 2021
UFG - Goiânia - GO - Brasil

A Botânica e as bases sustentáveis do desenvolvimento científico, tecnológico e social

Uso de gramínea nativa no combate a invasões por espécies exóticas

Souza, Cristiele S.⁽¹⁾; Borghetti, Fabian⁽²⁾. (1,2) Universidade de Brasília, Laboratório de Termobiologia L.G.L.; crissouzabot@outlook.com

Anexo III: Resumo expandido apresentado na 74ª REUNIÃO ANUAL DA SBPC

74ª Reunião Anual da SBPC

2.03.03 - Botânica / Fisiologia Vegetal.

INTERAÇÕES ALELOPÁTICAS ENTRE ESPÉCIES ENVOLVIDAS EM PROJETOS DE RESTAURAÇÃO

Cristiele S. Souza^{1*}, Gabriel Marins², Isabela F. L. G. Camargo³, Larissa B. Lima³, Anabele S. Gomes⁴, Fabian Borghetti⁵

1. Doutoranda em Botânica na Universidade de Brasília (PPGBOT-UnB)
2. Mestrando em Ecologia na Universidade de Brasília (PPGECL-UnB)
3. Estudante de Engenharia Florestal da UnB
4. Doutora em Botânica e técnica do Laboratório de Termobiologia da UnB
5. Professor do Departamento de Ciências Biológicas da UnB/Orientador

Resumo

Investigamos o potencial alelopático de folhas e raízes de *Andropogon bicornis* e *A. gayanus* em duas espécies nativas do Cerrado: *A. fastigiatus* e *Lepidaploa aurea*; e em duas espécies exóticas invasoras: *Melinis minutiflora* e *Stapfochloa elata*. Folhas ou raízes das espécies doadoras foram adicionados ao solo, que por sua vez também foi recolhido nas áreas de coleta, nas proporções de 0.75, 1.5 e 3%. Verificamos a influência dos tratamentos no crescimento da parte aérea e radicular das espécies alvo. *A. gayanus* promoveu efeitos mais brandos em espécies alvo também exóticas. A doadora nativa não se mostrou capaz de reduzir o crescimento das espécies alvo exóticas avaliadas, mas favoreceu o crescimento da também nativa *A. fastigiatus*. Nossos resultados sugerem uma facilitação entre doadora exótica e espécie alvo exótica, que pode permitir sua combinação em alguns ecossistemas. Sugerimos também que o uso conjunto *A. bicornis* e *A. fastigiatus* promova benefícios para a restauração ecológica.

Autorização legal: ICMBio: 71707-1

Anexo IV: Artigo resultante da coleta de dados realizada durante o mestrado, escrito durante o período pandêmico e publicado na Revista American Journal of Botany durante o doutorado.

Received: 16 August 2022 | Accepted: 29 September 2022

DOI: 10.1002/ajb2.16088

RESEARCH ARTICLE



Germination of grass species from dry and wet grasslands in response to osmotic stress under present and future temperatures

Cristiele S. Souza¹ | Desirée M. Ramos² | Eduardo R. M. Barbosa¹ | Fabian Borghetti¹

¹Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil

²Departamento de Biodiversidade, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brazil

Correspondence

Fabian Borghetti, Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.
Email: borghetti.fabian@gmail.com

Abstract

Premise: Seed germination is controlled by the soil microclimate, which is expected to change with the temperature increase and rainfall irregularity predicted for the future. Because changes in soil characteristics directly affect species recruitment, vegetation dynamics and resilience, we investigated how caryopses of native grasses from dry and wet grasslands respond to water stress under current and future temperature regimes.

Methods: Caryopses were collected from 10 grass species in dry and wet grasslands, subjected or not to a fire event, and tested for germination at increasing osmotic potential (0 to -1.0 MPa) at present (17°/25°C) and future (22°/22°C)