

PERTURBAÇÕES E INVASÕES BIOLÓGICAS: AMEAÇAS PARA A BIODIVERSIDADE NATIVA?

Maria Cristina de Oliveira¹

Manoel Cláudio da Silva Júnior²

José Felipe Ribeiro³

RESUMO

O conceito de perturbação postula interrupção do estado de equilíbrio estabelecido incluindo qualquer processo que altere direta ou indiretamente as taxas de nascimento e mortes dos indivíduos presentes. Perturbações e subsequentes mudanças sucessionais têm efeito sobre a riqueza e abundância de espécies modificando a biodiversidade local e regional. Como perturbação é um evento ecológico que leva a novas oportunidades de espaços vagos em uma comunidade para ocorrência de novas espécies, uma das decorrências dessa perturbação são as invasões biológicas pelas plantas exóticas. Estas invasões estão ameaçando a conservação da biodiversidade em diferentes biomas nacionais e internacionais por meio do deslocamento de espécies nativas em seus ambientes naturais e a modificação do funcionamento destes ecossistemas.

Palavras-chave: Perturbação. Espécies invasoras. Biodiversidade.

1. Introdução

1.1. Perturbação

Os ecossistemas estão sujeitos a uma variedade de perturbações que variam no espaço, tempo e magnitude (Glenn-Lewin & der Maarel 1992) e que acontecem em variadas escalas de frequência e intensidade (Connel 1978). Estudiosos, incluindo Charles Lyell em 1832 e Charles Robert Darwin em 1858, já comentavam sobre as alterações que perturbações provocavam na composição de comunidades (Wilkinson 2002).

¹ Mestre em Botânica e Doutora em Ciências Florestais pela Universidade de Brasília. Professora do Centro Educacional Superior de Catalão, CESUC (socristinaoliveira@gmail.com)

² Mestre em Ciências Florestais pela Universidade Federal de Viçosa e Doutor em Ecologia Florestal pela Universidade de Edimburgo. Professor Titular da Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal, Brasília, DF.

³ Mestre em Ecologia pela Universidade de Brasília, Doutor em Ecologia pela University of California - Davis. Pesquisador da Embrapa Cerrados, Brasília, DF.

Existe considerável debate sobre o conceito de perturbação, e sobre o que constitui e não constitui uma perturbação para qualquer ecossistema ou comunidade (Hobbs & Huenneke 1992). O conceito de perturbação varia desde a interpretação como a de Begon *et al.* (1988), que citaram a interrupção da tranquilidade, do repouso, do estado de equilíbrio estabelecido, da interferência decorrente de qualquer ação ou processo, até a de Petraitis *et al.* (1989) que expandiram o conceito, incluindo qualquer processo que altera as taxas de nascimento e mortes dos indivíduos presentes, seja pela morte direta, por afetar o nível de recursos, inimigos naturais, ou competidores que afetam sobrevivência e fecundidade.

Características individuais dos organismos como, por exemplo, crescimento, arquitetura, reprodução e dispersão (Canham & Marks 1985, Collins *et al.* 1985) e também interações antagônicas (Thompson 1985) são afetadas pelas perturbações. Através do efeito coletivo sobre os indivíduos, as populações e as comunidades são também diretamente afetadas, incluindo riqueza (Denslow 1985), dominância e estrutura (Brokaw 1985).

A resposta de qualquer comunidade a perturbações é determinada pelos atributos de história de vida das espécies presentes (Hobbs & Huenneke 1992). Assim, para Noble & Slatyer (1980) a frequência, ou seja, o intervalo de tempo entre distúrbios sucessivos pode ter efeito significativo sobre a resposta da comunidade. Isto acontece porque a composição de espécies muda com o tempo, desde iniciado o distúrbio, e muitas espécies requerem algum tempo subsequente para alcançarem maturidade reprodutiva. Se um novo distúrbio ocorrer antes delas atingirem esse estágio, não existirão propágulos disponíveis para recolonização do local. A resposta de uma determinada comunidade ao distúrbio é, então, consequência da história de vida daquelas espécies disponíveis para recrutamento ou invasão (Noble & Slatyer 1980). Segundo Pickett & White (1985) taxas de crescimento, longevidade, dispersão e outras características das espécies são importantes na determinação da perturbação bem como nas respostas a este.

Embora os distúrbios sejam conhecidos por terem efeitos específicos e complexos, a redução abrupta na intensidade de competição é assumida por ser geral, e tal liberação competitiva é o elemento primário da hipótese do distúrbio intermediário (IDH) (Connell 1978). Essa hipótese prevê que a riqueza de uma comunidade vegetal poderá ser maior, com níveis de distúrbios moderados em frequência e intensidade. Uma suposição fundamental da hipótese é a existência do *trade-off* entre a habilidade de uma espécie para tolerar o distúrbio e sua habilidade para competir. Competidores superiores mostram maior susceptibilidade a distúrbios. Como

consequência, se o distúrbio ocorre com frequência a riqueza diminui, porque as espécies intolerantes aos distúrbios tornam-se localmente extintas (Connel 1978). Se os distúrbios são infrequentes, a riqueza também diminui porque as espécies dominantes ocupam os recursos e eliminam fracos competidores (Connel 1978). Assim, a riqueza mostra ser maior em frequência de distúrbios intermediários quando condições favorecem espécies competitivas e aquelas que toleram distúrbios. Como resultado, o relacionamento entre distúrbio e riqueza de espécies tem importantes implicações na estrutura, composição florística e dinâmica de comunidades vegetais. Mudanças na temperatura, umidade e disponibilidade de luz criam novos habitats que são ocupados por espécies com diferentes recursos (Tabarelli & Mantovani 1999). Esses impactos mudam a composição da comunidade de plantas, a qual se inicia através da sucessão secundária (Hill & Curran 2003). Nesta situação não somente a composição de espécies, mas também a guilda da comunidade e a dinâmica da floresta são distintas da floresta primária (Condit *et al.* 1995a). Na floresta secundária, os novos sítios ambientais favorecem o estabelecimento de grande proporção de espécies pioneiras e herbáceas ao invés daquelas de floresta madura (Tabarelli *et al.* 2004). Perturbações e subseqüentes mudanças sucessionais têm efeito sobre a riqueza e abundância de espécies (Laurance *et al.* 2002), modificando a biodiversidade local e regional (Liebsch *et al.* 2008).

O entendimento da perturbação é de crucial importância na ecologia. Visando a conservação da natureza é importante conhecer o grau que espécies em um ecossistema dependem e respondem a distúrbios específicos.

2. Invasões biológicas

Independente de escala, perturbação é um evento ecológico que leva a vários tipos de novas oportunidades e espaços vagos em uma comunidade (Lockwood *et al.* 2007). Uma das decorrências da perturbação são as invasões biológicas pelas plantas exóticas. Estas invasões estão ameaçando a conservação da biodiversidade através do deslocamento de espécies nativas e a modificação do funcionamento dos ecossistemas (Enserink 1999). A invasão de habitats por espécies não nativas é um fenômeno global com sérias consequências para a ecologia, economia e para a saúde da sociedade.

No presente trabalho espécie invasora será considerada conforme Richardson *et al.* (2000), que é aquela espécie exótica presente em ecossistema natural ou antrópico, que

desenvolve altas taxas de crescimento, reprodução e dispersão. Para Burke & Grime (1996) e Davis *et al.* (2000) a invasão biológica é caracterizada quando um organismo ocupa desordenadamente um espaço fora de sua área natural de dispersão geográfica e, frequentemente, está relacionada a influências antropogênicas, distúrbios naturais e disponibilidade de recursos.

Distúrbios *per se*, ou alterações no seu regime, podem suprir locais seguros para estabelecimento de espécies invasoras, eliminando ou diminuindo a cobertura herbácea natural, e o nível de competição entre as espécies ou disponibilizando recursos específicos necessários para as invasoras (D'Antonio 1993, Hobbs & Humphries 1995, Davis *et al.* 2000). Para Mueller-Dombois (2000) a invasão biológica é um processo complexo, que inicia-se com a transferência dos seus propágulos, que depois de transferidos, precisam encontrar ambiente adequado para seu desenvolvimento e posterior reprodução. Segundo esse autor, para tornarem-se invasores biológicos e uma população de sucesso, as espécies precisam também ser capazes de se dispersar localmente.

Muitas definições de distúrbios incluem como componente a teoria da flutuação de recursos (Davis *et al.* 2000). Mark Davis e colaboradores sugeriram que, para comunidade de plantas, esta flutuação é peça chave para entender porque e quando algumas espécies de plantas invadem. Essa teoria é enraizada no conhecimento que os ecólogos possuem da sucessão vegetal, e depende da suposição que a competição por recursos disponíveis é fator primário, que limita a recente chegada de espécies para o estabelecimento das populações dentro da comunidade. Se recursos tais como luz, nutrientes, água e espaço estão disponíveis, novos indivíduos podem se estabelecer. Se estes recursos não estão disponíveis, os recém chegados não poderão se estabelecer.

Um aumento na disponibilidade de recursos pode acontecer via dois caminhos (Davis *et al.* 2000). Primeiro, eles podem ser uma afluência de recursos externos além da capacidade da comunidade para explorá-los. Isto pode acontecer por diversas razões, como anos extremamente chuvosos, ou a perda de um ou mais indivíduos de uma espécie dominante, por tempestades ou herbivoria. Isto pode acontecer também porque a espécie humana tem adicionado certos recursos no sistema em taxas relativamente altas. Exemplos incluem lixiviação de nutrientes minerais da agricultura para os rios ou lençol freático, excesso de lixo, ou mesmo a matéria orgânica deixada pelo desmatamento das florestas. O segundo caminho vem da disponibilidade de recursos através da redução do seu uso pelos membros residentes da comunidade já existente. Qualquer redução

na saúde ou no número de indivíduos dentro da comunidade poderá resultar em aumento na disponibilidade de recursos. Doenças, herbivoria, ou a remoção física de plantas via ação humana poderá reduzir a retirada de recursos pelos residentes. Obviamente, qualquer uma dessas ações pode resultar em um pulso positivo de recursos. Esses modos de criação de disponibilidade de recursos não são mutuamente excludentes. De fato, distúrbios podem afetar simultaneamente ambas as situações, pela diminuição de residentes de uma comunidade e pelo aumento na disponibilidade de recursos para entrada de organismos, ou mesmo nutrientes ou luminosidade na comunidade.

A hipótese da flutuação de recursos sustenta um mecanismo onde o distúrbio pode facilitar o estabelecimento de plantas não-nativas. Essa hipótese não assume que a susceptibilidade da comunidade à invasão seja uma propriedade estática; a invasibilidade muda com o tempo e as circunstâncias (Davis *et al.* 2000). Ela sugere que qualquer comunidade pode ser invadida ou repelir invasoras, dependendo da taxa bruta de suprimento de recursos *versus* retirada de recursos pelas espécies residentes. Esta taxa poderá mudar dentro e entre anos, sustentando ainda outra previsão; aquela de que sempre existem espécies prontas para invadir qualquer comunidade em dificuldades (Davis *et al.* 2000).

O importante papel representado pelo distúrbio, facilitando a invasão, tem sido reconhecido há bastante tempo e existem dados que suportam essa visão. No entanto, alguns trabalhos mostram o oposto (Strang 1974). Para D'Antonio (1993), o distúrbio facilita a invasão por eliminar ou reduzir a cobertura ou vigor dos competidores ou pelo aumento do nível de recursos. Na maioria das vezes, o sucesso da invasora tem sido atribuído a sua melhor habilidade competitiva (D'Antonio & Mahall 1991).

Como visto anteriormente, o aumento da invasibilidade seguida de distúrbio pode ser explicada pela teoria da flutuação da disponibilidade de recursos (Davis *et al.* 2000). Se o distúrbio introduz recursos adicionais na comunidade, como por exemplo, nutrientes de uma inundação, ou se existe um declínio na retirada de recursos pela vegetação residente devido à mortalidade ou debilidade de espécies residentes, a disponibilidade de recursos poderá aumentar e, assim, de acordo com a teoria, a invasibilidade pode aumentar (Davis *et al.* 2000).

Um bom exemplo para a conclusão mais comum de que o distúrbio facilita a invasão é o estudo de Hobbs & Mooney (1991), onde gramíneas exóticas invadem áreas de campos sobre solos serpentinos na Califórnia, em consequência de anos mais chuvosos. Outro exemplo da

invasibilidade foi registrado por Bímová *et al.* (2004) com *Reynoutria* sp., uma espécie invasora de habitats, frequentemente inundados localizados na República Tcheca. Essas inundações criam sítios seguros para o estabelecimento desta espécie, através da destruição da vegetação residente e facilitação do espalhamento do seu rizoma.

Os nutrientes fósforo e nitrogênio são recursos limitantes para a vegetação e vários estudos têm mostrado que o nível desses nutrientes no solo pode representar um papel importante na determinação da invasibilidade em comunidades (Huenneke *et al.* 1990). A adição de nitrogênio em campos sobre solos serpentinos na Califórnia aumentou o sucesso de invasão de várias espécies de gramíneas alienígenas (Huenneke *et al.* 1990) e Harrison (1999) ressaltou que a baixa invasibilidade nesses mesmos campos é devida ao baixo nível de nutrientes no solo.

Resultados similares foram encontrados por Hobbs & Atkins (1988), que observaram que o distúrbio combinado com eutrofização aumentava a invasibilidade na comunidade pela redução na retirada de recursos pela vegetação residente e um aumento no suprimento de recurso bruto. Como prevê a teoria da flutuação de recursos, a combinação que mostrou mais resultado ocorreu quando aconteceu grande aumento na disponibilidade de recursos e, portanto, aumento da invasibilidade na comunidade.

Distúrbios facilitando a invasão também foram encontrados por Bellingham *et al.* (2005), após um severo furacão em 1988 nas Blue Mountains, na Jamaica. Após furacão, a invasão da espécie *Pittosporum undulatum* foi acelerada. *P. undulatum* é uma árvore nativa de florestas do sudeste da Austrália e considerada invasora na Jamaica e outros locais.

Neste mesmo contexto, Oliveira (2010) demonstrou em Matas de Galeria no Cerrado que ocorridos aproximadamente 37 anos do corte raso e 20 anos após o último incêndio registrado na Mata de Galeria do Capetinga, o ambiente com invasoras apresentou riqueza, diversidade e densidade nas categorias mudas e arvoretas menores do que aqueles encontrados no ambiente sem invasora. Estes resultados indicam que o adensamento de *Pteridium aquilinum* var. *arachnoideum*, intensamente presente no ambiente com invasoras, retardou o processo natural de sucessão, interferindo negativamente na germinação e/ou estabelecimento de espécies arbóreas nativas

Domenech & Montserrat (2006) observaram que o recrutamento de *Cortaderia selloana*, gramínea nativa da América do Sul e invasora de áreas temperadas e mediterrâneas no mundo, é positivamente afetado por distúrbios no solo, independentemente do estágio sucessional. Este

estudo revelou que estágios sucessionais iniciais não foram mais invadidos por *C. selloana* do que estágios sucessionais posteriores, já que não foram encontradas diferenças significativas na porcentagem de sobrevivência da espécie ao longo do gradiente sucessional.

Em termos de família, Poaceae é um grupo que inclui espécies exóticas que competem efetivamente com árvores nativas. Varias espécies desta família toleram fogo (D'Antonio & Vitousek 1992) que facilitam diretamente a disponibilidade de recursos para o seu rápido crescimento, reduzem a incidência de luz na superfície do solo e assim afetam a germinação e crescimento de outras espécies (Thompson & Harper 1988). Confirmações desse tipo foram verificados no estudo conduzido na Floresta Central “Hardwood”, no Tennessee (USA), por Marshall & Buckley (2008). Ali foi verificado que o aumento no distúrbio no solo e na camada de liteira, implicou no aumento da taxa de estabelecimento da população de *Microstegium vimineu*, uma espécie invasora de gramínea nativa do Japão.

Guilherme *et al.* (1998) observaram, em Mata Semidecídua no Triângulo Mineiro, o aumento considerável na densidade da gramínea nativa *Olyra* sp. no estrato inferior, em resposta a supressão da regeneração natural de espécies arbóreas nativas. Adicionalmente, no Distrito Federal, foi observado que o espaço físico ocupado por *Olyra taquara* parece restringir a regeneração natural na Mata de Galeria do Taquara (Silva Júnior 1995) e Monjolo (Guilherme 2000). Oliveira-Filho *et al.* (1994) e Guilherme (1999) indicaram em Minas Gerais a restrição na regeneração de espécies arbóreas nativas, em Matas Semidecíduas de altitude, na presença de populações de bambus do gênero *Merostachys*.

No caso do Cerrado Ralo, os resultados obtidos por Martins *et al.* (2011) mostraram que em decorrência do processo de estabelecimento e colonização da gramínea invasora *Melinis minutiflora* (capim-gordura), a biomassa do estrato rasteiro sofreu uma mudança na sua composição (62% capim-gordura e 38% vegetação nativa). Contudo, o número de espécies nativas nesse ambiente ainda foi expressivo, o que revela que a vegetação nativa ainda é capaz de conviver com o capim-gordura nos níveis de infestação alcançados por essa gramínea.

Outros estudos têm mostrado que a remoção de gramíneas exóticas pode aumentar o estabelecimento, sobrevivência e crescimento de plântulas de espécies arbóreas nativas (Morosini & Klink 1997, Holl 1998, Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000, Griscom *et al.* 2005, Hooper *et al.* 2005, Denslow *et al.* 2006, Melo 2007, Hoffmann & Haridasan 2008). No entanto, essas respostas não são exclusivas para espécies exóticas invasoras, já que a remoção de

gramíneas nativas também apresentou efeito similar (De Steven 1991, Van Auken & Bush 1997, Davis *et al.* 1999, Williams *et al.* 2005, Sharam *et al.* 2006).

Para entender melhor como a perturbação age no estabelecimento de espécies não-nativas, Lockwood *et al.* (2007) apontam que a é necessário o conhecimento de dois princípios não mutuamente exclusivos: (a) o distúrbio cria oportunidades parecidas para espécies nativas e não-nativas, e (b) para o distúrbio aumentar a incidência de espécies não-nativas, precisa existir propágulos dessas espécies.

O primeiro princípio que aponta que espécies nativas e não-nativas frequentemente respondem positivamente ao fluxo de recursos associado com distúrbio foi expandido por Daehler (2003). Para analisar essa suposição, ele cotejou vinte e nove estudos independentes onde comparou medidas de performance geral em aspectos como: taxas de crescimento, habilidade competitiva e fecundidade e não encontrou evidências estatísticas que plantas não-nativas possuíam melhor performance que espécies nativas. Em contraposição, quando a performance foi avaliada em amplitudes diversas de condições de crescimento, 94% dos estudos mostraram que as nativas tendiam superar as exóticas em condições específicas de crescimento. Já as espécies exóticas têm, em média, maior plasticidade fenotípica do que espécies nativas, indicando que elas podem responder a maior variedade de condições ambientais do que as nativas. Assim, Daehler (2003) sugere que isto pode ser a mais importante peça do quebra-cabeça em termos do efeito positivo do distúrbio (natural ou antropogênico) sobre o sucesso de estabelecimento e propagação de plantas invasoras.

O segundo princípio foi elaborado e discutido a partir de alguns artigos como os de Higgins & Richardson 1998, Daehler 2003 e Lake & Leishman 2004. Assim, ocupações com sucesso não requerem somente uma fonte aleatória de propágulos, mas uma fonte certa e apropriada de propágulos de espécies com características prováveis de sucesso. Frequentemente ecologistas tendem a juntar espécies exóticas dentro de grupo monolítico quando cada espécie possui claramente habilidades típicas e sua própria história evolucionária (Lockwood 2007). Portanto, a resposta entre nativas e exóticas para distúrbios observados é muito mais dependente do “encaixe” entre as características do distúrbio e da disponibilidade da espécie em levar vantagem do distúrbio (Horvitz *et al.* 1998).

Exemplo para este caso está em um exercício de modelagem para explicar mecanicamente a invasão de árvores do gênero *Pinus* (*Pinus radiata* e *Pinus strobus*) no

hemisfério sul. O modelo simulou fatores que tem sido invocado como os maiores determinantes do sucesso de uma invasão: características da plantas, características ambientais e nível de distúrbios. Neste caso, Higgins & Richardson (1998) testaram a influência de dois tipos de regimes de distúrbios: fogo (na pastagem e paisagem de arbustos) e queda de árvores para formação de clareiras (na floresta), sobre o comportamento de uma árvore não-nativa disponível para colonizar locais com distúrbios, e o contexto ambiental de habitats de pastagem e floresta (mudanças antropogênicas para o regime de distúrbio natural). Eles encontraram que aumentando o distúrbio, este realçava o sucesso dos indivíduos de pinus não-nativo. No entanto, como previsto, o comportamento dessa espécie e o contexto ambiental foram fatores que interagiram fortemente. A importância da interação, no entanto, significa que as predições sobre invasão devem ser contexto específico (Higgins & Richardson 1998). Para os autores outros tipos de distúrbios podem aumentar a performance de pinus não-nativo, dependendo novamente do contexto e das características das espécies.

Outro fator de influência na invasão é a susceptibilidade de um determinado ecossistema a invasibilidade. A invasibilidade depende de vários fatores bióticos tais como: habilidade competitiva das espécies nativas, presença de herbívoros, patógenos e mutualismo na comunidade, fatores ambientais como clima da região e regime de distúrbios (Tilman 1999; Davis *et al.* 2000). Já que os ecossistemas são dinâmicos, a invasibilidade também poderá mudar dentro do ecossistema através do tempo, como tem sido sugerido pela análise de cronosequência de modelos de invasão após distúrbios (Witkowski & Wilson 2001).

A invasibilidade também depende do tipo de vegetação, por exemplo, comunidades herbáceas têm condições micro-ambientais particulares que podem ou não favorecer o estabelecimento de espécies exóticas (Huenneke *et al.* 1990). Para Hobbs & Huenneke (1992) a invasibilidade declina durante o curso da sucessão. Além disso, muitas espécies exóticas são por natureza r-estrategistas. Por isso, comunidades pioneiras demonstraram maior número e proporção de espécies invasoras do que estágios sucessionais mais avançados (Roser & Montserrat 2006).

Para Rejmánek (1989) modelos teóricos suportam essa idéia, mas alguns dados de campo evidenciam contradições. Pastagens sofrem menos invasão do que outros tipos de vegetação (Huenneke *et al.* 1990; Burke & Grime 1996). Por um lado, tem sido observado que o tipo de vegetação que ocorre no estágio sucessional mais avançado são raramente invadidos,

contrastando com estágios intermediários de sucessão que tem mostrado ser o mais favorável para o estabelecimento de espécies não nativas (Bastl *et al.* 1997).

Diferenças na invasibilidade entre estágios sucessionais podem ser relacionadas aos modelos de substituição de espécies, a saber: facilitação, tolerância e inibição (Connell & Slatyer 1977). No entanto, existem poucos estudos ligando invasibilidade em ecossistemas com o mecanismo de espécies colonizadoras ao longo da sucessão (Davis *et al.* 2000). Muitos dos estudos focam os efeitos de redução na riqueza de espécies; mudanças na composição de espécies; mudanças nas condições de sombreamento que espécies não nativas têm sobre a sucessão (Wearne & Morgan 2004; Bellingham 2005; Clarke *et al.* 2005). Por isso, segundo Davis *et al.* (2005) é necessário usar abordagem que integre sucessão e invasão biológica, estudando os vários caminhos que espécies residentes podem facilitar, inibir ou tolerar o estabelecimento e cobertura de novas espécies.

Assim, a restauração florestal em paisagens dominadas por espécies com comportamento invasor requer sua remoção para o restabelecimento da comunidade de plantas nativas. Resultados negativos da ação dessas espécies pioneiras e agressivas mostram que estas invasões estão ameaçando a conservação da biodiversidade em diferentes biomas, tendo em vista que diversas espécies estão provocando deslocamento de espécies nativas em seus ambientes naturais, e assim provocando modificações na dinâmica do funcionamento destes ecossistemas.

Referências bibliográficas

BASTL, M., KOCAR, P., PRACH, K. & PYSEK, P. 1997. The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man-made sites: an experimental approach. *In* Brock, J.H.; Wade, M.; Pysek, P. & Green, D. (eds.) Plant invasion: Studies from North America and Europe, pp. 191-201. Backhuys, Amsterdam, NL.

BEGON, M., HAPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1988. Ecology: individual, populations, communities. Blackwell Scientific Publications Boston.

BELLINGHAM, P.J., PELTZER, D.A. & WALKER, L.R. 2005. Constrating impacts of a native and an invasive exotic shrub on flood-plain succession. *Journal Vegetatio Science* 16:135-142.

BÍMOVÁ, K.; MANDÁK, B. & KASPAROVÁ, I. 2004. How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invisibility? *Journal Vegetation Science* 15:495-504.

BROKAW, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.

BURKE, M.J.W. & GRIME, J.P. 1996. An experimental study of plant community invasibilidade. *Ecology* 77: 776-790.

CANHAM, C.D. & MARKS, P.L. 1985. The response of woody plants to disturbance: pattern of establishment and growth. *In* Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc, New York, p.197-216.

CLARKE, P.J., LATZ, P.K. & ALBRECHT, D.E. 2005. Long-term changes in semi-arid vegetation: Invasion of an exotic perennial grass has larger effects than rainfall variability. *Journal Vegetatio Science* 16:273-248.

COLLINS, B.S., DUNNE, K.P. & PICKETT S.T.A. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. *In* Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* Academic Press Inc, New York, p.217-234.

CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1995. Demography and harvest potential of Latin American timber species: data from a large, permanent plot in Panama. *Journal of Tropical Forest Science* 7:599-622.

CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs - high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science* 199:1302-1310.

CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.

D'ANTONIO, C.M. 1993. Mechanisms controlling invasions of coastal plant communities by the alien succulent, *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74:83-95.

D'ANTONIO, C.M. & MAHALL, B. E. 1991. Root profiles and competition between the invasive exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal Botany* 78:885-894.

D'ANTONIO, C.M. & VITOUSEK, P.M. 1992. Biological invasions by alien grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review Ecology Systematics* 23:63-87.

DAEHLER, C.C. 2003. Performance comparasions of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics* 34:183-211.

DAVIS, M.A., WRAGE, K.J., REICH, P.B., TJOELKER, M.G., SCHAEFFER, T. & MUERMANN, C. 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145:341-50.

DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.

DAVIS, M.A., PERGL, J., TRUSCOTT, A.M., KOLLMAMM, J., BAKKER, J.P., DOMÈNECH, R., PRACH, K., PRIEUR-RICHARD, A.H., VEENEKLAAS, R.M., PICKETT, S.T.A. & REICH, P.B. 2005. Vegetation change: a reunifying concept in plant ecology. *Perspectives Plant Ecology, Evolution Systematics* 7:69-76.

DENSLOW, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. *In* Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* Academic Press Inc, New York, p.307-321.

DENSLOW J. S., UOWOLO A. L. & HUGHES R. F. 2006. Limitations to seedling establishment in a mesic Hawaiian forest. *Oecologia* 148:118-28.

DE STEVEN D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession – seedling survival and growth. *Ecology* 72:1076-88.

DOMENECH, R. & MONTSERRAT, V. 2006. The role of successional stage, vegetation type and soil disturbance in the invasion of the alien grass *Cortaderia selloana*. *Journal of Vegetation Science* 17:591-598.

ENSERINK, M. 1999. Biological invaders sweep in. *Science* 285:1834-1836.

GLENN-LEWIN, D.C. & MAAREL, E. VAN DER. 1992. Pattern and process of vegetation dynamics. *In* Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., & Veblen, T.T. (eds). *Plant Succession: theory and prediction*. Chapman & Hall. p.11-59.

GRISCOM H. P., ASHTON P. M. S. & BERLYN G. P. 2005. Seedling survival and growth of native tree species in pastures: implications for dry tropical forest rehabilitation in central Panama. *Forest Ecology and Management*. 218:306-18.

GUILHERME, F.A.G. 1999. Efeitos de regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no sul de Minas Gerais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras.

GUILHERME, F.A.G. 2000. Efeitos da cobertura de dossel na densidade e estatura de gramíneas e da regeneração natural de plantas lenhosas em Mata de Galeria, Brasília - DF. *Cerne* 6:60-66.

GUILHERME, F.A.G., NAKAJIMA, J.M., LIMA, C.A.P. & VANINI, A. 1998. As fitofisionomias e a flora lenhosa nativa do Parque do Sabiá, Uberlândia, MG. *Daphne* 8:17-30.

HARRISON, S. 1999. Native and alien species diversity at the local and regional scales in a grazed California grassland. *Oecologia* 121:99-106.

HIGGINS, S.I. & RICHARDSON, D.M. 1998. Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology* 135:79-93.

HILL, J.L. & CURRAN, P.J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implication for conservation. *Journal of Biogeography* 30:1391-1403.

HOBBS, R.J. & ATKINS, L. 1988. The effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Ecology* 13:171-179.

HOBBS, R.J. & HUENNEKE, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337.

HOBBS, R.J. & HUMPHRIES, L.F. 1995. An integral approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9:761-770.

HOBBS, R.J. & MOONEY, H.A. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 72:59-68.

HOFFMANN, W. A. & HARIDASAN, M. 2008. The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology* 33:29-36.

HOLL K. D. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109:187-95.

HOLL, K. D., LOIK, M. E., LIN, E. H. V. & SAMUELS, I. A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8:339-349.

HOOPER E., LEGENDRE P. & CONDIT R. 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology* 42:1165-1174.

HORVITZ, C.C., PASCARELLA, J.B., McMANN, S., FREEDMAN, A. & HOFSTETTER, R.H. 1998. Functional roles of invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood forests. *Ecological Applications* 8:947-974.

HUENNEKE, L.F., HAMBURG, S.P., KOIDE, R., MOONEY, H.A. & VITOUSEK, P.M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71: 478-491.

LAKE, J.C. & LEISHMAN, M.R. 2004. Invasion success of exotic in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117: 215-226.

LAURANCE, W.F., LOVEJOY, T.E., VASCONCELOS, H.L., BRUNA, E.M., DIRHAM, R.K., STOUFFER, P.C., GASCON, C., BIERREGAARD, R.O., LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E.

2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.

LIEBSCH, D., MARQUES, M.C.M. & GOLDENBERG, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141:1717-1725.

LOCKWOOD, J.L., HOOPEES, M.F. & MARCHETTI, M.P. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.

MARSHALL, J.M. & BUCKLEY, D.S. 2008. Influence of litter removal e mineral soil disturbance on the spread of an invasive grass in a Central Hardwood forest. *Biological Invasion* 10:531-538.

MARTINS, C.R., HAY, J. D.; WALTER, B. M. T., PROENÇA, C. E. B. & VIVALDI L. J. 2011. Impacto da invasão e do manejo do capim-gordura (*Melinis minutiflora*) sobre a riqueza e biomassa da flora nativa do Cerrado sentido restrito. *Revista Brasileira de Botânica*, 34:73-90.

MELO, A.C.G. 2007. Incêndio em floresta estacional semidecidual: avaliação de impacto e estudo dos 154 processos de regeneração. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Carlos.

MOROSINI, I.B.A. & KLINK C.A. 1997. Interferência do capim gordura (*Melinis minutiflora* Beauv) no desenvolvimento de plântulas de embaúba (*Cecropia pachystachya* Trécul). In Leite, L. L. & Saito, C. H. (eds). *Contribuição ao Conhecimento Ecológico do Cerrado*. Universidade de Brasília, Brasília, p. 82-6.

MUELLER-DOMBOIS, D. 2000. Biological invasion and fire in tropical biomes. Pages, 112-121. In Galley, K.E.M. & Wilson, T.P. (eds.). *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the role of fire in the control and spread of invasive species*. Miscellaneous Publication nº 11, Tale Timbers Research Station, Tallahassee, p.112-121.

NOBLE, I.R. & SLATYER, R.O. 1980. The use of vital atributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5-21.

OLIVEIRA-FILHO, A.T., VILELA, E.A., GAVILANES, M.L. & CARVALHO, D.A. 1994. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113:99-124.

OLIVEIRA, M.C. 2010. Vinte e quatro anos de sucessão vegetal na mata de galeria do córrego Capetinga, na fazenda Água Limpa, Brasília, Brasil: 1983-2007. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Distrito Federal. 174p.

PETRAITIS, P.S., LATHAM, R E. & NIESENBAUM, R.A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology* 64:393-418.

PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, San Diego.

REJMÁNEK, M. 1989. Invasibility of plant communities. *In* Mooney, H.A.; DiCasteri, F.; Groves, R.H.; Kruger, F.J.; Rejmánek, M. & Williamson, M. (eds). Biological invasions: a global perspective. John Wiley & Sons, Chichester, UK, p. 369-377

RICHARDSON, D.M., PYSEK, P., REJMANEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, D. & WEST, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definition. *Diversity and Distributions* 6:93-107.

ROSER, D. & MONTSERRAT, V. 2006. The role of successional stage, vegetation type and soil disturbance in the invasion of the alien grass *Cortaderia selloana*. *Journal Vegetation Science* 17:591-598.

SHARAM, G., SINCLAIR, A. R. E. & TURKINGTON, R. 2006. Establishment of broad-leaved thickets in Serengeti, Tanzania: The influence of fire, browsers, grass competition, and elephants. *Biotropica* 38:599–605.

SILVA JÚNIOR, M. C. 1995. Tree communities of the Gallery Forests of the IBGE Ecological Reserve, Federal District Brazil. Ph.D. thesis. University of Edinburgh. Edinburgh.

STRANG, R. M. 1974. Some man-made changes in successional trends on the Rhodesian Highveld. *Journal Applied Ecology* 11:249-263.

TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. A regeneração de uma floresta tropical Montana após corte e queima (São Paulo – Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59:239-250.

TABARELLI, M., SILVA, J.M.C. & GASCON, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms, and the impoverishment of neotropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13:1419-1425.

THOMPSON, J.N. 1985. Within-patch dynamics of life histories, populations, and interactions: selection over time in small spaces. *In* The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press Inc, New York, p.253-264.

THOMPSON, L. & HARPER, J.L. 1988. The effects of grasses on the quality of transmitted radiation and its influence on the growth of white clover *Trifolium repens*. *Oecologia* 75: 343-347.

TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.

VAN AUKEN, O. W. & BUSH J. K. 1997. Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology* 78:1222-9.

WILLIAMS, P. R., CONGDON, R. A., GRICE, A. C. & CLARKE, P. J. 2005. Effect of season of burning and removal of herbaceous cover on seedling emergence in a eucalypt savanna of northeastern Australia. *Austral Ecology* 30:491-6.

WILKINSON, D.M. 2002. Ecology before ecology: biogeography and ecology in Lyell's 'Principles'. *Journal of Biogeography* 29:1109-1115.

WITKOWSKI, E.T.F. & WILSON, M. 2001. Changes in density, biomass, seed production and soil seed banks of the non-native invasive plant, *Chromolaena odorata*, along a 15 year chronosequence. *Plant Ecology* 152:13-27.

ZIMMERMAN, J. K., PASCARELLA, J. B. & AIDE, T. M. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.