



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia**

**Vinte anos de estudos em vegetações campestres de
Cerrado: diferentes trajetórias na composição,
cobertura e riqueza das espécies**

Gabriella Ferreira de Souza

Brasília

Dezembro de 2021



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia**

**Vinte anos de estudos em vegetações campestres de
Cerrado: diferentes trajetórias na composição,
cobertura e riqueza das espécies**

Gabriella Ferreira de Souza

Orientador Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz

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

Brasília

Dezembro de 2021

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais por todo ensinamento e ajuda ao longo desse caminho, pois sei que mesmo não estando aqui para verem a primeira pessoa da família a se tornar mestre, sei que estão muito felizes e contentes por mais essa vitória, que foi tão difícil de ser alcançada por nós.

Agradeço a minha orientadora Cássia, que foi como uma mãe para mim desde a graduação, nunca irei esquecer toda a ajuda e força que me deu ao longo deste percurso, sempre me incentivando e não me deixando desistir. Professores como você que transmitem tanto amor pela profissão e por seus alunos fazem da docência um lugar mais humanizado.

Agradeço a minha religião umbanda, que me ajuda a caminhar nessa vida e me dá forças para enfrentar as duras batalhas da vida. Agradeço ao meu pai Oxalá e a minha família espiritual da Tenda Cabocla Jupira, lugar que me acolheu e cuidou de mim como parte da família com muito amor e onde eu tenho a oportunidade de ajudar e ser ajudada por tantas pessoas de bom coração. Agradeço a todos os seres que cruzam meu caminho nesta casa, que me guiaram e me deram forças pra caminhar até aqui.

Agradeço aos amigos que me ajudaram ao longo desta caminhada, onde muitos deles considero família, por terem me acolhido e me dado força em todo esse processo. Obrigado Gabriel, Samuel, Silvia, Max, Carol, Ana Carla, Vinicius, Williane, Fran, Anandha, Priscilla, Cris, Celinha, Isabela, Vitor, Tia Monja, Dandara e Nika. Agradeço em especial ao Max, por ter sido um parceiro incrível na construção desse trabalho, me auxiliando juntamente com a Cássia em todo o processo.

Agradeço a todas as pessoas que contribuíram de alguma forma para a pesquisa, principalmente os identificadores. Sem a experiência de vocês esse trabalho não seria alcançado.

Agradeço a CAPES pela bolsa concedida ao longo da pós-graduação e ao programa de pós graduação em ecologia pelo financiamento da pesquisa.

Agradeço a todos os cidadãos brasileiros que financiam a pesquisa brasileira, em que muitos não tem oportunidade de acesso, mas contribuem de forma imensa para que a ciência brasileira continue produzindo e trazendo resultados positivos a nossa sociedade.

Por fim, agradeço a todos que em algum momento contribuíram para a realização desse mestrado, diante das dificuldades pessoais que passei ao/ longo do processo. Nada disso jamais será esquecido e Oxalá irá recompensar em dobro. A caminhada é difícil, mas com fé vencemos.

Sumário

Lista de figuras	1
Introdução geral	5
Resumo	ERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.
1 Introdução	14
2 Métodos	17
2.1 Áreas De Estudo	17
2.2 Coleta De Dados	19
2.3 Análise De Dados	20
3 Resultados	23
4 Discussão	34
4.1 Flutuações na composição, riqueza, cobertura e formas de crescimento nas comunidades vegetais	34
4.2 Adensamento de arbustos e gramíneas	36
5 Conclusão	40
Referências bibliográficas	42
Material suplementar	60

Lista de figuras

Figura 1. Curvas de rarefação (amarelo) e extrapolação (azul) com intervalos de confiança de 95% baseadas nos números de Hill (Chao et al. 2014) para riqueza (gráficos à esquerda) e índice de Shannon (H') (gráficos à direita) das espécies do (A e B) campo úmido da Fazenda Água Fria, Alto Paraíso de Goiás – GO, sob baixa pressão antrópica, (C e D) campo úmido e (E e F) campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF que sofrem alta pressão antrópica. O símbolo da chama indica a ocorrência de fogo e o de arbusto o adensamento de espécies arbustivas.

Fig. 2 Cobertura das espécies que representaram 70% da cobertura em cada inventário no campo limpo da Fazenda Água Fria, Alto Paraíso de Goiás - GO. Traços indicam as espécies que representam 70% da cobertura em cada amostragem.

Fig. 3. Cobertura das espécies que representaram 70% da cobertura em cada inventário no campo úmido da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Traços indicam as espécies que representam 70% da cobertura em cada amostragem.

Figura 4. Cobertura das espécies que representaram 70% da cobertura em cada inventário no campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Traços indicam as espécies que representam 70% da cobertura em cada amostragem.

Figura 5. Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS) para a cobertura (gráficos à esquerda) e composição (gráficos à direita) de espécies amostradas no (A e B) campo úmido da Fazenda Água Fria- Alto Paraíso de Goiás, (C e D) campo úmido e (E e F) campo sujo da Fazenda Água Limpa- Brasília (DF). Cada código representa uma

unidade amostral amostrada em 2000 (T0), 2007 (T1), 2009 (T2), 2011 (T3), 2012 (T4-FAL), 2014 (T4 – FAF, T5 - FAL), 2016 (T5 – FAF), 2018 (T6) e 2020 (T7). Os códigos representam a amostragem a qual se refere a unidade amostral.

Figura 6. Cobertura e riqueza particionada em formas de crescimento, representada respectivamente para (A e B) campo úmido da Fazenda Água Fria- Alto Paraíso de Goiás (GO), (C e D) campo úmido e (E e F) campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília-DF. Faltou explicar o significado das letras. As letras dentro das barras indicam a significância da forma de vida entre as amostragens.

Fig. 7. Regressões de modelos lineares mistos entre a riqueza por unidade amostral do campo úmido e a cobertura de (A) *Trembleya parviflora* (D.Don) Cogn e entre riqueza por unidade amostral do campo sujo e cobertura de (B) *Tristachya leiostachya* Nees, (C) *Melinis minutiflora* P.Beauv., (D) *Raulinoreitzia tremula* (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob., (E) *Trachypogon macroglossus* Trin.,(F) *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF.

Resumo

O Cerrado é a savana mais biodiversa do mundo e se encontra severamente ameaçado por mudanças no uso da terra. Sua biodiversidade está associada ao amplo mosaico de fisionomias e habitats característico de savanas. Savanas são naturalmente dinâmicas, mas as taxas e direções dessas mudanças são pouco compreendidas, especialmente para fisionomias campestres. Diante disso, neste estudo foi avaliado 20 anos de monitoramento da dinâmica da comunidade vegetal em parcelas permanentes instaladas em duas áreas de campo úmido e uma de campo sujo. O estudo foi realizado em uma área de campo limpo úmido e campo sujo sob alta pressão antrópica em Brasília - DF, e uma área de campo limpo úmido sob baixa pressão antrópica em Alto Paraíso de Goiás – GO. Com base em dados coletados ao longo de 20 anos, foram investigadas mudanças na composição e nas proporções entre formas de crescimento das espécies em três comunidades vegetais campestres. Exploramos os efeitos do adensamento de arbustos e gramíneas na riqueza de espécies dessas comunidades. A composição e a cobertura de espécies de plantas foram tomadas em sete ocasiões de amostragem, entre os anos de 2000 e 2020, por meio de transecções lineares permanentes. A cobertura, riqueza, diversidade e proporções entre formas de crescimento de plantas foi comparada entre as diferentes ocasiões dentro de cada área. Depois foram desenvolvidos modelos lineares de efeitos mistos para testar se a riqueza de espécies registradas na última amostragem foi alterada por espécies que representavam 70% da cobertura das espécies neste tempo. As mudanças temporais observadas não seguem um padrão. Os campos localizados na área sob maior pressão antrópica apresentaram redução na riqueza e diversidade, com dominância de poucas espécies de arbustos e gramíneas entouceiradas cobrindo a maior parte do terreno. O adensamento do campo úmido pelo arbusto nativo *Trembleya*

parviflora levou à perda de mais de 50% de diversidade em 20 anos. O adensamento do campo sujo pelo arbusto *Raulinoreitzia tremula*, associado a três gramíneas nativas e uma exótica ocasionou perda significativa de riqueza de espécies vegetais. Em área sob baixa pressão antrópica, o campo úmido mostrou apenas reordenamento na composição e na cobertura relativa das espécies ao longo do tempo. Ao longo de 20 anos, constatamos mudanças na riqueza, diversidade, cobertura, composição e proporções entre formas de crescimento de plantas em comunidades campestres no Cerrado. Porém, os três campos estudados seguiram trajetórias distintas, principalmente resultantes do adensamento de poucas espécies, que levou à simplificação florística nos campos na área protegida, especialmente nas áreas que estiveram sob pressão antrópica.

Palavras-chave: savana brasileira; adensamento; campos savânicos; estudos de longa duração; *Trembleya parviflora*

Introdução geral

Os ecólogos há muito tempo discutem se o estado considerado estável de uma comunidade seria dinâmico ou estático ao longo do tempo (Sutherland, 1974). O ajuste da estabilidade, termo cunhado por Margalef (1969), indica que apesar de certa estabilidade, o equilíbrio das comunidades se encontra em constante flutuação em resposta a diversos processos bióticos e abióticos (Connell and Slatyer, 1977). Nesse sentido, é de suma importância considerar os processos ocorridos ao longo do tempo ao se analisar o estado atual de uma comunidade (Mistry and Beradi, 2014; Sutherland, 1974).

Estudos de dinâmica temporal a longo prazo visam compreender os processos de coexistência e substituição de espécies ao longo do tempo (Bakker et al., 1996; Bauer and Albrecht, 2020; Skarpe, 1992). Estudos dessa magnitude em comunidades de plantas datam ainda do fim do século XIX em dunas da América do Norte (Cowles, 1899, 1901, 1911). A importância desses estudos tem sido amplamente discutida (Bakker et al., 1996; Hédl et al., 2017), indicando que quanto maior o tempo de observação, melhor se compreendem aspectos relacionados à dinâmica do ecossistema estudado (Hobbs et al., 2007).

As savanas, por exemplo, resultam da integração de múltiplos fatores atuantes em escala global, como o clima, que se integram a aspectos regionais, como fatores edáficos, topografia, eventos de fogo e herbivoria (Dantas and Pausas, 2020; Mills et al., 2006; Murphy and Bowman, 2012). A presença de um estrato de árvores e arbustos coexistindo com um estrato gramíneo contínuo, característica típica de savanas (Scholes and Archer, 1997; Veldman et al., 2015), faz com que o balanço de proporção entre esses dois estratos esteja em constante mudança (Lehmann and Parr, 2016). Isso torna os ambientes

savânicos altamente sensíveis a mudanças ocasionadas por diversos fatores em curta escala temporal (Lehmann and Parr, 2016).

A precipitação pluviométrica anual concentrada em poucos meses é um dos fatores que influenciam a distribuição e ocorrência de savanas (Lehmann et al., 2011), com o aumento da precipitação tendendo a favorecer o estrato arbóreo (Kulmatiski and Beard, 2013; Sankaran et al., 2005). Além disso, propriedades físico-químicas do solo, como o teor de argila, relacionam-se ao aumento da cobertura de espécies do estrato arbóreo (Leite et al., 2018). A presença de herbívoros contribui para a manutenção da estrutura típica das savanas, reduzindo a densidade de plântulas arbóreas e a alta cobertura de gramíneas (Voysey et al., 2021). Além disso, a ausência de herbívoros beneficia tanto o estrato arbóreo quanto o graminoso (Staver and Bond, 2014), proporcionando o aumento da cobertura de ambos os estratos.

A ocorrência frequente de eventos de fogo pode reduzir a dominância de árvores e arbustos, enquanto subarbustos e graminoides tendem a ser favorecidos (Overbeck et al., 2005; Smith et al., 2013). Por outro lado, longos períodos de exclusão do fogo facilitam a ocupação e regeneração do estrato arbustivo-arbóreo, e levam ao adensamento da vegetação com transição fitofisionômica (Pinheiro and Durigan, 2009; Roques et al., 2001), e/ou aumento da cobertura do estrato lenhoso em geral (Machida et al., 2021; Smith et al., 2013). Espécies do estrato herbáceo competitivamente superiores podem aumentar sua dominância sobre plantas menores e mais tenras (homogeneização herbácea), contribuindo para redução da riqueza de forma geral (Overbeck et al., 2005). O adensamento por espécies lenhosas é um fator que vem ocorrendo a taxas alarmantes em diversas savanas mundo a fora (Stevens et al., 2017), aumentando o estoque de carbono (Abreu et al., 2017), reduzindo a disponibilidade de água no solo (Honda and Durigan, 2016), e levando a diminuição da cobertura de espécies herbáceas, da riqueza e

diversidade (Barbosa da Silva et al., 2016; Knapp et al., 2008) e impactando negativamente a fauna (Dorado-Rodrigues et al., 2015; Grant et al., 2004).

Diante de todos esses aspectos, a presença humana é uma das mais graves ameaças, por causar danos rápidos sobre a vegetação e, na maioria das vezes, permanentes (Foley, 2005; Nacoulma et al., 2011; Zerbo et al., 2016). A ocupação desordenada das savanas é acompanhada de diversas consequências, como o desequilíbrio dos aquíferos e a remoção da vegetação nativa para moradias, agricultura e pecuária (Bond and Parr, 2010). Essas ações causam impactos em fatores abióticos do ecossistema, que se refletem na composição da vegetação, beneficiando uma ou poucas espécies nativas de gramíneas ou lenhosas, causando o adensamento (Barbosa da Silva et al., 2016; Knapp et al., 2008; Utaile et al., 2021) e/ou aumentando a susceptibilidade à entrada de espécies exóticas invasoras (Bellard et al., 2016).

O adensamento pode ocorrer por meio do aumento da biomassa das espécies lenhosas em geral (Durigan and Ratter, 2006; Ratajczak et al., 2012; Roques et al., 2001) ou com o favorecimento de uma espécie em particular (Barbosa da Silva et al., 2016; Utaile et al., 2021), diante de alguma mudança no ambiente. Esse primeiro processo não chega a alterar a composição de espécies; o que ocorre é o aumento no número de indivíduos de espécies que já estavam presentes na comunidade, mediado principalmente pela ausência de fogo (Machida et al., 2021). Já o adensamento de uma única espécie ocorre por conta de mudanças no ambiente, como o rebaixamento do lençol freático (Barbosa da Silva et al. 2016), que levam ao aumento desproporcional na abundância de uma única espécie. Por estar em sua área de distribuição natural, a ocupação de forma desordenada destas espécies não deve ter seus impactos ignorados, tornando-se uma invasora nativa. Diante disso, a dominância de uma única espécie impacta de forma negativa a riqueza, composição e estrutura da vegetação, levando a uma comunidade

diferente da observada antes do seu adensamento (Utaile et al., 2021). Ecossistemas campestres e savânicos, por exemplo, ao sofrerem com este processo são convertidos em ambientes estruturalmente mais fechados (Archer et al., 2017; Knapp et al., 2008), porém sem alterar sua forma fisionômica, pois outros fatores ambientais (e.g. solo e topografia) limitam a transição completa para uma outra fitofisionomia.

Além disso, a ocupação por espécies exóticas invasoras também é um processo alarmante, sendo um dos maiores vetores de redução da biodiversidade (Bellard et al., 2016). A entrada de invasoras causa alterações em aspectos do ecossistema como redução na drenagem de água (Rossiter et al. 2014), impactando a comunidade vegetal nativa e facilitando o aumento da dominância das invasoras (Hoffmann et al. 2004). Devido ao seu alto grau de competitividade, essas espécies ocasionam redução na riqueza e diversidade das espécies nativas por meio da exclusão competitiva (Zenni et al. 2019). Um exemplo é o *Melinis minutiflora*, popularmente chamado de capim gordura, gramínea africana que já invadiu diversos continentes e possui uma ampla gama de estudos acerca do seu impacto em diversos ecossistemas (Martins et al. 2011). A espécie remove competitivamente as espécies nativas dos locais que ocupa, principalmente devido à alta cobertura que atinge na comunidade vegetal (Zenni et al. 2019, Rossi et al. 2014).

Na América do Sul, o segundo maior bioma é a savana brasileira denominada Cerrado, que se destaca pelo alto endemismo de espécies vegetais (Silva and Bates, 2002; Myers et al., 2000), e por isso considerada a savana mais biodiversa do mundo. Além disso, encontra-se sob forte ameaça diante das mudanças no uso da terra, principalmente devido ao avanço da agricultura e pecuária, com mais da metade de sua extensão já alterada (Alencar et al., 2020; Strassburg et al., 2017). A vegetação do bioma se distribui em forma de mosaico, que compreende desde fitofisionomias florestais associadas a cursos d'água ou solos mais ricos em nutrientes, passando pelas fisionomias savânicas,

com estrato arbóreo denso a ralo, até campos com ausência completa de árvores (Ribeiro and Walter, 2008). Grande parte da riqueza encontra-se no estrato herbáceo da vegetação, que se apresenta em maior proporção nos ambientes campestres (Amaral et al., 2017; Mendonça et al., 2008; Souza et al., 2021).

As fitofisionomias campestres ocorrem geralmente na transição, sendo um ambiente importante de ligação entre fitofisionomias associadas a corpos d'água, como veredas e matas de galeria, e savana típica, denominada cerrado sentido restrito (Munhoz et al., 2008). Os campos se diferenciam pela saturação hídrica e menor profundidade do solo, como os principais fatores que limitam a ocupação por espécies arbóreas e arbustivas em um estrato graminoso contínuo (Amorim and Batalha, 2007; Haridasan, 2000). Os tipos fisionômicos campestres do Cerrado caracterizam-se pelo estrato herbáceo e graminoso, com rara presença (campo sujo) ou ausência completa (campo limpo) de árvores de pequeno porte, podendo ocorrer sobre afloramentos rochosos (campo rupestre) (Ribeiro and Walter, 2008). O compartilhamento de espécies entre as formações campestres de cerrado é normalmente baixo (Cianciaruso and Batalha, 2009; Souza et al., 2021; Tannus and Assis, 2004). O campo limpo ainda pode ser considerado úmido, ao se apresentar sobre terreno com lençol freático superficial, ou seco, quando em solos bem drenados (Ribeiro and Walter, 2008). Quando úmido, apresenta variação florística em forma de mosaico determinado pela umidade do solo (Munhoz et al., 2008). O campo sujo encontra-se sobre solos mais profundos, permitindo o estabelecimento de maior variedade de formas de crescimento, incluindo espécies arbóreas, com a cobertura de copas podendo chegar a 5% (Felfili and Silva Júnior, 2001; Ribeiro and Walter, 2008; Souza et al., 2021). Somado a esse fator, há a sua relação com maiores concentrações de argila, contribuindo para maior infiltração da água das chuvas no solo (Leite et al., 2018; Souza et al., 2021). O campo úmido está relacionado a maiores concentrações de fósforo

e matéria orgânica, onde a acumulação desses minerais é reflexo do lençol freático superficial da área (Souza et al., 2021).

São inexistentes os estudos que contabilizem mais de uma década de dados de dinâmica temporal em áreas campestres do Cerrado. Devido à grande movimentação antrópica na década de 1960 para a região central do bioma (Neves et al., 2017), estudos dessa magnitude são importantes para melhor compreensão da dinâmica vegetacional (Bakker et al., 1996; Smits et al., 2002). Estudos em ecossistemas campestres apontam a pressão antrópica como fator determinante para mudanças na cobertura das espécies vegetais, como a redução da infiltração de água no solo devido a invasão de espécies exóticas invasoras e o adensamento de nativas devido ao rebaixamento do lençol freático. Diante disso, poucas espécies oportunistas, tanto exóticas invasoras como nativas se beneficiam das novas condições ambientais (Archer et al., 2017; Barbosa da Silva et al., 2016). O aumento da cobertura dessas espécies oportunistas acaba impactando o ecossistema de forma que se tornam altamente dominantes, causando redução na riqueza e diversidade, sendo ela nativa (Guido et al., 2017; Archer et al., 2017; Barbosa da Silva et al., 2016; Knapp et al., 2008; Utaile et al., 2021) ou exótica (Rossi et al. 2014). Entretanto, apesar da ocorrência deste processo em diversos ecossistemas campestres, é importante lembrar que este ocorre em resposta ao nível de pressão antrópica na região. Sob baixa intervenção humana, áreas campestres do Cerrado possuem dinâmica não acelerada, com alta similaridade entre intervalos de cinco (Mendes et al., 2014) e sete anos (Eugênio et al., 2011).

Diante disso, neste estudo avaliamos 20 anos de monitoramento da dinâmica da comunidade vegetal em parcelas permanentes instaladas em duas áreas de campo úmido e uma de campo sujo, explorando nas três comunidades: i) cobertura, riqueza e diversidade taxonômica ao longo de 20 anos; ii) cobertura e riqueza de plantas

classificadas por formas de crescimento ao longo de 20 anos; iii) Efeitos do aumento de cobertura das espécies dominantes sobre a riqueza. As flutuações dos fatores ambientais, somadas à ocorrência de distúrbios ocasionais ocorridas no passado são importantes na compreensão do estado atual da vegetação (Mistry and Beradi, 2014). Diante disso, espera-se que a vegetação herbáceo-arbustiva das três áreas do estudo apresente flutuação na riqueza e diversidade de forma geral, com impactos mais acentuados na riqueza e diversidade nas áreas sob alta pressão antrópica, devido a ocupação urbana ocorrida nas últimas décadas ao redor da área. Além disso, espera-se que o campo úmido da área sob baixa pressão antrópica não sofra acentuadas alterações devido à baixa intervenção humana nos arredores.

A seguir é apresentado o capítulo da dissertação, formatado na forma de um manuscrito que foi submetido à Applied Vegetation Science, conforme regulamento do PPGECL/UnB.

VINTE ANOS DE ESTUDOS EM VEGETAÇÕES CAMPESTRES DE CERRADO: DIFERENTES TRAJETÓRIAS NA COMPOSIÇÃO, COBERTURA E RIQUEZA DAS ESPÉCIES

O problema: O Cerrado é um hotspot global de biodiversidade, severamente ameaçado por mudanças no uso da terra. Sua biodiversidade está associada ao amplo mosaico de fisionomias e habitats característico de savanas. Savanas são naturalmente dinâmicas, mas as taxas e direções dessas mudanças são pouco compreendidas, especialmente para fisionomias campestres.

Pergunta: As comunidades vegetais campestres no Cerrado são estáveis no tempo? Caso não sejam, existem padrões para as taxas e para as direções das mudanças, que se repetem em todos os campos?

Localização: Cerrado, Savana Brasileira. Campo limpo e campo sujo, Brazil Central. Áreas de proteção em regiões de alta e baixa pressão antrópica.

Métodos: Com base em dados coletados ao longo de 20 anos, investigamos as mudanças na composição e nas proporções entre formas de crescimento das espécies em três comunidades vegetais campestres. Exploramos os efeitos do adensamento de arbustos e gramíneas na riqueza de espécies dessas comunidades. A composição e a cobertura de espécies de plantas foram tomadas em sete ocasiões de amostragem, entre os anos de 2000 e 2020, por meio de transecções lineares line-transect permanentes. Comparamos a cobertura, riqueza, diversidade e proporções entre formas de crescimento de plantas entre as diferentes ocasiões dentro de cada área. Depois nós desenvolvemos modelos lineares de efeitos mistos para testar se a riqueza de espécies registradas na última amostragem foi alterada por espécies que representavam 70% da cobertura das espécies neste tempo.

Resultados: As mudanças temporais observadas não seguem um padrão. Os campos localizados na área sob maior pressão antrópica apresentaram redução na riqueza e diversidade, com dominância de poucas espécies de arbustos e gramíneas entouceiradas cobrindo a maior parte do terreno. O adensamento do campo úmido pelo arbusto nativo *Trembleya parviflora* levou à perda de mais de 50% de diversidade em 20 anos. O adensamento do campo sujo pelo arbusto *Raulinoreitzia tremula*, associado a três gramíneas nativas e uma exótica ocasionou perda significativa de riqueza de espécies vegetais. Em área sob baixa pressão antrópica, o campo úmido mostrou apenas reordenamento na composição e na cobertura relativa das espécies ao longo do tempo.

Conclusão: Ao longo de 20 anos, constatamos mudanças na riqueza, diversidade, cobertura, composição e proporções entre formas de crescimento de plantas em comunidades campestres no Cerrado. Porém, os três campos estudados seguiram trajetórias distintas, principalmente resultantes do adensamento de poucas espécies, que levou à simplificação florística nos campos na área protegida, especialmente nas áreas que estiveram sob pressão antrópica.

Palavras-chave: savana brasileira; adensamento; campos savânicos; estudos de longa duração; *Trembleya parviflora*

1 Introdução

O pool de espécies presente em uma comunidade é resultante do contexto ambiental em que está inserida (Acker, 1990), devido à resposta diferenciada que as espécies apresentam aos fatores bióticos e abióticos. Um dos desafios dos estudos de dinâmica de comunidades vegetais é entender quais e em que nível esses fatores influenciaram na agregação do pool de espécies atual (Li et al., 2016). A dinâmica do contexto ambiental determina o nível de impacto que se gera na comunidade vegetal, ocasionando processos contínuos de coexistência e substituição de espécies (Chang and HilleRisLambers, 2016). Se desejamos compreender, manejar ou restaurar ecossistemas da forma mais efetiva possível, estudos de observação a longo prazo são essenciais para compreendermos como a vegetação se altera em termos de riqueza e composição a fatores bióticos e abióticos (Alfonsi et al., 2017; Bakker et al., 1996). Os ecossistemas savânicos passam por rápidas mudanças na cobertura de espécies em escala temporal e alto *turnover* de espécies na escala espacial (Bond, 2008; Lehmann and Parr, 2016), e apresentam alta sensibilidade a fatores ambientais (Devineau & Fournier, 2007; Leßmeister et al., 2019), sendo então ótimos modelos de estudo da dinâmica temporal.

Estudos de longa duração em savanas ao redor do mundo indicam que a riqueza e a cobertura da camada herbáceo-arbustiva flutuam ao longo do tempo, influenciadas por diversos eventos como seca, fogo e herbivoria (Fuhlendorf and Smeins, 1997; Masubelele et al., 2014; Van Coller et al., 2018). Apesar de estudos de longa duração com a flora herbácea já terem sido conduzidos em savanas na África (Leßmeister et al., 2019), Venezuela (San José and Farinas, 1991), e Estados Unidos (Hobbs et al., 2007), na savana brasileira denominada Cerrado esses estudos se concentram majoritariamente no estrato lenhoso (*e.g.* Libano and Felfili, 2006). Ainda assim, poucos são os estudos que analisam

por mais de uma década a dinâmica da vegetação lenhosa no bioma (Almeida et al., 2014; Machida et al., 2021; Meira Junior et al., 2020; Roitman et al., 2008). Diante disso, nos trópicos em geral, o estrato herbáceo-arbustivo e os ambientes campestre, onde ocorrem em maior proporção, são pouco estudados e pouco se sabe sobre seu funcionamento a longo prazo (Overbeck et al., 2015; Parr et al., 2014).

A estrutura típica das savanas é caracterizada pela coexistência entre arbustos e árvores esparsas sobre uma camada herbácea contínua predominantemente gramínoide (Buisson et al., 2019; Scholes and Archer, 1997). O balanço entre essas duas camadas da vegetação resulta de interações com aspectos climáticos, topográficos, edáficos, herbivoria e fogo (Scholes and Archer, 1997; Veldman et al., 2015). Entretanto, a fragmentação de habitat causada pela presença humana vem causando uma série de alterações que impactam aspectos hidrológicos e edáficos da região, inclusive de vegetações nativas circundantes. Dentre os efeitos mais comuns, observa-se alterações no regime do fogo e na quantidade de água e nutrientes no solo, onde somente poucas espécies se beneficiam dessa nova condição, geralmente árvores e arbustos que aumentam sua dominância e adensam na comunidade (Stevens et al., 2017). Atividades antrópicas que levam ao rebaixamento do lençol freático e mudanças climáticas que causam condições mais secas (Berg et al., 2009) tem grande influência nesse processo, ocasionando alterações que tornam o ambiente favorável ao aumento da cobertura de uma espécie que se beneficiou das novas condições. Árvores nativas têm causado grande impacto no processo de adensamento, onde a dominância de uma única espécie vem causando diminuição na riqueza, levando a homogeneização biótica (Barbosa da Silva et al., 2016; Utaile et al., 2021).

Em áreas campestres savânicas nos Estados Unidos o adensamento do arbusto nativo *Juniperus virginiana* levou à perda de todas as espécies de gramíneas dominantes

de seu sub-bosque (Knapp et al., 2008). Em savanas alagadas no Brasil Central, Barbosa da Silva et al. (2016) encontraram uma relação negativa entre riqueza de espécies herbáceas e a aumento na cobertura do arbusto nativo *Combretum laxum*. Esse é um processo alarmante, pois os atributos morfológicos e fisiológicos da espécie “adensadora” afetam o microclima do ecossistema (Chapin et al., 1997), facilitando sua proliferação e alterando o pool de espécies da comunidade (Knapp et al., 2008). Visto que houve uma ocupação humana massiva na década de 1960 na região central do Cerrado (Neves et al., 2017), estudos que avaliem a dinâmica das áreas campestres nessa região podem ajudar a compreender a dinâmica na composição da vegetação ao longo do tempo.

Neste estudo nós avaliamos, ao longo de 20 anos, mudanças na composição e cobertura por espécies de plantas em três áreas campestres de Cerrado: um campo sujo e um campo úmido situados em uma área de preservação sob forte pressão antrópica (Neves et al., 2017) e um campo úmido inserido em uma região sob baixa pressão antrópica. Nós investigamos nos três campos (a) mudanças na cobertura, composição, riqueza (i.e. número de espécies) e diversidade e das proporções entre as formas de crescimento das espécies; e (b) efeitos do adensamento de arbustos e gramíneas sobre a riqueza de espécies nas áreas. Partindo do pressuposto de que atividades ligadas à presença humana nos arredores, como adição de fertilizantes (Bustamante et al., 2012), levam ao aumento de espécies invasoras (Abreu and Durigan, 2011) e beneficiam o adensamento de algumas espécies devido ao rebaixamento do lençol freático em áreas de savanas úmidas (Meirelles et al., 2002), nós esperamos a diminuição de forma geral na riqueza e diversidade nos campos sob alta pressão antrópica (Barbosa da Silva et al., 2016; Rossi et al., 2014). Por outro lado, nós esperamos que não tenham ocorrido mudanças significativas na comunidade de plantas do campo úmido localizado na região com menor

intervenção antrópica, rodeada por grandes áreas protegidas pelo estado e por áreas naturais conservadas pelos proprietários para contemplação da paisagem pelo turismo.

2 Métodos

2.1 Áreas de estudo

O estudo foi realizado em formações campestres em duas localidades no bioma Cerrado (sensu IBGE) na porção central do Brasil. Um campo úmido (15° 55' 41,99" S e 47° 54' 21,08" W) e um campo sujo (15° 55' 48,2" S e 47° 54' 22,7" W) adjacentes à Fazenda Água Limpa (FAL), localizada no Distrito Federal, e um campo úmido localizado na Fazenda Água Fria (FAF), no estado de Goiás. O clima da região é do tipo Aw segundo a classificação de Köppen, com sazonalidade pluviométrica, concentrando altas temperaturas e pluviosidade entre os meses de outubro e abril, seguida de seca e menores temperaturas entre os meses de maio a setembro (Alvares et al., 2013). Em cada uma das áreas, foram estabelecidas parcelas permanentes para amostragem da vegetação entre 2000 e 2020, as quais foram amostradas até 2020.

A Fazenda Água Fria (FAF), a 262 km da FAL, localiza-se em Alto Paraíso de Goiás, na região da Chapada dos Veadeiros, sendo considerada Sítio do Patrimônio da Humanidade pela UNESCO (UNESCO, 2001). É uma propriedade rural privada que tem como turismo sua principal atividade, sendo rodeada por outras áreas sob a mesma atividade, com baixa atividade agropecuária. A precipitação média anual no período do estudo na área foi de 1237 mm, e temperatura média entre 2008 e 2020 de 21°C (Apêndice S1-B, ANA, 2020; INMET, 2020). O campo úmido (14°04'8,83" S e 47°30'33,1" W)

ocupa área de 21 ha, com grande parte sob alagamento sazonal e circundada pelas fitofisionomias cerrado rupestre e vereda, e uma porção menor permanentemente alagada, bordeando uma mata de galeria próxima ao córrego Água Fria. Nas proximidades da mata de galeria em que se encontra o córrego, o solo é do tipo hidromórfico glei húmico, com grande quantidade de matéria orgânica, e no restante ocorrem plintossolos pétricos, com textura média muito arenosa e drenagem moderada (Eugênio et al., 2011). O último evento de fogo ocorrido na área comunicado pelos proprietários foi anterior ao primeiro inventário, no ano de 1996.

A FAL, localizada ao sul do Distrito Federal, é parte integrante da Universidade de Brasília desde 1972, e faz parte de um conglomerado de áreas conservadas de Cerrado que incluem a estação ecológica do Jardim Botânico de Brasília e a Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). Tais áreas compreendem 45% da Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça de Veado no estado do Distrito Federal no Brasil, com aproximadamente 10.000 ha de áreas conservadas (Felfili et al., 2002). Apesar disso, encontram-se próximas a uma grande extensão urbana, onde o adensamento populacional se tornou intenso desde a década de 1960, com a construção da capital do Brasil. A precipitação média anual no período do estudo na área foi de 1350mm, e temperatura média anual mínima de 17°C e máxima de 27°C (Apêndice S1-A, INMET, 2020). O campo úmido apresenta solo hidromórfico, com lençol freático elevado e alagamento temporário na estação chuvosa, com algumas depressões sob alagamento permanente (Munhoz et al., 2008). O campo sujo encontra-se sobre latossolo profundo de baixa fertilidade e lençol freático profundo (Munhoz e Felfili, 2006). Em ambas as áreas amostradas foram registradas queimadas três meses antes do primeiro inventário, em agosto 1999 (Munhoz e Felfili, 2004, 2006) e em agosto de 2011 (Souza et al., 2021).

2.2 Coleta de dados

Todas as amostragens foram realizadas no auge da estação chuvosa. Na FAF, a área de campo úmido de 21 ha foi estratificada em quatro subáreas, com base nos tipos de vegetação presentes ao redor da área de estudo: (1) cerrado rupestre, (2) mata de galeria, (3) vereda e (4) região central do campo úmido. Dentro de cada uma das subáreas foram sorteadas linhas permanentes de 10 m que correspondem às unidades amostrais, sendo instaladas quatro linhas na primeira área (L1, L4, L5 e L7), três na segunda (L8, L9 e L10), três na terceira (L11, L12 e L14) e cinco na quarta (L2, L3, L6, L13 e L15). A área foi inventariada nos anos de 2000 (T0- Munhoz, 2003), 2007 (T1), 2009 (T2- Eugênio et al., 2011), 2011 (T3), 2014 (T4), 2016 (T5), 2018 (T6) e 2020 (T7).

Na FAL, em cada uma das áreas, uma parcela de 400 x 300 m foi demarcada e subdividida em quatro quadrados de 200 x 150 m, sendo sorteada uma linha em cada uma delas para a realização da amostragem. No caso do campo sujo, por ser mais homogêneo, todas as quatro linhas sorteadas possuem 40 m. No campo úmido, o tamanho das linhas foi baseado na curva do coletor (Ellenberg e Mueller-Dombois, 1974), que indica o final do transecto de acordo com o alcance da assíntota, resultando em uma linha 40 m, uma de 30 m e duas de 20 m. Em ambas as áreas, cada transecto foi subdividido em trechos de 10 m, que correspondem a uma unidade amostral (UA), totalizando 16 no campo sujo e 11 no campo úmido. Ambas as áreas foram inventariadas nos anos de 2000 (T0- Munhoz e Felfili, 2004, 2006), 2007 (T1 - Amaral et al., 2013), 2009 (T2), 2011 (T3), 2012 (T4 - Souza et al., 2021), 2014 (T5), 2018 (T6) e 2020 (T7).

A determinação da composição e cobertura das espécies foi realizada em todas as áreas por meio do método de interseção na linha (Canfield, 1950) adaptado por Munhoz e Araújo (2011). A projeção de cada espécie foi obtida para base, ramificações da planta

ou projeções foliares perpendiculares de cada espécie interceptadas pela linha (Cummings e Smith 2000). Por meio de uma fita milimetrada, colocada em cada unidade amostral de 10 m, foi obtida a presença e ausência (composição) e projeção (cobertura) das espécies. A cobertura absoluta de cada espécie corresponde à soma de suas projeções em metros em cada unidade amostral. A cobertura relativa (área percentual coberta por cada espécie) foi obtida dividindo-se a sua cobertura absoluta total em cada unidade amostral pela soma da cobertura absoluta de todas as espécies em cada unidade amostral, multiplicada por 100. Depois, a cobertura relativa de cada forma de crescimento por unidade amostral foi obtida através da soma da cobertura relativa de todas as espécies da forma de crescimento em cada unidade amostral. A identificação das espécies ocorreu por meio de comparação com exsicatas de herbários, consulta à literatura especializada e aos especialistas nos táxons. Os espécimes coletados foram depositados no Herbários UB e IBGE. As espécies foram classificadas em famílias de acordo com o Angiosperm Phylogeny Group IV (Byng et al., 2016). A nomenclatura das espécies, gêneros e famílias foi checada e corrigida por meio do pacote *flora* (Carvalho, 2016), disponível no programa R (R Development Core Team, 2018), que contém todos os nomes botânicos aceitos e sinônimos da Flora do Brasil 2020 (2020). As espécies foram classificadas em formas de crescimento de acordo com Dansereau (1951) e Eiten (1992). Foram classificadas como graminoides as espécies pertencentes às famílias Cyperaceae, Poaceae e Xyridaceae. No campo úmido da FAL, devido à baixa representatividade de árvores, estas foram somadas aos arbustos, e as trepadeiras aos subarbustos.

2.3 Análise de dados

As três áreas de campo foram analisadas separadamente para avaliação de suas trajetórias ao longo dos 20 anos de monitoramento. Três matrizes foram preparadas: (i) uma com a cobertura de cada espécie por inventário, (ii) uma matriz binária com os dados de composição (presença e ausência) por inventário, e (iii) uma matriz com a cobertura de cada forma de crescimento por inventário. A primeira matriz foi utilizada para as curvas de rarefação e extrapolação de riqueza e diversidade e para o gráfico com as espécies com maior cobertura nas amostragens, e a terceira para a análise de variância. As duas primeiras (cobertura e composição) também foram utilizadas para o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS).

A riqueza e a diversidade entre as amostragens foram comparadas por meio de curvas de rarefação e extrapolação baseadas nos números de Hill. Estes números consistem em um grupo de índices de diversidade matematicamente integrados que se diferem pelo expoente q , que usa a abundância e a riqueza das espécies (Chao et al., 2014). A base deste método é por meio da probabilidade de distribuição multinomial dos números de Hill, onde usamos $q=0$ (riqueza de espécies) e $q=1$ (índice de diversidade de Shannon). O índice de diversidade de Shannon foi adotado por dar maior peso às espécies raras, muito comuns no Cerrado. Foram utilizados os procedimentos propostos por Chao et al. (2014), por meio do pacote “iNEXT.Sam”, e “plot.iNEXT”, do pacote *iNEXT* (Hsieh et al., 2016). Para comparar os dados extrapolados, as curvas geradas por meio do método de *bootstrap* têm intervalo de confiança de 95% (Chao et al., 2014).

A cobertura e a composição das espécies nas UAs entre os inventários foram comparadas por meio de um Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS) por meio da função *metaMDS* presente no pacote *vegan* versão 2.5-6 (Oskanen et al., 2015). A métrica de distância de Jaccard foi adotada para os dados de presença e ausência, e o coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis para os dados de cobertura (Legendre e

Legendre 2012). Também construímos elipses com intervalos de confiança de 95% em torno dos centroides (função *stat_ellipse*) para cada ocasião de amostragem. A significância das diferenças entre as amostragens foi testada por meio da função *adonis* presente no pacote *vegan*, que usa a matriz de distância de Bray-Curtis para realizar uma análise de variância. A homogeneidade da dispersão entre os grupos foi testada por meio do pacote *betadisper*, que usa também a matriz de distância de Bray-Curtis. Essa função calcula a homogeneidade da dispersão dos grupos entre as amostragens por meio da abundância de espécies (Oskanen et al., 2015).

Análise de variância (ANOVA) aninhada foi adotada para testar diferenças dos valores médios da riqueza e cobertura das formas de crescimento entre os inventários. As variáveis foram transformadas por meio de Box Cox para atingir as premissas de normalidade e linearidade (Zar 2010). A comparação dos valores médios e a significância estatística ($p \leq 0.05$) foi verificada pelo Teste de Tukey. A análise de variância e o Teste de Tukey foram realizados no pacote *stats* do programa R (R Development Core Team 2019). Os resultados foram representados visualmente em um gráfico de barras da variação na distribuição da cobertura e riqueza relativa das formas de crescimento entre as amostragens.

Para avaliar se a riqueza foi afetada pelo aumento da cobertura de espécies nas áreas, nós usamos modelos lineares de efeitos mistos (Linear Mixed-Effects Models), assumindo as parcelas remedidas como efeito aleatório, usando o pacote *lme4* do programa R (R Development Core Team 2019). Assim, testamos a riqueza nos segmentos lineares de 10 m em função da cobertura das espécies por segmento, que representavam 70% da cobertura na última amostragem. Representamos graficamente apenas as espécies que significativamente afetaram a riqueza de espécies. A significância foi gerada a partir do critério AIC, comparando o modelo com e sem a cobertura da espécie preditora. As

análises foram feitas separadamente para cada espécie. Todos os modelos apresentaram normalidade e homogeneidade das variâncias, permitindo usar a distribuição gaussiana. Apenas na Fazenda Água Fria foi preciso log-transformar a variável resposta para garantir as premissas.

Além disso, a fim de demonstrar a variação da cobertura das espécies que juntas somaram 70% da cobertura total de cada amostragem, produzimos um gráfico que apresenta a cobertura absoluta das espécies em cada uma das áreas e indicamos com um traço aquelas que representavam 70% da cobertura em cada amostragem. As marcadas com traço na última amostragem são as mesmas testadas no Linear Mixed-Effects Models. Todas as análises foram realizadas no programa R versão 4.0.3 (R Development Core Team, 2019).

3 Resultados

Ao longo dos 20 anos do estudo foram amostradas na Fazenda Água Limpa (FAL), no total, 236 espécies vegetais, distribuídas em 44 famílias no campo sujo, 127 espécies (33 famílias) no campo úmido e 141 espécies (31 famílias) no campo úmido da Fazenda Água Fria (FAF) (Apêndice S2, S3 e S4). Em todas as áreas houve redução na riqueza e diversidade após 20 anos (Fig. 1). Houve maior riqueza e diversidade no campo úmido da FAF no ano de 2011 (Fig. 1A e 1B), da FAL em 2014 (Fig. 1C e 1D) e no campo sujo da FAL em 2012 (Fig. 1E e 1F), com esses picos seguidos do declínio em todas as áreas. Nas áreas de campo úmido houve redução significativa (IC 95%) na riqueza e diversidade entre a primeira e a última amostragem, com perda de 26% e 17% na FAF e 36% e 55% na FAL, respectivamente. Apesar do pico de riqueza e diversidade em 2012, após a

queimada de 2011, esses parâmetros não se alteraram significativamente no campo sujo da FAL após 20 anos, com redução de 4% e 9%, respectivamente. Em todas as áreas a extrapolação refletiu curva com padrão semelhante à de rarefação.

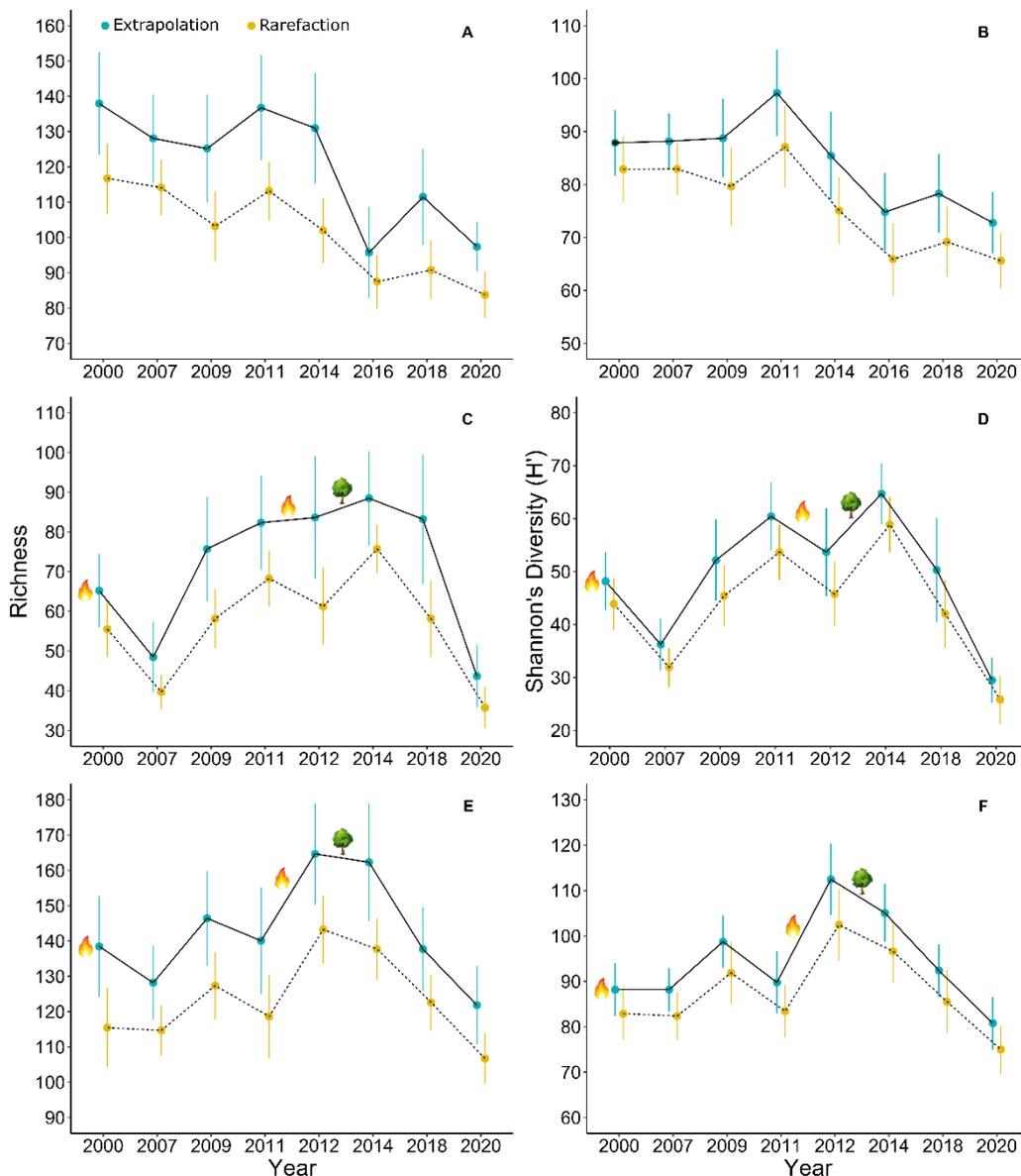


Figura 1. Curvas de rarefação (amarelo) e extrapolação (azul) com intervalos de confiança de 95% baseadas nos números de Hill (Chao et al. 2014) para riqueza (gráficos à esquerda) e índice de Shannon (H') (gráficos à direita) das espécies do (A e B) campo úmido da Fazenda Água Fria, Alto Paraíso de Goiás – GO, sob baixa pressão antrópica, (C e D) campo úmido e (E e F) campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF que

sofrem alta pressão antrópica. O símbolo da chama indica a ocorrência de fogo e o de arbusto o adensamento de espécies arbustivas.

Em todas as três áreas, as espécies gramíneas, representadas principalmente pela família Poaceae, tiveram maior cobertura relativa em todas as amostragens. Nos campos úmidos da FAL e FAF, *Axonopus* e *Rhynchospora* foram, respectivamente, os gêneros mais abundantes em 2000 (T0), e *Paspalum* predominou em ambas as áreas em 2020 (T7). Apesar do campo úmido da FAF manter a predominância de espécies herbáceas gramíneas e não gramíneas (Fig. 2), o campo úmido da FAL teve aumento na cobertura de arbustos (Fig. 3), principalmente de *Trembleya parviflora*. No campo sujo da FAL, *Arthropogon villosus* foi a espécie com maior cobertura relativa em 2000 (T0), sendo substituída principalmente pela gramínea nativa *Tristachya leiostachya* em 2020 e por arbustos de *Raulinoreitzia tremula* (T7) (Fig. 4). *Paspalum lineare* foi a espécie com maior cobertura relativa em todas as amostragens do campo úmido da FAF (Fig. 2). A espécie teve também a maior cobertura total no campo úmido da FAL, e também nas quatro últimas amostragens (2012, 2014 e 2018) (Fig. 3).

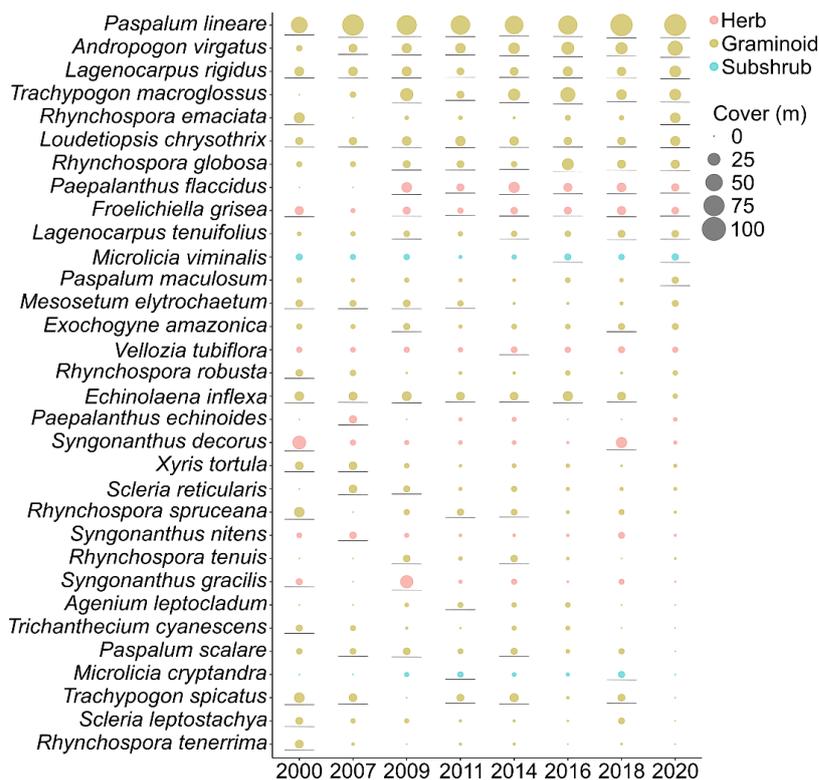


Fig. 2 Cobertura das espécies que representaram 70% da cobertura em cada inventário no campo limpo da Fazenda Água Fria, Alto Paraíso de Goiás - GO. Traços indicam as espécies que, juntas, representam 70% da cobertura em cada amostragem.

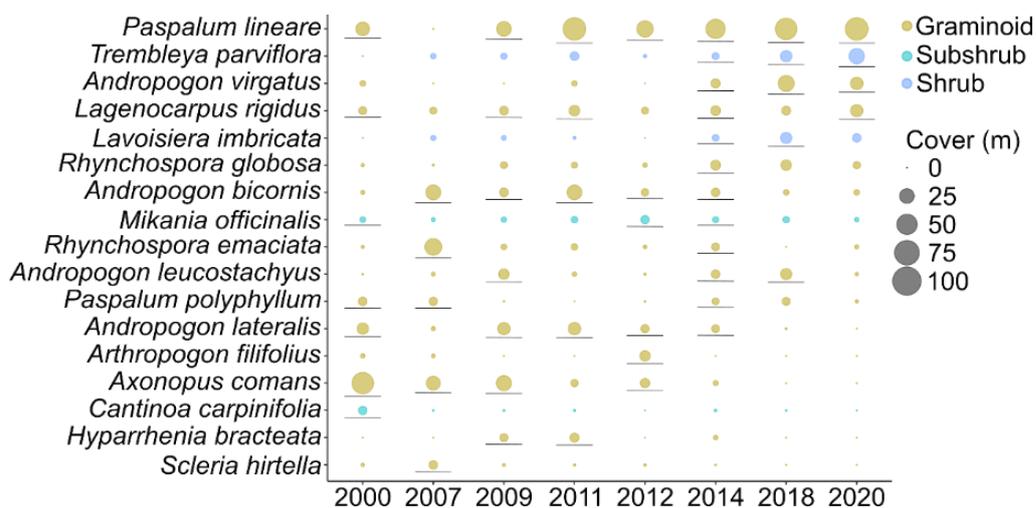


Fig. 3. Cobertura das espécies que, juntas, representaram 70% da cobertura em cada inventário no campo úmido da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Traços indicam as espécies que representam 70% da cobertura em cada amostragem.

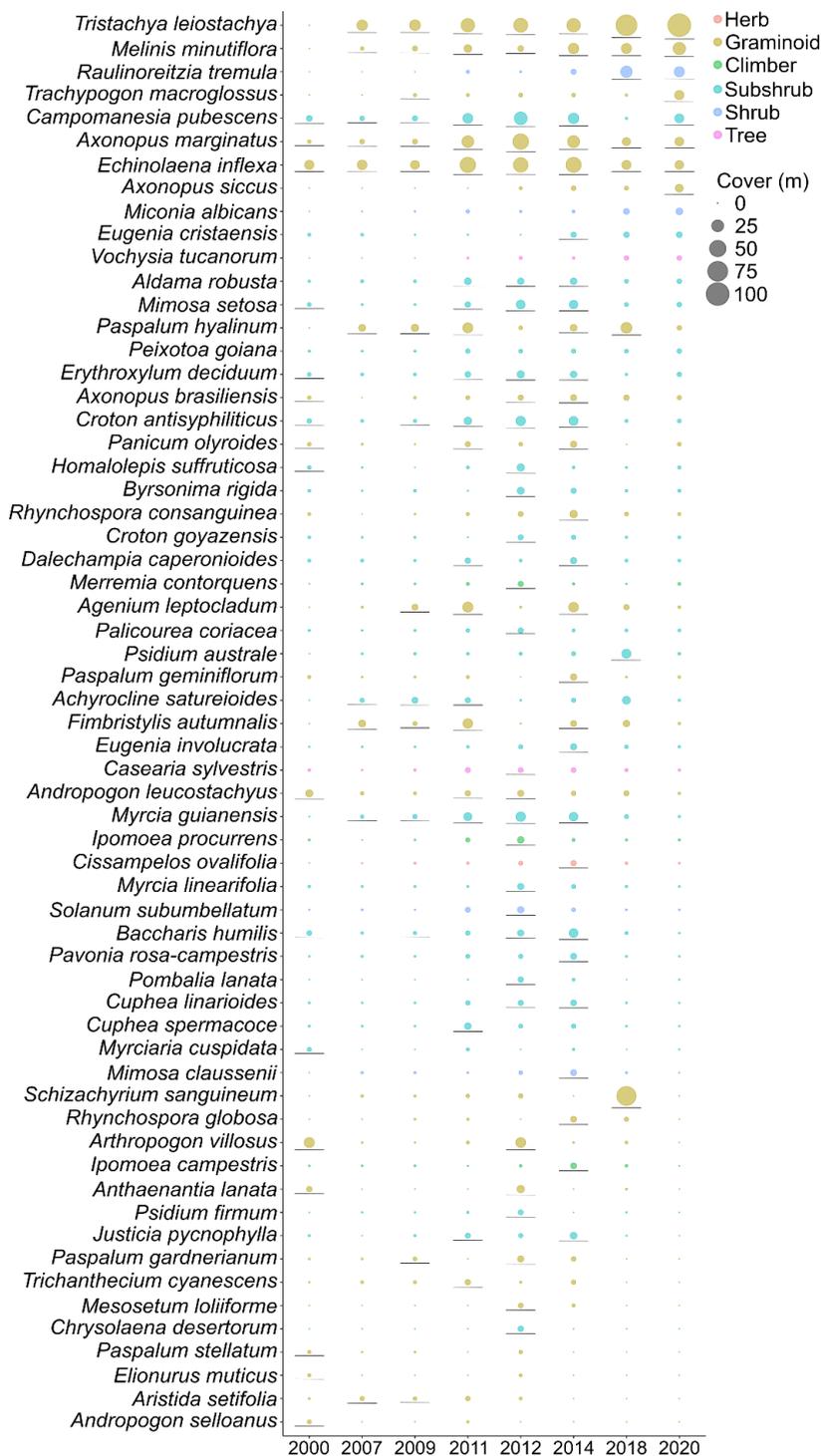


Figura 4. Cobertura das espécies que representaram 70% da cobertura em cada inventário no campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Traços indicam as espécies que, juntas, representam 70% da cobertura em cada amostragem.

Nas três áreas houve o aparecimento da espécie exótica invasora *Melinis minutiflora* (Apêndice S2, S3 e S4). Na FAF, esta espécie foi registrada desde o inventário de 2011, porém com estabilidade em sua cobertura, havendo inclusive diminuição nos dois últimos inventários, representando 0,26% da cobertura relativa de 2020. No campo úmido da FAL, ocorre desde 2007 e apresentou aumento progressivo desde o inventário pós fogo (2011), ocupando 1,42% da cobertura relativa de 2020. No campo sujo, *Melinis minutiflora* ocorreu com baixa cobertura no ano 2000 e teve aumento expressivo desde então, representando 9% da cobertura em 2020 (Fig. 4).

A análise de nMDS mostrou menor separação na composição e cobertura de espécies entre o primeiro (T0) e o último inventário para os campos limpos úmidos da FAL e da FAF (Fig. 5 A-D). O campo sujo se difere temporalmente no espaço multidimensional principalmente quanto à cobertura das espécies (Fig. 5 E-F). A composição de espécies entre as amostragens foi significativamente diferente somente no campo úmido (adonis: $r^2 = 0.193$, $p_{\text{adj}} = 0.001$; betadisper: $F = 0.790$, $p = 0.598$) e campo sujo (adonis: $r^2 = 0.180$, $p_{\text{adj}} = 0.001$; betadisper: $F = 3.805$, $p < 0.001$) da FAL, com o mesmo ocorrendo em termos de cobertura de espécies (adonis: $r^2 = 0.299$, $p_{\text{adj}} = 0.001$; betadisper: $F = 3.701$, $p = 0.002$) (adonis: $r^2 = 0.411$, $p_{\text{adj}} = 0.001$; betadisper: $F = 4.1225$, $p < 0.001$). Na FAL, somente a cobertura do campo úmido apresentou dispersão homogênea das amostragens. Na FAF, não houve dispersão das amostragens no espaço multidimensional, onde nenhuma das amostragens apresentou diferença significativa ou dispersão homogênea (Fig. 5 A-B). Em todas as áreas houve maior separação nos períodos de amostragens ao longo dos eixos em termos de cobertura do que em termos de composição de espécies.

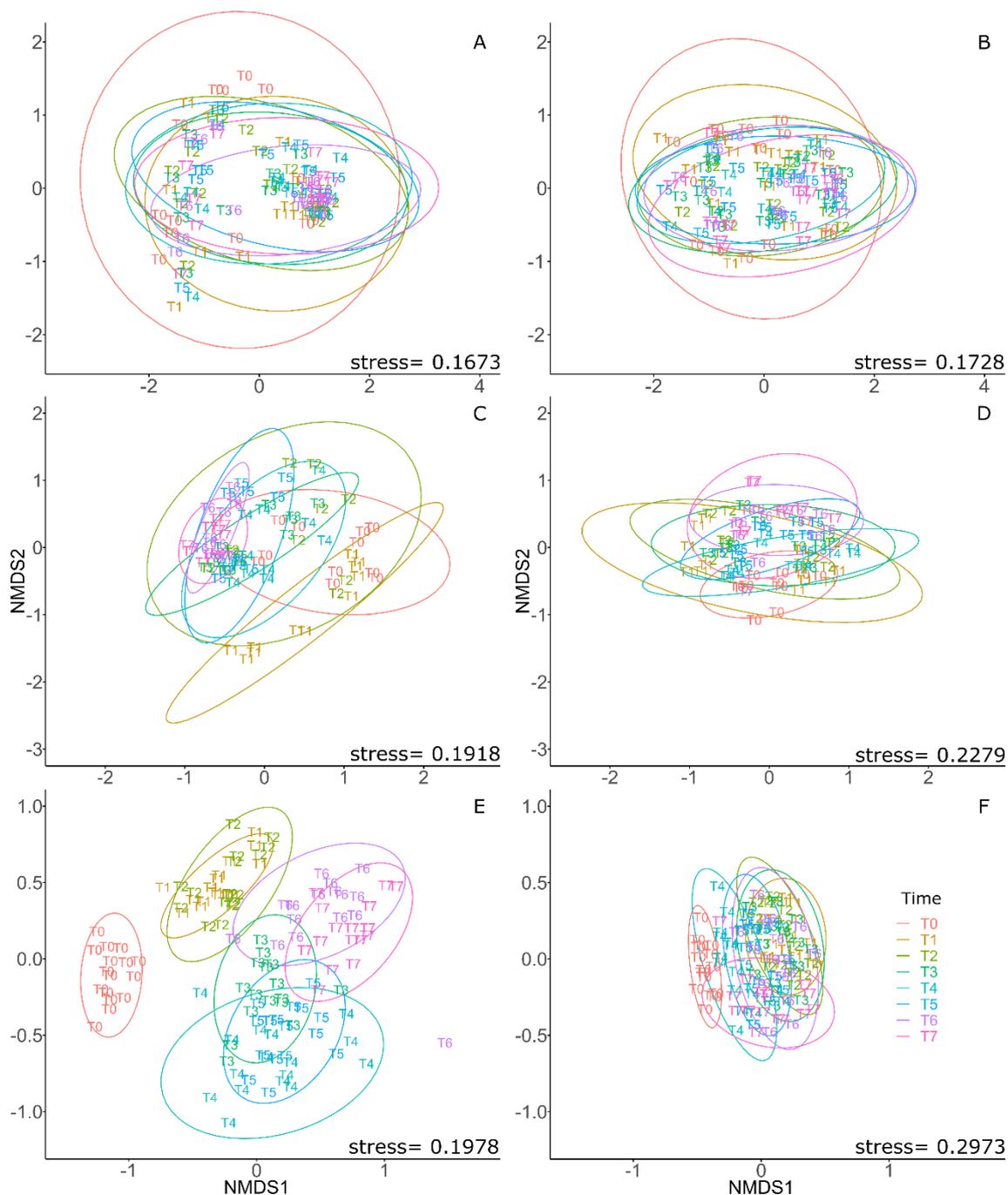


Figura 5. Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS) para a cobertura (gráficos à esquerda) e composição (gráficos à direita) de espécies amostradas no (A e B) campo úmido da Fazenda Água Fria- Alto Paraíso de Goiás, (C e D) campo úmido e (E e F) campo sujo da Fazenda Água Limpa- Brasília (DF). Cada código representa uma unidade amostral amostrada em 2000 (T0), 2007 (T1), 2009 (T2), 2011 (T3), 2012 (T4-

FAL), 2014 (T4 – FAF, T5 - FAL), 2016 (T5 – FAF), 2018 (T6) e 2020 (T7). Os códigos representam a amostragem a qual se refere a unidade amostral.

No campo úmido da FAF a cobertura e riqueza das formas de crescimento pouco se alteraram em 20 anos (Fig. 6A e 6B), sendo que a cobertura de arbustos e árvores foi menor e significativamente diferente entre a segunda (2007) e a última (2020) amostragem. No campo úmido da FAL, houve diminuição significativa entre a primeira e a última amostragem para cobertura de ervas, trepadeiras e subarbustos, e aumento significativo na cobertura de arbustos e árvores ($p < 0.0001$, Fig. 6 C-D). Além disso, entre a primeira e a última amostragem também em termos de riqueza o campo úmido da FAL apresentou significativa redução de gramínoides e ervas e aumento de arbustos e árvores. As espécies gramínoides mostraram menor cobertura no campo úmido da FAL na amostragem realizada em 2012 após o fogo (2011) com diferenças significativas entre todas as amostragens ($p < 0.0001$), com exceção com a última (2020). No campo sujo houve diferença significativa entre a primeira e a última amostragem, com aumento da cobertura de gramínoides e arbustos e riqueza de arbustos, e diminuição da riqueza de gramínoides, ervas e trepadeiras e subarbustos ($p < 0.0001$, Fig. 6 E-F). A cobertura de gramínoides nas três primeiras amostragens no campo sujo foi significativamente menor das subsequentes ($p < 0.0001$). Nessa área a cobertura de trepadeiras e subarbustos nas duas amostragens após o fogo (2012 e 2014), foram maiores e significativamente diferentes das demais. A riqueza de arbustos aumentou significativamente da primeira amostragem em relação a todas as outras amostragens no campo sujo, com exceção da avaliação anterior ao fogo (2011) ($p < 0.0001$). A cobertura de espécies arbóreas foi significativamente maior entre a segunda (2007) e a última (2020) amostragem e, em

termos de riqueza, entre a segunda (2009) e as amostragens subsequentes à quarta (2011) no campo sujo.

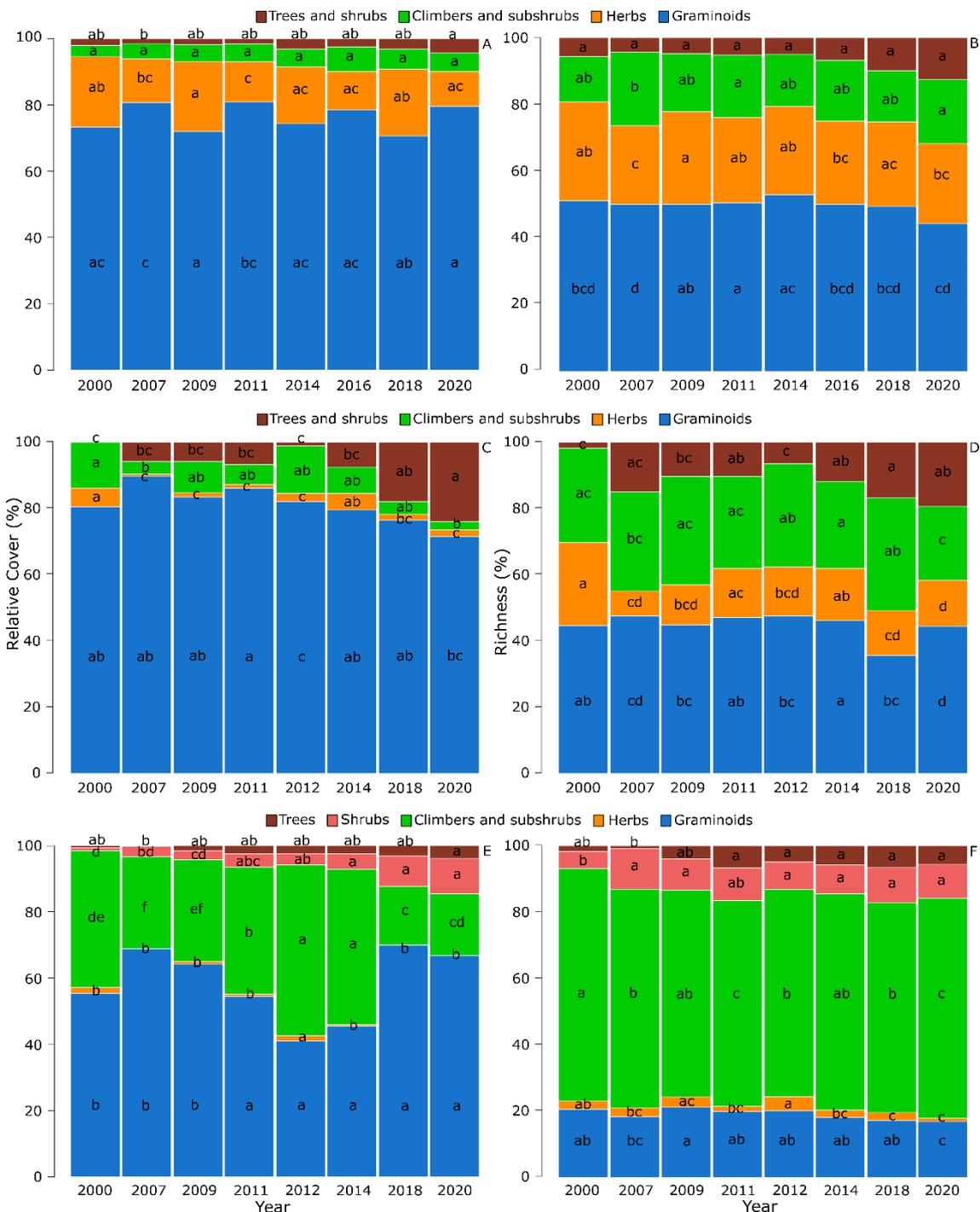


Figura 6. Cobertura e riqueza particionada em formas de crescimento, representada respectivamente para (A e B) campo úmido da Fazenda Água Fria- Alto Paraíso de Goiás

(GO), (C e D) campo úmido e (E e F) campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília-DF. As letras dentro das barras indicam a significância da forma de vida entre as amostragens.

No campo úmido da FAL o adensamento do arbusto nativo *Trembleya parviflora* apresentou relação negativa com a riqueza por unidade amostral (Fig. 7A). Enquanto no campo sujo o aumento na cobertura das gramíneas nativas *Tristachya leiostachya*, *Trachypogon macroglossus*, *Axonopus siccus*, da exótica invasora *Melinis minutiflora* e do arbusto *Raulinoreitzia tremula*, que aumentou 45 vezes sua cobertura entre as duas últimas amostragens, determinou redução significativa da riqueza por unidade amostral (Fig. 7B-F). Na FAF, apenas *Froelichiella grisea* apresentou relação positiva com o aumento da riqueza (Apêndice S5).

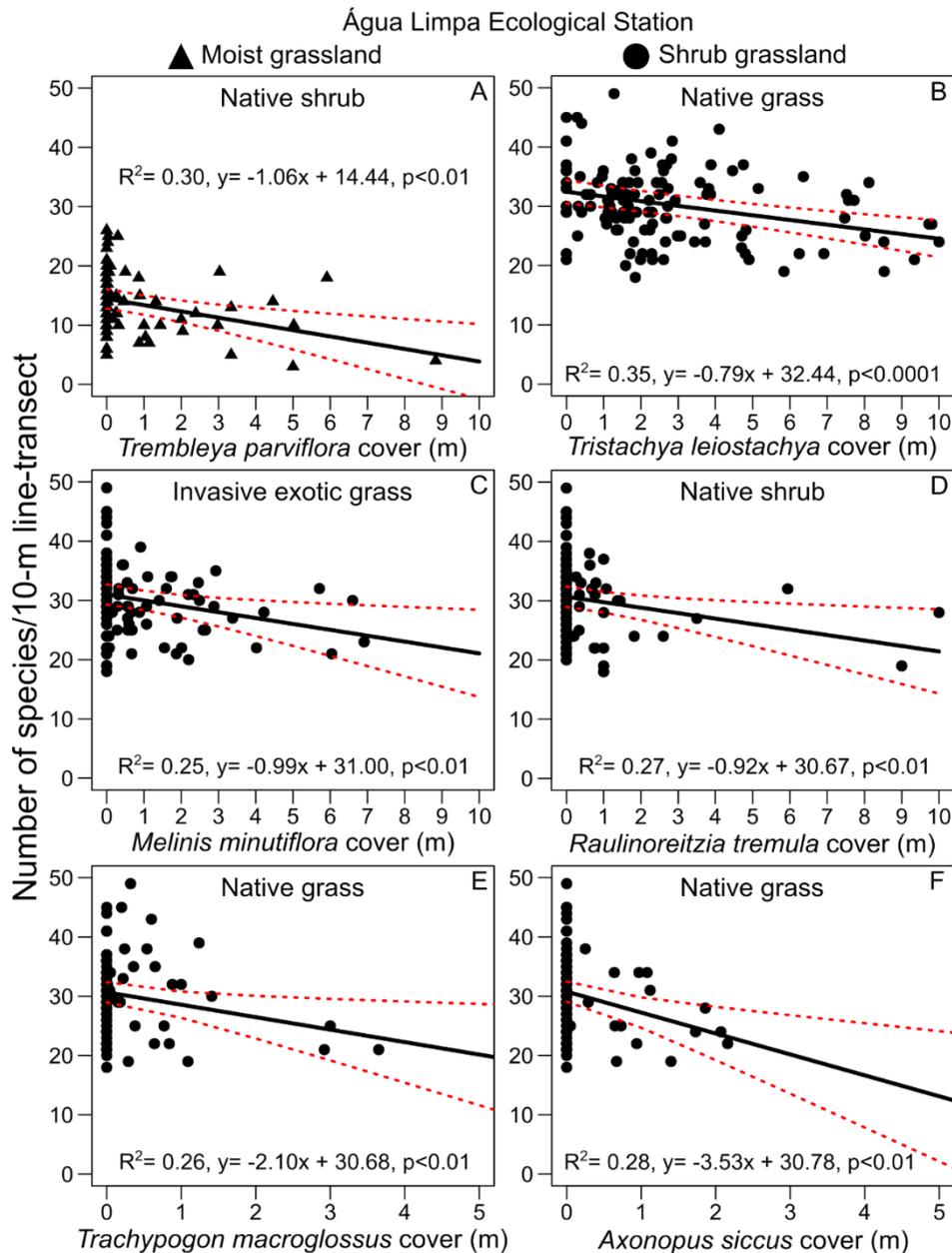


Fig. 7. Regressões de modelos lineares mistos entre a riqueza por unidade amostral do campo úmido e a cobertura de (A) *Trembleya parviflora* (D.Don) Cogn e entre riqueza por unidade amostral do campo sujo e cobertura de (B) *Tristachya leiostachya* Nees, (C) *Melinis minutiflora* P.Beauv., (D) *Raulinoreitzia tremula* (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob., (E) *Trachypogon macroglossus* Trin., (F) *Axonopus siccus* (Nees) Kuhlm. da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF.

4 Discussão

Nós encontramos, ao longo de 20 anos de monitoramento da flora de três áreas campestres no Cerrado, mudanças na riqueza, diversidade, cobertura, composição e formas de crescimento de espécies de plantas. Todas as três áreas sofreram redução na riqueza e diversidade após 20 anos, porém com trajetórias distintas em termos de composição e cobertura das formas de vida. Nos campos da FAL aumentou a quantidade de indivíduos lenhosos, principalmente arbustos, de algumas gramíneas nativas entouceiradas e de uma gramínea exótica invasora. O adensamento de arbustos e gramíneas entouceiradas nos campos da FAL reduziu a riqueza de plantas nessas áreas. A comunidade de plantas do campo úmido da FAF apresentou as menores alterações florísticas e estruturais ao longo do estudo.

4.1 Flutuações na composição, riqueza, cobertura e formas de crescimento nas comunidades vegetais

As áreas campestres do mesmo tipo ou diferentes, porém adjacentes, apresentaram trajetórias diferenciadas em termos de riqueza e cobertura de espécies. Após duas décadas, o campo sujo da FAL se manteve relativamente estável em termos de riqueza de espécies, já o campo úmido sofreu redução na riqueza, e perdeu mais da metade da sua diversidade. No campo sujo, a redução na riqueza e diversidade de espécies foi menor, pois em contrapartida a redução na cobertura de gramínoideis, ervas, trepadeiras e subarbustos houve aumento na riqueza de arbustos e árvores.

Como observado em outros estudos realizados em áreas campestres (Bühler and Roth, 2011; Mitchell et al., 2017; San José and Farinas, 1991), na FAL houve alterações em termos de espécie dominante, com aumento da cobertura de poucas espécies, sendo

uma delas invasora. A entrada e ocupação progressiva da gramínea exótica invasora *Melinis minutiflora* nas áreas da FAL coincidiu com o aumento expressivo dos arbustos, principalmente no campo sujo. *M. minutiflora* tende a superar competitivamente as nativas (Pivello et al., 1999; Zenni et al., 2019), interferindo negativamente especialmente sobre o componente rasteiro nas áreas de estudo.

O fogo também foi um fator que pode ter influenciado a comunidade vegetal, pois sua ocorrência provocou aumento momentâneo na riqueza e diversidade na FAL, porém com tempo de resposta distinto. Logo na amostragem seguinte ao fogo (2012), houve aumento na riqueza e diversidade no campo sujo, porém no campo úmido isso só foi constatado três anos após o evento (2014). Após o fogo, a cobertura relativa foi compartilhada por um número maior de espécies, principalmente subarbustivas. Isso pode ser associado à presença de espécies no campo sujo que mantêm apenas suas estruturas subterrâneas gemíferas e de armazenamento no solo, que emitem brotações logo após a passagem do fogo devido à abertura da vegetação rasteira (Pilon et al., 2021), ou seja, o fogo deixa a riqueza evidente e não necessariamente a aumenta.

O campo úmido na FAF apresentou pouca alteração em termos de composição, sem mudanças significativas na sua estrutura, mas flutuações no tamanho das populações, expressa pela cobertura das espécies na área. Em outras palavras, ocorreu o reordenamento das espécies, havendo alternância em termos de espécies com maior cobertura que já estavam presentes na comunidade, com raras exclusões. Processo semelhante foi encontrado em comunidade de plantas em campos limpos e campos sujos méxicos independentemente da frequência de fogo (Jones et al., 2017). A baixa intervenção antrópica nos arredores pode ter tido importante influência para os resultados encontrados na FAF. Mendes et al. (2014) também não encontraram mudanças significativas na composição em áreas de campo úmido preservados após cinco anos,

indicando a baixa intervenção antrópica como um fator importante para o resultado encontrado.

A riqueza e a diversidade do campo úmido na FAF estão em diminuição desde 2014. Isso pode ser reflexo do longo período de proteção contra o fogo na área, que não queima desde 1996 (i.e. 24 anos de “proteção”). O fogo permite que um número maior de espécies compartilhe a cobertura relativa nos meses e anos seguintes (Overbeck et al., 2005). Por outro lado, após 2014 houve uma redução de 35% na precipitação anual na FAF (Apêndice S1). O ano de 2016 teve a menor precipitação da série histórica (602 mm), metade do que chove em média, e isso coincidiu com menor patamar de riqueza e diversidade. A flora herbáceo-arbustiva do Cerrado é fortemente acoplada ao clima e a fatores edáficos (Amaral et al., 2017), e no campo úmido, uma redução na chuva impacta diretamente a disponibilidade de água no solo. Mais observações são necessárias para avaliar se está havendo uma mudança permanente no volume anual de chuvas na região e como a flora responderá às mudanças. No entanto, é interessante notar que na FAF, mesmo havendo redução na riqueza e diversidade devido à ausência do fogo por longos períodos, não houve grandes alterações em termos de estrutura, assim como observado na FAL, onde foram registrados dois eventos de fogo.

4.2 Adensamento de arbustos e gramíneas

O campo úmido da FAL, originalmente campestre, sofreu mudanças estruturais devido ao adensamento de *Trembleya parviflora*. A área perdeu sua característica campestre, mas também não se modificou para os tipos de vegetação conhecidos no Cerrado, tornando-se uma vegetação campestre degradada, com grandes perdas na composição de espécies. *Trembleya parviflora* é um arbusto ereto, endêmico do Brasil, nativo na Mata Atlântica e no Cerrado, e nesse último ocorre em campos sujo, limpo,

rupestre e de altitude, vereda, e bordas de mata de galeria (Pacífico and Fidanza, 2020). No campo úmido da FAL, a espécie aumentou sua cobertura em 270% em 20 anos, formando um dossel arbustivo dominado pela espécie (aproximadamente 2-3 m de altura do solo), o que impactou negativamente a riqueza de espécies. O aumento nas populações desta espécie em áreas úmidas do Cerrado vivenciando processo de rebaixamento do lençol freático, levou à redução na riqueza de espécies herbáceas em veredas (Meirelles et al., 2002; Santos and Munhoz, 2014). Em outros campos úmidos em outros biomas brasileiros, como no Pantanal (Barbosa da Silva et al., 2016) e na Mata Atlântica (Guido et al., 2017), o aumento da cobertura de um arbusto nativo lenhoso também diminuiu a riqueza de plantas na comunidade.

No campo sujo, as mudanças na proporção das formas de crescimento indicam que a comunidade sofreu simplificação em sua composição, porém sem alterações na sua fisionomia campestre. Apesar da influência negativa das gramíneas *Tristachya leiostachya* e *Axonopus siccus* sobre a riqueza no campo sujo, a alta cobertura dessas espécies é comum nessa fitofisionomia (Cianciaruso and Batalha, 2009). No campo sujo, espécies graminoides e subarbustivas formam a camada predominante (Souza et al., 2021), sendo que estruturas subterrâneas de armazenamento em subarbustos e arbustos garantem a permanência no ambiente (Moraes et al., 2016; Pilon et al., 2021). Puxado principalmente pelo adensamento da espécie arbustiva *Raulinoreitzia tremula*, a cobertura de arbustos saltou de 0,89 para 10,63% durante o estudo (0,06 para 2 m; Apêndice S8). Esse aumento na cobertura de arbustos foi registrado para campos sujos com longo histórico de exclusão do fogo (Moreira, 2000), mas isso não implicou em transição fitofisionômica no campo sujo da FAL, já que a cobertura de árvores se manteve menor que 5% (Apêndice S8), valor máximo de cobertura esperado para a fisionomia (Ribeiro and Walter, 2008). Em savanas africanas, a maior riqueza e diversidade de

herbáceas e gramíneas foi registrada em áreas moderadamente colonizadas pelo arbusto nativo *Dichrostachys cinerea*, em comparação com áreas sem a presença e com áreas fortemente adensadas pela espécie (Utaile et al., 2021).

A influência das espécies “adensadoras” ou “super dominantes” na riqueza pode ser devido à exclusão competitiva que espécies de porte mais alto causam nas menores e mais delgadas, devido por exemplo à competição por disponibilidade de luz (Ridding et al., 2020). Além disso, a entrada de arbustos em pântanos gramíneos leva à maior interceptação da chuva pelas copas (Honda & Durigan 2016) e maior perda de água por transpiração e, conseqüentemente, reduziu a água disponível no solo para outras formas de crescimento (Budny and Benschoter, 2016). Assim, nesse novo cenário ambiental, possivelmente somente as espécies que conseguem sobreviver a essas condições são favorecidas, reduzindo e até excluindo espécies que estavam presentes antes da invasão, causando um feedback positivo que acelera o adensamento de arbustos.

Junto a isso, algumas espécies gramíneas entouceiradas como *Paspalum lineare*, *Andropogon virgatus* e *Lagenocarpus rigidus* aumentaram 330% sua cobertura no campo úmido da FAL em 20 anos (Apêndice S3). Elas formam densas touceiras, têm alta produção de biomassa e promovem amplo sombreamento sobre ervas e subarbustos delgados. A presença de *Trembleya parviflora* no campo úmido pode estar favorecendo estas gramíneas altas e entouceiradas. No caso do campo sujo, esse processo também ocorre, onde *Raulinoreitzia tremula* pode estar favorecendo a permanência de *Axonopus siccus* e *Tristachya leiostachya*, gramíneas com impacto negativo sobre a riqueza. A sinergia entre o adensamento de *Trembleya parviflora* (campo limpo) e *Raulinoreitzia tremula* (campo sujo) e o aumento da cobertura dessas plantas gramíneas entouceiradas é a provável causa da homogeneização biológica observada na comunidade, restringindo o habitat apropriado para ervas e subarbustos. O aumento da cobertura de gramíneas

entouceiradas associado à redução na riqueza também foi observado em campos subtropicais com aumento do tempo sem fogo (Overbeck et al., 2005).

Nas duas últimas décadas, mudanças significativas no uso da terra ocorreram na região da FAL, como a expansão urbana, que levou ao aumento expressivo da área construída e à instalação de pivôs centrais na região (Governo do Distrito Federal, 2017; Neves et al., 2017). Em áreas campestres úmidas de cerrado, o lençol freático superficial dificulta a ocupação por espécies lenhosas (Xavier et al., 2019). Assim, a diminuição da quantidade de água superficial no solo do campo úmido na FAL (observação pessoal) pode ter tornado o ambiente favorável à entrada de plantas lenhosas. Mudanças no uso da terra (presença e proximidade de vilarejos e rodovias e nível de pastoreio) também foram associadas com o aumento de um arbusto em áreas campestres semiáridas na China (Peng et al., 2013). Da mesma forma, a expansão urbana ao redor da FAL certamente tem influência nos processos de aumento de cobertura e adensamento observados nos campos, uma vez que diminui consideravelmente a infiltração da chuva, contribuindo para o rebaixamento do lençol freático.

Diferente do observado por Pinheiro e Durigan (2009) e Gonçalves et al. (2021), em áreas campestres de Cerrado no sudeste do Brasil, a ausência de fogo na FAF, por mais de duas décadas, e a baixa frequência na FAL, dois registros de fogo, não tornou os campos mais fechados em termos estruturais. Na verdade, o que se sabe é que poucas espécies de graminoides com grandes touceiras e arbustos podem “super dominar” após longos períodos sem fogo (Smith et al., 2013). Somente no campo úmido da FAL isso ocorreu, mas devido à diminuição da saturação hídrica do solo (observação pessoal), e não pela ausência de eventos de fogo, indicando que este fator não foi o suficiente para frear o processo de adensamento, assim como observado em savanas norte americanas (Ratajczak et al., 2012). O fogo, num primeiro momento, reduziu a cobertura das espécies

“super dominantes”, mas, em poucos anos (6 anos no campo sujo, e 3 anos no campo úmido) ocorreu a recuperação dessas espécies.

5 CONCLUSÃO

Até onde sabemos, esse é o único estudo que avaliou ao longo do tempo a comunidade vegetal de ambientes campestres de Cerrado. É importante ressaltar a multifacetada natureza da trajetória que as comunidades apresentaram diante das especificidades ambientais em que se encontram. As mudanças no uso da terra que ocorreram na região da FAL parecem ter afetado drasticamente a vegetação, diferentemente da FAF, que se encontra em uma região com menor intervenção antrópica. A FAF manteve relativamente estáveis suas características estruturais e florísticas diante de um cenário de ausência de fogo e baixa intervenção antrópica na região, exceto pela perda contínua de riqueza e diversidade. As áreas da FAL sofrem com o processo de adensamento, porém o campo sujo, apesar da elevada cobertura por gramíneas invasoras, manteve suas características estruturais, enquanto o campo úmido não.

A transição para uma vegetação estruturalmente mais fechada causa profundas mudanças em diversos aspectos do ecossistema como a composição da fauna (Dorado-Rodrigues et al., 2015), os estoques de carbono (Abreu et al., 2017; Jackson et al., 2002) e nitrogênio (Zavaleta and Kettlely, 2006), e na hidrologia da área (Honda and Durigan, 2016) e, por isso, estudos devem ser realizados na área do campo úmido da FAL a fim de aprofundar o conhecimento sobre os impactos negativos do processo de aumento de cobertura de algumas poucas espécies nativas. Visto que a taxa de progressão do adensamento para a savana brasileira é maior do que nas savanas australianas e africanas

(Stevens et al., 2017), estudos de dinâmica da vegetação campestre do Cerrado devem ser incentivados a fim de evitar mudanças drásticas na composição dessas comunidades. Observa-se neste estudo que os ecossistemas de áreas úmidas do Cerrado podem ser ameaçados pela redução na altura do lençol freático, que podem ser desencadeadas por meio de atividades antrópicas, tais como superexploração de água subterrânea para abastecimento humano ou para fins agrícolas e, por isso, devem receber atenção das autoridades que zelam pela conservação, diante do perigo em que se encontram (Strassburg et al., 2017).

Referências bibliográficas

- Abreu, R.C., Durigan, G. (2011) Changes in the plant community of a Brazilian grassland savannah after 22 years of invasion by *Pinus elliottii* Engelm. *Plant Ecology & Diversity* 4, 269–278. <https://doi.org/10.1080/17550874.2011.594101>
- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., Durigan, G. (2017) The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advance* 3, e1701284. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701284>
- Acker, S.A. (1990) Vegetation as a component of a non-nested hierarchy: a conceptual model. *Journal of Vegetation Science* 1, 683–690. <https://doi.org/10.2307/3235576>
- Alencar, A., Z. Shimbo, J., Lenti, F., Balzani Marques, C., Zimbres, B., Rosa, M., Arruda, V., Castro, I., Fernandes Márcico Ribeiro, J., Varela, V., Alencar, I., Piontekowski, V., Ribeiro, V., M. C. Bustamante, M., Eyji Sano, E., Barroso, M. (2020) Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. *Remote Sensing* 12, 924. <https://doi.org/10.3390/rs12060924>
- Alfonsi, E., Benot, M.L., Fievet, V., Alard, D. (2017) Addressing species turnover and community changes in vegetation resurvey studies. *Applied Vegetation Science* 20, 172–182. <https://doi.org/10.1111/avsc.12258>
- Almeida, R.F., Fagg, C.W., Oliveira, M.C., Munhoz, C.B.R., Lima, A.S., Oliveira, L.S.B. (2014) Mudanças florísticas e estruturais no cerrado sensu stricto ao longo de 27 anos (1985-2012) na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. *Rodriguésia* 65, 01–19. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602014000100001>
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J. de M., Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

- Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Eugênio, C.U.O., Felfili, J.M. (2013) Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List* 9, 487–503. <https://doi.org/10.15560/9.3.487>
- Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Walter, B.M.T., Aguirre-Gutiérrez, J., Raes, N. (2017) Richness pattern and phytogeography of the Cerrado herb-shrub flora and implications for conservation. *Journal of Vegetation Science* 28, 848–858. <https://doi.org/10.1111/jvs.12541>
- Amorim, P.K., Batalha, M.A. (2007) Soil-vegetation relationships in hyperseasonal cerrado, seasonal cerrado, and wet grassland in Emas National Park (central Brazil). *Acta Oecologica* 32, 319–327. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.06.003>
- ANA - Agência Nacional de Águas, 2020. Portal Hidroweb. Available at <http://www.snirh.gov.br/hidroweb/apresentacao> [Accessed 20 January 2021].
- Archer, S.R., Andersen, E.M., Predick, K.I., Schwinning, S., Steidl, R.J. (2017) Woody plant encroachment: causes and consequences, in: Briske, D.D. (Eds.) *Rangeland Systems*. Cham: Springer, pp. 25–84.
- Bakker, J.P., Olff, H., Willems, J.H., Zobel, M. (1996) Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 7, 147–156. <https://doi.org/10.2307/3236314>
- Barbosa da Silva, F.H., Arieira, J., Parolin, P., Nunes da Cunha, C., Junk, W.J. (2016) Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland. *Appl Veg Sci* 19, 391–400. <https://doi.org/10.1111/avsc.12230>
- Bauer, M., Albrecht, H. (2020) Vegetation monitoring in a 100-year-old calcareous grassland reserve in Germany. *Basic and Applied Ecology* 42, 15–26. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.11.003>

- Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M. (2016) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* 12, 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Berg, E.E., Hillman, K.M., Dial, R., DeRuwe, A. (2009) Recent woody invasion of wetlands on the Kenai Peninsula Lowlands, south-central Alaska: a major regime shift after 18 000 years of wet Sphagnum–sedge peat recruitment. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 2033–2046. <https://doi.org/10.1139/X09-121>
- Bond, W.J. (2008) What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 39, 641–659. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>
- Bond, W.J., Parr, C.L. (2010) Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143, 2395–2404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.012>
- Budny, M.L., Benschoter, B.W. (2016) Shrub encroachment increases transpiration water loss from a subtropical wetland. *Wetlands* 36, 631–638. <https://doi.org/10.1007/s13157-016-0772-5>
- Bühler, C., Roth, T. (2011) Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland: Floristic homogenization in Swiss grassland. *Diversity and Distributions* 17, 1089–1098. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00799.x>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F.A.O., Durigan, G., Overbeck, G.E., Fidelis, A., Fernandes, G.W., Bond, W.J., Hermann, J.-M., Mahy, G., Alvarado, S.T., Zaloumis, N.P., Veldman, J.W. (2019) Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands: Tropical grassland resilience and restoration. *Biological Reviews* 94, 590–609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>

- Bustamante, M.M., de Brito, D.Q., Kozovits, A.R., Luedemann, G., de Mello, T.R., de Siqueira Pinto, A., Munhoz, C.B., Takahashi, F.S. (2012) Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecology* 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>
- Byng, J.W., Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F. (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181, 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Canfield, R. (1950) Sampling range by the line interception method. Southwestern Forest and Range Experiment Station.
- Carvalho, G. (2016) Package Flora Tools for Interacting with the Brazilian Flora Checklist, Version 0.2.7.
- Chang, C., HilleRisLambers, J. (2016) Integrating succession and community assembly perspectives. *F1000Research* 5, F1000 Faculty Rev-2294. <https://doi.org/10.12688/f1000research.8973.1>
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chapin, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E., Tilman, D. (1997) Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277, 500–504. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.500>

- Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A. (2009) Short-term community dynamics in seasonal and hyperseasonal cerrados. *Brazilian Journal of Biology* 69, 231–240. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000200002>
- Connell, J.H., Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111, 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Cowles, H.C. (1899) The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I.-Geographical Relations of the Dune Floras. *Botanical gazette* 27, 95–117.
- Cowles, H.C. (1901) The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of the origin, development, and classification of plant societies (concluded). *Botanical Gazette* 31, 145–182.
- Cowles, H.C. (1911) The causes of vegetative cycles. *Botanical Gazette* 51, 161–183.
- Cummings, J., Smith, D. (2000). The line-intercept method: A tool for introductory plant ecology laboratories, in: Karcher, S. J. (Eds.) *Tested Studies for Laboratory Teaching*, 13. Clemsom: Clemsom University, pp. 234–246.
- Dansereau, P. (1951). Description and Recording of Vegetation Upon a Structural Basis. *Ecology* 32, 172–229. <https://doi.org/10.2307/1930415>
- Dantas, V.L., Pausas, J.G. (2020) Megafauna biogeography explains plant functional trait variability in the tropics. *Global Ecology and Biogeography* 29, 1288–1298. <https://doi.org/10.1111/geb.13111>
- Devineau, J.-L., Fournier, A. (2007). Integrating environmental and sociological approaches to assess the ecology and diversity of herbaceous species in a Sudan-type savanna (Bondoukuy, western Burkina Faso). *Flora* 202, 350–370. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.08.004>

- Dorado-Rodrigues, T.F., Layme, V.M.G., Silva, F.H.B., Nunes da Cunha, C., Strüssmann, C. (2015) Effects of shrub encroachment on the anuran community in periodically flooded grasslands of the largest Neotropical wetland. *Austral Ecology* 40, 547–557. <https://doi.org/10.1111/aec.12222>
- Durigan, G., Ratter, J.A. (2006) Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63, 119. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000357>
- Eiten, G., 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38, 201–341. <https://doi.org/10.1007/BF02859158>
- Ellenberg, D. & Mueller-Dombois, D. (Eds.) (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: Wiley.
- Eugênio, C.U.O., Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M. (2011) Dinâmica temporal do estrato herbáceo-arbustivo de uma área de campo limpo úmido em Alto Paraíso de Goiás, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25, 497–507. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000200025>
- Felfili, J.M., Fagg, C.W., Silva, J.C.S., Oliveira, E.C.L., Pinto, J.R.R., Ramos, K.M.O. (Eds.) (2002) *Plantas da APA Gama e Cabeça de Veado: espécies, ecossistemas e recuperação*. Brasília: Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília.
- Felfili, J.M., Silva Júnior, M.C. (Eds.) (2001) *Biogeografia do bioma Cerrado: estudo fisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco*. Brasília: Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília.
- Flora do Brazil 2020. Available at <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> [Accessed 11 January 2021]

- Foley, J.A. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574.
<https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E. (1997) Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus* savanna. *Journal of Vegetation Science* 8, 819–828. <https://doi.org/10.2307/3237026>
- Gonçalves, R.V.S., Cardoso, J.C.F., Oliveira, P.E., Oliveira, D.C. (2021) Changes in the Cerrado vegetation structure: insights from more than three decades of ecological succession. *Web Ecology* 21, 55–64. <https://doi.org/10.5194/we-21-55-2021>
- Governo do Distrito Federal, C. (2017) Atlas do Distrito Federal - 2017.
- Grant, T.A., Madden, E., Berkey, G.B. (2004) Tree and shrub invasion in northern mixed-grass prairie: implications for breeding grassland birds. *Wildlife Society Bulletin* 32, 807–818. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[0807:TASIIN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[0807:TASIIN]2.0.CO;2)
- Guido, A., Salengue, E., Dresseno, A. (2017) Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest-grassland mosaics. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15, 52–55. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2016.11.002>
- Haridasan, M. (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12, 54–64.
- Hédl, R., Bernhardt-Römermann, M., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Ewald, J. (2017) Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities. *Applied Vegetation Science* 20, 161–163. <https://doi.org/10.1111/avsc.12307>
- Hobbs, R.J., Yates, S., Mooney, H.A. (2007) Long-term data reveal complex dynamics in grassland in relation to climate and disturbance. *Ecological Monographs* 77, 545–568. <https://doi.org/10.1890/06-1530.1>

- 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. *Diversity and Distributions* 10, 99–103. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00063.x>
- Honda, E.A., Durigan, G. (2016) Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371, 20150313. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0313>
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A. (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- INMET, I.N. de M. (2020) Banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa. URL <https://tempo.inmet.gov.br/> (accessed 1.20.21).
- Jackson, R.B., Banner, J.L., Jobbágy, E.G., Pockman, W.T., Wall, D.H. (2002) Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* 418, 623–626. <https://doi.org/10.1038/nature00910>
- Jones, S.K., Ripplinger, J., Collins, S.L. (2017) Species reordering, not changes in richness, drives long-term dynamics in grassland communities. *Ecology Letters* 20, 1556–1565. <https://doi.org/10.1111/ele.12864>
- Knapp, A.K., McCarron, J.K., Silletti, A.M., Hoch, G.A., Heisler, J.C., Lett, M.S., Blair, J.M., Briggs, J.M., Smith, M.D. (2008) Ecological consequences of the replacement of native grassland by *Juniperus virginiana* and other woody plants, in: *Western North American Juniperus Communities*. Springer, pp. 156–169.

- Kulmatiski, A., Beard, K.H. (2013) Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change* 3, 833–837. <https://doi.org/10.1038/nclimate1904>
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier.
- Lehmann, C.E.R., Archibald, S.A., Hoffmann, W.A., Bond, W.J. (2011) Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist* 191, 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>
- Lehmann, C.E.R., Parr, C.L. (2016) Tropical grassy biomes: linking ecology, human use and conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371, 20160329. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0329>
- Leite, M.B., Xavier, R.O., Oliveira, P.T.S., Silva, F.K.G., Silva Matos, D.M. (2018) Groundwater depth as a constraint on the woody cover in a Neotropical Savanna. *Plant Soil* 426, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3599-4>
- Leßmeister, A., Bernhardt-Römermann, M., Schumann, K., Thiombiano, A., Wittig, R., Hahn, K. (2019) Vegetation changes over the past two decades in a West African savanna ecosystem. *Applied Vegetation Science* 22, 230–242. <https://doi.org/10.1111/avsc.12428>
- Li, S., Cadotte, M.W., Meiners, S.J., Pu, Z., Fukami, T., Jiang, L. (2016) Convergence and divergence in a long-term old-field succession: the importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters* 19, 1101–1109. <https://doi.org/10.1111/ele.12647>
- Libano, A.M., Felfili, J.M. (2006) Mudanças temporais na composição florística e na diversidade de um cerrado sensu stricto do Brasil Central em um período de 18 anos (1985-2003). *Acta Botanica Brasilica* 20, 927–936. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000400016>

- Machida, W.S., Gomes, L., Moser, P., Castro, I.B., Miranda, S.C., da Silva-Júnior, M.C., Bustamante, M.M. (2021) Long term post-fire recovery of woody plants in savannas of central Brazil. *Forest Ecology and Management* 493, 119255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119255>
- Margalef, R. (1969) Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven symposia in biology* 22, 25–37.
- Martins, C.R., Hay, J.D.V., 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. *Brazilian Journal of Botany* 34, 73–90. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000100008>
- Masubelele, M.L., Hoffman, M.T., Bond, W.J., Gambiza, J. (2014) A 50-year study shows grass cover has increased in shrublands of semi-arid South Africa. *Journal of Arid Environments* 104, 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.01.011>
- Meira Junior, M.S. de, Pinto, J.R.R., Ramos, N.O., Miguel, E.P., Gaspar, R. de O., Phillips, O.L. (2020) The impact of long dry periods on the aboveground biomass in a tropical forests: 20 years of monitoring. *Carbon Balance and Management* 15, 1–14. <https://doi.org/10.1186/s13021-020-00147-2>
- Meirelles, M.L., de Oliveira, R.C., Vivaldi, L.J., dos Santos, A.R., Correia, J.R. (Eds.) (2002) Espécies do estrato herbáceo e profundidade do lençol freático em áreas úmidas do cerrado. Brasília: Embrapa Cerrados -Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 25.
- Mendes, M., Silva Júnior, M., Castro, A., Takahashi, F., Munhoz, C. (2014) Temporal change in species and functional plant traits in the moist grassland on the Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 74, 111–123. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.18812>

- Mendonça, R.C., Rezende, A.V., Walter, B.M.T., Fagg, C.W., Felfili, J.M. (2008) Flora vascular do bioma cerrado, in: Sano, S.M., Almeida, S. P., Ribeiro, J.F. (Eds.), Cerrado: Ecologia e Flora. Brasília: Embrapa, pp. 1028–1059.
- Mills, A.J., Rogers, K.H., Stalmans, M., Witkowski, E.T. (2006) A framework for exploring the determinants of savanna and grassland distribution. *BioScience* 56, 579–589. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[579:AFFETD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[579:AFFETD]2.0.CO;2)
- Mistry, J., Beradi, A. (2014) *World savannas: ecology and human use*. London: Routledge.
- Mitchell, R.J., Hewison, R.L., Britton, A.J., Brooker, R.W., Cummins, R.P., Fielding, D.A., Fisher, J.M., Gilbert, D.J., Hester, A.J., Hurskainen, S., Pakeman, R.J., Potts, J.M., Riach, D. (2017) Forty years of change in Scottish grassland vegetation: Increased richness, decreased diversity and increased dominance. *Biological Conservation* 212, 327–336. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.027>
- Moraes, M.G., Carvalho, M.A.M., Franco, A.C., Pollock, C.J., Figueiredo-Ribeiro, R. de C.L. (2016) Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado. *BioScience* 66, 107–117. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv178>
- Moreira, A.G. (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography* 27, 1021–1029. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00422.x>
- Munhoz, C.B.R., Araújo, G.M. (2011) Método de Amostragem do estrato herbáceo-sub-arbustivo, in: Felfili, J. M. et al. (Eds.) *Fitossociologia No Brasil: Métodos e Estudos de Casos*. Viçosa: Editora Universidade Federal de Viçosa, pp. 213–230.

- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M. (2004) Composição florística do estrato herbáceo-subarbustivo em uma área de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 13.
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M. (2006) Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20, 671–685. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000300017>
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M., Rodrigues, C. (2008) Species-environment relationship in the herb-subshrub layer of a moist Savanna site, Federal District, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 68, 25–35. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000100005>
- Murphy, B.P., Bowman, D.M.J.S. (2012) What controls the distribution of tropical forest and savanna? Tropical forest and savanna distribution. *Ecology Letters* 15, 748–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01771.x>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nacoulma, B.M.I., Schumann, K., Traoré, S., Bernhardt-Römermann, M., Hahn, K., Wittig, R., Thiombiano, A. (2011) Impacts of land-use on West African savanna vegetation: a comparison between protected and communal area in Burkina Faso. *Biodiversity and Conservation* 20, 3341–3362. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0114-0>
- Neves, G., Sena-Souza, J.P., Vasconcelos, V., de Souza Martins, É., Junior, A.F.C. (2017) Dinâmica da cobertura da terra do Distrito Federal dentro de suas unidades geomorfológicas. *Sociedade & Natureza* 29, 387–400.
- Oskanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M.H.H., Oskanen, M.J., MASS, S. (2015) vegan: Community Ecology Package. Ordination methods,

diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists.

Version 2.3-3. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [Accessed 1 January 2021]

Overbeck, G.E., Müller, S.C., Pillar, V.D., Pfadenhauer, J. (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation science* 16, 655–664. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02408.x>

Overbeck, G.E., Vélez-Martin, E., Scarano, F.R., Lewinsohn, T.M., Fonseca, C.R., Meyer, S.T., Müller, S.C., Ceotto, P., Dadalt, L., Durigan, G., Ganade, G., Gossner, M.M., Guadagnin, D.L., Lorenzen, K., Jacobi, C.M., Weisser, W.W., Pillar, V.D. (2015) Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21, 1455–1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>

Pacífico, R., Fidanza, K. (2020) *Trembleya* in Flora do Brasil 2020. Available at <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB9979> [Accessed 21 September 2021].

Parr, C.L., Lehmann, C.E., Bond, W.J., Hoffmann, W.A., Andersen, A.N. (2014) Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in ecology & evolution* 29, 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004>

Peng, H.-Y., Li, X.-Y., Li, G.-Y., Zhang, Z.-H., Zhang, S.-Y., Li, L., Zhao, G.-Q., Jiang, Z.-Y., Ma, Y.-J. (2013) Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China. *CATENA* 109, 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.05.008>

Pilon, N.A., Cava, M.G., Hoffmann, W.A., Abreu, R.C., Fidelis, A., Durigan, G. (2021) The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology* 109, 154–166. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13456>

- Pinheiro, E.D.S., Durigan, G. (2009) Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 32, 441–454. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000300005>
- Pivello, V.R., Carvalho, V.M.C., Lopes, P.F., Peccinini, A.A., Rosso, S. (1999) Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a “Cerrado” (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica* 31, 71–82. <https://doi.org/10.2307/2663960>
- R Development Core Team (2019) R: a language and environment for statistical computing. R Development Core Team, Vienna.
- Ratajczak, Z., Nippert, J.B., Collins, S.L. (2012) Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology* 93, 697–703. <https://doi.org/10.1890/11-1199.1>
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado, , in: Sano, S.M., Almeida, S. P., Ribeiro, J.F. (Eds.), *Cerrado: Ecologia e Flora*. Brasília: Embrapa, pp. 151–212.
- Ridding, L.E., Bullock, J.M., Pescott, O.L., Hawes, P., Walls, R., Pereira, M.G., Thacker, S.A., Keenan, P.O., Dragosits, U., Pywell, R.F. (2020) Long-term change in calcareous grassland vegetation and drivers over three time periods between 1970 and 2016. *Plant Ecology* 221, 377–394. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01016-1>
- Roitman, I., Felfili, J.M., Rezende, A.V. (2008) Tree dynamics of a fire-protected cerrado sensu stricto surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991–2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecology* 197, 255–267. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9375-9>

- Roques, K.G., O'Connor, T.G., Watkinson, A.R. (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38, 268–280. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00567.x>
- Rossi, R.D., Martins, C.R., Viana, P.L., Rodrigues, E.L., Figueira, J.E.C. (2014) Impact of invasion by molasses grass (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) on native species and on fires in areas of campo-cerrado in Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28, 631–637. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3390>
- Rossiter, N., Setterfield, S., Douglas, M., Hutley, L., Cook, G. (2004) Exotic grass invasion in the tropical savanna of northern Australia: ecosystem consequences. *Fuel*, 168-171.
- San José, J.J., Farinas, M.R. (1991) Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Ecologica* 237, 237–247. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G.H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N. (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846–849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>
- Santos, F.F. de M., Munhoz, C.B.R. (2014) Diversidade de espécies herbáceo-arbustivas e zonação florística em uma vereda no Distrito Federal. *Heringeriana* 6, 21–27.

- Scholes, R.J., Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual review of Ecology and Systematics* 28, 517–544.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Silva, J.M.C., Bates, J.M. (2002) Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado. *BioScience* 52, 225–234. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2)
- Skarpe, C. (1992) Dynamics of savanna ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 3, 293–300. <https://doi.org/10.2307/3235754>
- Smith, M.D., van Wilgen, B.W., Burns, C.E., Govender, N., Potgieter, A.L.F., Andelman, S., Biggs, H.C., Botha, J., Trollope, W.S.W. (2013) Long-term effects of fire frequency and season on herbaceous vegetation in savannas of the Kruger National Park, South Africa. *Journal of Plant Ecology* 6, 71–83.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rts014>
- Smits, N.A.C., Schaminée, J.H.J., Van Duuren, L. (2002) 70 years of permanent plot research in The Netherlands. *Applied Vegetation Science* 5, 121–126.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00541.x>
- Souza, G.F., Almeida, R.F., Bijos, N.R., Fagg, C.W., Munhoz, C.B.R. (2021) Herbaceous-shrub species composition, diversity and soil attributes in moist grassland, shrub grassland and savanna in Central Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 44, 227–238. <https://doi.org/10.1007/s40415-020-00672-x>
- Staver, A.C., Bond, W.J. (2014) Is there a ‘browse trap’? Dynamics of herbivore impacts on trees and grasses in an African savanna. *Journal of Ecology* 102, 595–602.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12230>

- Stevens, N., Lehmann, C.E., Murphy, B.P., Durigan, G. (2017) Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global change biology* 23, 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Strassburg, B.B., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., Latawiec, A.E., Oliveira Filho, F.J., Scaramuzza, C.A. de M., Scarano, F.R. (2017) Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution* 1, 1–3. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>
- Sutherland, J.P. (1974) Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist* 108, 859–873.
- Tannus, J.L.S., Assis, M.A. (2004) Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina - SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27, 489–506. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000300009>
- UNESCO, W. (2001) Cerrado Protected Areas: Chapada dos Veadeiros and Emas National Parks UNESCO World Heritage Centre. Available at <https://whc.unesco.org/en/list/1035/> [Accessed 21 June 2021].
- Utaile, Y.U., Honnay, O., Muys, B., Cheche, S.S., Helsen, K. (2021) Effect of *Dichrostachys cinerea* encroachment on plant species diversity, functional traits and litter decomposition in an East-African savannah ecosystem. *Journal of Vegetation Science* 32, e12949. <https://doi.org/10.1111/jvs.12949>
- Van Coller, H., Siebert, F., Scogings, P.F., Ellis, S. (2018) Herbaceous responses to herbivory, fire and rainfall variability differ between grasses and forbs. *South African Journal of Botany* 119, 94–103. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.08.024>
- Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G.E., Veldman, R.G., Zaloumis, N.P., Putz, F.E., Bond, W.J. (2015) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and

woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 154–162.

<https://doi.org/10.1890/140270>

Voysey, M.D., Archibald, S., Bond, W.J., Donaldson, J.E., Carla Staver, A., Greve, M.

(2021) The role of browsers in maintaining the openness of savanna grazing lawns.

Journal of Ecology 109, 913–926. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13518>

Xavier, R. de O., Leite, M.B., Dexter, K., da Silva Matos, D.M. (2019) Differential effects

of soil waterlogging on herbaceous and woody plant communities in a Neotropical

savanna. *Oecologia* 190, 471–483. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04423-y>

Zar, J.H. (2010). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Pearson Prentice Hall Editions.

Zavaleta, E.S., Kettley, L.S. (2006) Ecosystem change along a woody invasion

chronosequence in a California grassland. *Journal of Arid Environments* 66, 290–

306. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.11.008>

Zenni, R.D., Sampaio, A.B., Lima, Y.P., Pessoa-Filho, M., Lins, T.C., Pivello, V.R.,

Daehler, C. (2019) Invasive *Melinis minutiflora* outperforms native species, but the

magnitude of the effect is context-dependent. *Biological Invasions* 21, 657–667.

<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.11.008>

Zerbo, I., Bernhardt-Römermann, M., Ouédraogo, O., Hahn, K., Thiombiano, A. (2016)

Effects of Climate and Land Use on Herbaceous Species Richness and Vegetation

Composition in West African Savanna Ecosystems. *Journal of Botany* 2016,

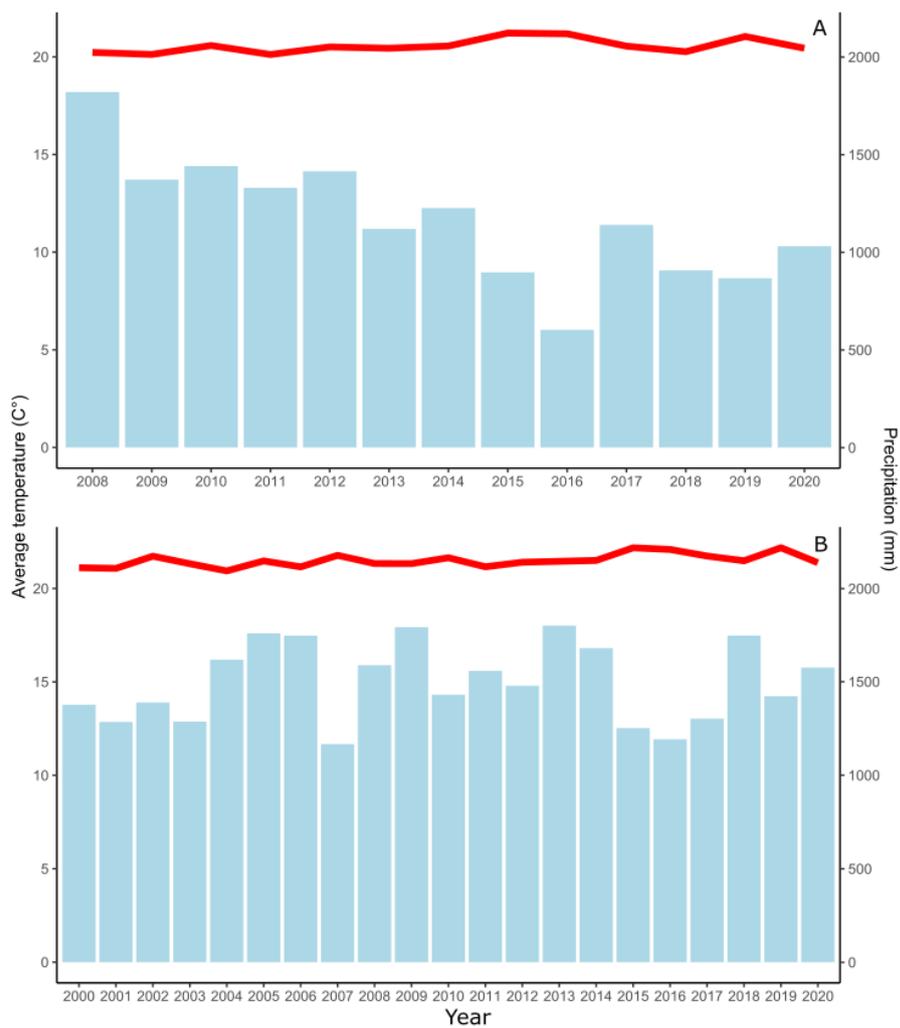
e9523685. <https://doi.org/10.1155/2016/9523685>

Material suplementar

Apêndice S1. Variação interanual de temperatura e precipitação entre 2008 e 2020 na (A)

Fazenda Água Fria, Alto Paraíso de Goiás – GO e entre 2000 e 2020 na (B) Fazenda Água

Limpa, Brasília -DF.



Apêndice S2: Relative cover (RC) of the species sampled in seven inventories conducted in a moist grassland in the Água Fria Farm, Alto Paraíso de Goiás, GO, Brazil. Nomenclature follows Flora do Brasil 2020 (2020).

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Abolboda poarchon</i>	0.00	0.00	0.10	0.22	0.35	0.01	0.00	0.00
<i>Abolboda pulchella</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.05	0.20
<i>Actinocephalus phaeocephalus</i>	0.14	0.00	0.45	0.22	0.02	0.34	0.00	0.00
<i>Agenium leptocladum</i>	0.00	0.00	0.49	1.52	0.96	1.01	0.00	0.00
<i>Andropogon leucostachyus</i>	0.00	0.00	0.07	0.98	0.00	0.07	0.00	0.00
<i>Andropogon selloanus</i>	0.16	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	1.45	0.85
<i>Andropogon virgatus</i>	1.37	4.25	4.10	6.61	6.74	8.87	6.83	11.17
<i>Anthaenantia lanata</i>	0.00	0.00	0.30	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Aristida capillacea</i>	0.00	0.06	0.00	0.07	0.03	0.00	0.00	0.00
<i>Axonopus aureus</i>	0.13	0.33	0.46	0.82	0.95	0.37	0.94	1.05
<i>Axonopus marginatus</i>	0.00	0.00	0.03	0.22	0.09	0.00	0.00	0.00
<i>Borreria irwiniana</i>	0.02	0.00	0.00	0.04	0.07	0.00	0.16	0.00
<i>Borreria schumanniana</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Bulbostylis conspicua</i>	0.34	0.00	0.19	0.40	0.03	0.20	0.78	1.27
<i>Bulbostylis jacobinae</i>	0.02	0.00	0.04	0.17	0.13	0.00	0.00	0.19
<i>Bulbostylis sellowiana</i>	0.71	0.18	0.00	0.00	0.00	0.33	0.02	0.11
<i>Burmannia bicolor</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Burmannia capitata</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Burmannia flava</i>	0.09	0.18	0.01	0.02	0.00	0.01	0.04	0.00
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	0.11	0.00	0.00	0.03	0.10	0.04	0.31	0.31
<i>Calea elongata</i>	0.00	0.12	0.14	0.01	0.01	0.34	0.00	0.00
<i>Calea gardneriana</i>	0.18	0.31	0.55	0.44	0.54	1.01	0.58	0.09
<i>Cassytha filiformis</i>	0.00	0.00	0.00	0.25	0.63	0.07	0.82	0.40
<i>Cipura paludosa</i>	0.00	0.02	0.13	0.08	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>Cleistes rosea</i>	0.00	0.00	0.04	0.03	0.07	8.87	0.00	0.00
<i>Curtia tenuifolia</i>	0.82	0.26	0.28	0.30	0.31	0.00	0.13	0.00
<i>Cyanocephalus selaginifolius</i>	0.00	0.83	0.28	0.25	0.49	0.00	0.16	0.13
<i>Cyperus haspan</i>	0.10	0.08	0.01	0.14	0.02	0.37	0.00	0.00
<i>Cyperus schomburgkianus</i>	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Diplusodon sordidus</i>	0.00	0.00	0.11	0.15	0.06	0.00	0.16	0.15
<i>Drosera montana</i>	0.04	0.00	0.09	0.03	0.02	0.00	0.01	0.03
<i>Echinolaena inflexa</i>	3.95	4.39	3.78	4.28	3.42	0.20	3.03	0.76
<i>Epidendrum secundum</i>	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Eriocaulon modestum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.05
<i>Eugenia cristaensis</i>	0.64	0.42	0.40	0.25	0.23	0.00	0.11	0.38
<i>Euphorbia potentilloides</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00
<i>Evolvulus lagopodioides</i>	0.06	0.12	0.10	0.10	0.00	0.01	0.01	0.00
<i>Exochogyne amazonica</i>	1.27	0.95	1.70	0.55	1.12	0.35	1.69	1.58
<i>Fimbristylis autumnalis</i>	0.00	0.00	0.19	0.25	0.23	0.00	0.00	0.00
<i>Froelichiella grisea</i>	3.40	0.90	2.36	1.72	2.33	0.52	3.31	2.09
<i>Habenaria magniscutata</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	1.02	0.00	0.06
<i>Hyptis cruciformis</i>	0.02	0.04	0.17	0.09	0.20	0.05	0.27	0.42
<i>Hyptis pachyphylla</i>	0.00	0.00	0.13	0.04	0.21	0.02	0.34	1.03
<i>Hyptis pycnocephala</i>	0.63	0.00	0.08	0.23	0.00	0.00	0.02	0.22

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Ichnanthus procurrans</i>	0.00	0.00	0.59	0.48	0.37	0.41	0.40	0.69
<i>Ipomoea pinifolia</i>	0.01	0.00	0.02	0.13	0.07	0.11	0.00	0.12
<i>Lagenocarpus rigidus</i>	4.06	4.96	4.01	3.10	3.50	0.00	3.50	6.07
<i>Lagenocarpus tenuifolius</i>	0.54	0.99	1.36	1.11	1.50	0.07	2.25	2.05
<i>Lavoisiera imbricata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.04	0.13
<i>Lessingianthus cristalinae</i>	0.23	0.83	0.03	0.25	0.07	4.92	0.00	0.02
<i>Lessingianthus eitenii</i>	0.11	0.05	0.16	0.02	0.00	0.00	0.01	0.06
<i>Lessingianthus linearis</i>	0.06	0.05	0.23	0.12	0.11	0.00	0.00	0.00
<i>Lomariocycas schomburgkii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	0.12
<i>Loudetiopsis chrysothrix</i>	2.59	3.53	3.60	6.39	4.20	0.00	2.76	4.22
<i>Ludwigia nervosa</i>	0.07	0.23	0.36	0.18	0.95	0.00	0.30	0.20
<i>Lycopodiella alopecuroides</i>	0.00	0.00	0.02	0.00	0.20	1.02	0.00	0.00
<i>Macairea radula</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.42
<i>Mandevilla myriophyllum</i>	0.11	0.29	0.22	0.23	0.03	2.64	0.01	0.02
<i>Melinis minutiflora</i>	0.00	0.00	0.00	0.01	0.29	0.00	0.53	0.27
<i>Mesosetum elytrochaetum</i>	2.24	2.23	2.08	1.77	0.13	0.32	0.30	1.66
<i>Mesosetum loliiforme</i>	0.31	0.30	0.92	1.51	0.26	0.44	0.03	0.00
<i>Microlicia acuminata</i>	0.00	0.14	0.61	0.27	0.58	0.00	0.00	0.00
<i>Microlicia cryptandra</i>	0.00	0.00	0.71	1.90	0.65	0.35	1.73	0.00
<i>Microlicia insignis</i>	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00	0.25	0.00	0.00
<i>Microlicia psammophila</i>	0.09	0.03	0.07	0.11	0.08	4.68	0.00	0.05
<i>Microlicia ramosa</i>	0.18	0.09	0.23	0.02	0.63	1.54	0.41	1.11
<i>Microlicia viminalis</i>	1.80	1.54	1.28	0.47	0.92	0.00	1.31	1.95
<i>Microstachys bidentata</i>	0.00	0.01	0.01	0.04	0.07	0.10	0.08	0.26
<i>Mimosa granitica</i>	0.03	0.05	0.00	0.34	0.00	0.00	0.03	0.00
<i>Mimosa oedoclada</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.15
<i>Myrsine guianensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.43
<i>Paepalanthus acanthophyllus</i>	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	3.04	0.00	0.00
<i>Paepalanthus bifidus</i>	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.03
<i>Paepalanthus canescens</i>	0.00	0.00	0.00	0.59	0.29	0.00	0.00	0.00
<i>Paepalanthus cassiae</i>	0.45	0.07	0.09	0.62	0.98	0.00	1.17	0.36
<i>Paepalanthus echinoides</i>	0.00	3.47	0.00	0.52	0.70	0.02	0.00	0.47
<i>Paepalanthus elongatus</i>	0.37	0.48	0.80	0.81	1.46	0.34	1.30	1.58
<i>Paepalanthus eriocaloides</i>	0.01	0.09	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00
<i>Paepalanthus flaccidus</i>	0.00	0.00	4.61	3.34	6.37	0.56	3.79	2.52
<i>Paspalum hyalinum</i>	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Paspalum lineare</i>	14.71	32.64	19.93	27.66	20.71	0.42	26.47	25.41
<i>Paspalum maculosum</i>	1.09	0.58	0.70	0.53	0.31	0.02	0.46	1.82
<i>Paspalum minarum</i>	0.06	0.14	0.08	0.01	0.09	0.14	0.01	0.09
<i>Paspalum scalare</i>	1.46	1.93	2.05	1.50	2.11	1.66	1.26	1.53
<i>Phyllanthus dawsonii</i>	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	1.95	0.00	0.00
<i>Polygala carphoides</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00
<i>Polygala herbiola</i>	0.00	0.00	0.09	0.01	0.07	0.00	0.02	0.00
<i>Rhynchospora albiceps</i>	0.00	0.00	0.75	0.12	0.22	0.00	0.00	0.00
<i>Rhynchospora confinis</i>	0.35	0.17	0.32	0.05	0.03	0.01	0.17	0.05
<i>Rhynchospora emaciata</i>	5.53	0.00	0.45	0.69	0.13	0.00	0.75	4.68
<i>Rhynchospora globosa</i>	1.25	1.46	2.28	3.11	1.54	0.00	3.14	3.37
<i>Rhynchospora marisculus</i>	0.02	0.22	0.24	0.03	0.10	0.07	0.06	0.02
<i>Rhynchospora pilosa</i>	1.26	0.00	0.00	0.07	0.00	0.75	0.00	0.00

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
4	2.23	1.82	0.04	0.36	0.21	0.00	0.10	0.80
<i>Rhynchospora rugosa</i>	0.00	0.00	0.30	0.23	0.26	1.78	0.00	0.00
<i>Rhynchospora spruceana</i>	4.91	0.00	1.18	2.64	1.79	0.24	1.07	0.13
<i>Rhynchospora tenerrima</i>	3.13	0.26	0.00	0.23	0.15	3.53	0.05	0.00
<i>Rhynchospora tenuis</i>	0.00	0.00	1.95	0.69	2.36	0.00	0.00	0.07
<i>Riencourtia oblongifolia</i>	0.00	0.02	0.09	0.05	0.17	21.25	0.21	0.31
<i>Sacciolepis myuros</i>	0.46	0.01	0.01	0.00	0.00	1.07	0.07	0.04
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	0.00	0.00	0.00	0.29	1.06	0.28	0.00	0.00
<i>Scleria hirtella</i>	1.71	0.00	0.24	0.18	0.28	0.57	0.72	0.00
<i>Scleria leptostachya</i>	2.36	1.00	0.64	0.21	0.14	0.05	1.57	0.00
<i>Scleria reticularis</i>	0.00	3.92	1.61	0.49	1.42	0.00	0.37	0.28
<i>Sisyrinchium vaginatum</i>	0.26	0.18	0.30	0.12	0.38	0.00	0.08	0.06
<i>Syngonanthus decorus</i>	9.55	1.54	0.66	0.74	0.63	0.00	5.43	0.36
<i>Syngonanthus gracilis</i>	1.84	0.00	7.89	0.58	1.42	0.06	1.13	0.02
<i>Syngonanthus nitens</i>	1.04	2.75	0.64	0.32	0.26	1.20	1.64	0.11
<i>Syngonanthus Ruhland</i>	0.76	0.00	0.00	0.00	0.00	7.06	0.06	0.00
<i>Syngonanthus vittatus</i>	0.00	1.11	0.07	0.03	0.00	1.03	0.00	0.00
<i>Syngonanthus xeranthemoides</i>	0.07	0.48	0.95	0.53	0.32	0.00	0.71	0.80
<i>Tetrapollinia caerulescens</i>	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.92	0.00	0.00
<i>Trachypogon macroglossus</i>	0.00	1.80	7.79	3.28	7.83	0.00	4.69	6.02
<i>Trachypogon spicatus</i>	5.14	3.86	0.00	3.17	3.98	0.34	2.26	0.00
<i>Trichantheium cyanescens</i>	1.86	1.43	0.13	0.03	0.79	0.00	0.00	0.38
<i>Trichantheium parvifolium</i>	1.43	0.00	1.28	0.13	0.00	0.24	0.54	0.00
<i>Trichogonia prancei</i>	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.06	0.34	0.04
<i>Trimezia cathartica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
<i>Trimezia juncifolia</i>	0.04	0.00	0.10	0.01	0.04	0.00	0.03	0.15
<i>Turnera trigona</i>	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00
<i>Utricularia adpressa</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.14	0.00
<i>Utricularia amethystina</i>	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.39	0.01	0.00
<i>Utricularia chiribiquetensis</i>	0.08	0.00	0.18	0.01	0.15	0.17	0.00	0.01
<i>Utricularia tricolor</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00
<i>Vellozia pumila</i>	1.52	1.40	0.81	1.10	0.65	0.08	0.74	1.48
<i>Vellozia tubiflora</i>	1.28	1.28	1.16	1.12	1.79	0.23	1.67	1.19
<i>Xyris asperula</i>	0.00	0.00	0.74	0.49	0.12	0.00	0.20	0.19
<i>Xyris blanchetiana</i>	0.37	0.40	0.41	0.21	0.59	0.00	0.06	0.11
<i>Xyris blepharophylla</i>	0.00	0.00	0.01	0.01	0.03	0.26	0.00	0.00
<i>Xyris ciliata</i>	1.35	0.72	0.50	0.05	0.02	0.00	0.44	0.85
<i>Xyris dawsonii</i>	0.93	0.00	0.78	1.37	0.59	12.26	0.44	0.38
<i>Xyris diaphanobracteata</i>	0.27	0.50	1.29	0.62	0.54	0.22	0.06	0.00
<i>Xyris filifolia</i>	0.09	0.06	0.06	0.13	0.16	0.65	0.01	0.00
<i>Xyris hymenachne</i>	0.07	0.11	0.97	0.68	0.64	0.00	0.17	0.06
<i>Xyris machrisiana</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00
<i>Xyris paradisiaca</i>	0.10	1.54	0.30	0.46	0.67	0.00	0.36	0.69
<i>Xyris savanensis</i>	0.05	0.00	0.11	0.09	0.60	0.45	0.27	0.23
<i>Xyris schizachne</i>	0.04	0.00	0.01	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00
<i>Xyris tenella</i>	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.14
<i>Xyris tortula</i>	3.07	3.79	0.81	0.28	0.67	0.00	0.05	0.33
<i>Xyris veruina</i>	0.07	0.00	0.10	0.02	0.09	0.00	0.09	0.19

Apêndice S3: Relative cover (RC) of the species sampled in seven inventories conducted in a moist grassland in the Água Limpa Ecological Station, Brasília, DF, Brazil. Nomenclature follows Flora do Brasil 2020 (2020).

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Achyrocline alata</i>	0.02	0.11	0.07	0	0	0.15	0	0
<i>Achyrocline satuireioides</i>	0	0	2.49	0.37	0	1.18	0.13	0.39
<i>Ageratum conyzoides</i>	0	0.01	0	3	0.05	0	0	0
<i>Aldama bracteata</i>	0	0.33	0.46	0	0	0	0.17	0.15
<i>Alstroemeria longistyla</i>	0	0	0	0.02	0.97	0	0	0
<i>Andropogon bicornis</i>	0.67	19.28	5.68	14.4	5.41	5.27	1.45	1.68
<i>Andropogon lateralis</i>	8.5	0.96	12.1	9.88	6.88	4.44	0.09	0
<i>Andropogon leucostachyus</i>	0.04	0.78	8.27	0.83	0.22	5.39	7.38	0.45
<i>Andropogon selloanus</i>	0	0	0	0	0	0.31	0.6	0
<i>Andropogon virgatus</i>	1.7	0	0	1.42	0	6.27	16.74	10.96
<i>Aristida setifolia</i>	0	0.28	0	0	0	0.02	0	0
<i>Arthropogon filifolius</i>	0.92	0.73	0	0	11.46	0	0	0
<i>Arthropogon villosus</i>	1.18	0	0.23	0.04	0.03	1.8	0	0.23
<i>Ascolepis brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0.05	0	0.02
<i>Aspilia foliacea</i>	0	0.06	0.22	0	0	0	0	0
<i>Axonopus brasiliensis</i>	0	0	0	0.08	0.31	0.86	1	0
<i>Axonopus comans</i>	34.12	16.42	19.2	3.02	9.09	1.51	0	0
<i>Axonopus marginatus</i>	0	0	0	0	0.17	0	0	0
<i>Baccharis humilis</i>	0	0	0	0	0	0.02	0.42	0
<i>Borreria latifolia</i>	0.09	0.02	0	0	0.45	0.09	0.03	0.05
<i>Borreria martirovettiana</i>	0.04	0	0	0.49	0	0	0.03	0
<i>Buchnera lavandulacea</i>	0.01	0	0	0	0.05	0	0.01	0
<i>Bulbostylis consanguinea</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Bulbostylis fimbriata</i>	0	0	0	0	0.38	0	0	0
<i>Bulbostylis sellowiana</i>	0	3.98	0.05	0.17	0	2.21	0	0
<i>Burmannia flava</i>	0.01	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calea gardneriana</i>	0.03	0	0	0	0.02	0	0	0
<i>Cantinoa carpinifolia</i>	4.4	0.06	0.1	0.12	0	0.26	0.04	0
<i>Cassytha filiformis</i>	0	0	0.07	0	0	0.54	0.08	0.03
<i>Cecropia pachystachya</i>	0	0	0	0	0	0	0.02	0
<i>Chaetogastra gracilis</i>	0	0	0	0.04	0.05	0	0.02	0
<i>Chromolaena vindex</i>	3.66	0	0	0.79	1.64	1.83	0.26	0
<i>Coccocypselum lanceolatum</i>	0	0	0.11	0.13	0.05	0.24	0.04	0
<i>Coccocypselum lymansmithii</i>	0	0	0.14	0.06	0.04	0.26	0.04	0
<i>Crotalaria velutina</i>	0	0	0.04	0	0.07	0	0.04	0
<i>Croton antisiphiliticus</i>	0.21	0.19	0.44	0.27	1.2	0.6	0.12	0.52
<i>Ctenium brevispicatum</i>	0.61	0	0	0	4.87	0	0	0
<i>Curtia tenuifolia</i>	0	0	0.09	0	0	0	0	0
<i>Declieuxia fruticosa</i>	0	0	0.07	0.03	0	0	0	0
<i>Deianira chiquitana</i>	0.09	0	0	0.58	0	0	0.03	0
<i>Drosera montana</i>	0.47	0	0.08	0.01	0	0.11	0.01	0
<i>Echinolaena inflexa</i>	1.43	1.25	1.02	0.65	0.69	2.39	1.02	0.73

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Eleocharis maculosa</i>	0	0	0	0	0.25	0	0	0
<i>Elionurus muticus</i>	1.9	2.14	0	0	0	0	0.02	0
<i>Eryngium marginatum</i>	0.07	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erythroxyllum campestre</i>	0	0	0	0	0.07	0	0.04	0
<i>Erythroxyllum deciduum</i>	0	0.24	1.45	0.07	0.05	0	0	0.32
<i>Euphorbia potentilloides</i>	0.04	0	0	0	0	0.01	0	0
<i>Fimbristylis autumnalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.12
<i>Hyparrhenia bracteata</i>	0	0	4.57	4.79	0	1.11	0	0
<i>Hyparrhenia rufa</i>	0	0	0	0.23	0	0	0	0
<i>Hyptis linarioides</i>	0	0.22	0.09	0.16	1.68	0.2	0	0
<i>Ichnanthus procurrrens</i>	0	0	0.26	0.36	0.41	0.33	0.03	0
<i>Ipomoea procurrrens</i>	0.2	0	0.04	0.02	0.29	0	0	0
<i>Lagenocarpus rigidus</i>	3.72	3.4	5.61	6.86	4.73	7.14	4.48	10.61
<i>Lavoisiera imbricata</i>	0	1.6	1.32	0.28	0	3.07	7.48	4.72
<i>Leandra deflexa</i>	0	0.11	0.05	0.03	0	0.24	0	0.08
<i>Leandra polystachya</i>	0.13	0.1	0.2	0.44	0.1	0.23	0.08	0.2
<i>Lessingianthus grearii</i>	0.24	0	0	0.11	0	0.11	0	0
<i>Lippia rotundifolia</i>	0	0	0.17	0.08	0	0.1	0.02	0
<i>Ludwigia nervosa</i>	0	0.64	0	0	0	0.02	0	0.07
<i>Mandevilla rugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0.03	0
<i>Marsypianthes montana</i>	0	0	0	0	0.17	0	0	0.01
<i>Melinis minutiflora</i>	0	0	0.12	0	0.07	2.17	0.16	1.42
<i>Mesosetum ferrugineum</i>	0.2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miconia chamissois</i>	0	0	0	0.08	0	0	0.33	0.55
<i>Microlicia euphorbioides</i>	0	0	0.14	0	0	0.01	0.12	0
<i>Microstachys bidentata</i>	0	0	0	0	0	0.07	0	0
<i>Mikania officinalis</i>	1.76	0.85	1.77	2.29	7	2.43	2.13	0.93
<i>Monnina stenophylla</i>	0.04	0	0	0	0.75	0	0	0
<i>Myrcia decrescens</i>	0	0	0	0	0	0	0.08	0
<i>Oocephalus lythroides</i>	0	1.6	1.58	0.23	0.87	0.9	0.02	0
<i>Otachyrium seminudum</i>	0.85	0.25	0	0.01	0.14	0.35	0	0
<i>Paepalanthus chiquitensis</i>	0	0	0	0	0	0	0.03	0.27
<i>Paepalanthus flaccidus</i>	0	0.36	0.44	0.24	0	0.63	0.69	0.3
<i>Paepalanthus lundii</i>	0	0	0	0.02	0.06	0	0	0
<i>Palhinhaea cernua</i>	0	0.13	0.3	0.2	0.02	0.13	0.93	1.25
<i>Panicum cervicatum</i>	0	0	0	0	0.19	0	0	0
<i>Paspalum dedeccae</i>	0	0	0	0	0.93	0	0	0
<i>Paspalum ellipticum</i>	0	0	0	0	0.28	0	0	0
<i>Paspalum gardnerianum</i>	0	0	0	0	0	0.05	0	0
<i>Paspalum glaucescens</i>	0	0	0	0.02	0.13	0	0	0
<i>Paspalum hyalinum</i>	0	0	0.26	0.09	0	0	0	0
<i>Paspalum lineare</i>	12.7	0	18.05	36.1	31.94	32.59	31.41	40.56
<i>Paspalum maculosum</i>	1.65	3.26	0.87	0.71	0	2.13	1.72	0.19
<i>Paspalum polyphyllum</i>	4.45	5.11	0.03	0	0.08	3.32	3.52	0.42
<i>Pfaffia denudata</i>	0	0	0	0	0.07	0	0	0
<i>Pfaffia jubata</i>	2.43	0	0	0	0	0.24	0	0
<i>Polygala carphoides</i>	0.49	0	0	0	0	0	0	0

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Polygala gracilis</i>	0.43	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala hygrophila</i>	0	0	0	0	0	0.54	0	0
<i>Polygala longicaulis</i>	0.57	0	0	0	0	0.17	0	0
<i>Raulinoreitzia leptophlebia</i>	0	0	0	0	0	0.22	0.3	0
<i>Rhynchospora albiceps</i>	0	0	0.03	0.04	0	0.04	0	0
<i>Rhynchospora consanguinea</i>	0	0	0.23	0.02	0.31	0.31	0	0
<i>Rhynchospora emaciata</i>	0.33	24.65	2	2.2	0.83	4.41	0	0.79
<i>Rhynchospora globosa</i>	0.38	0.12	3.35	1.95	1.43	7.24	6.46	3.27
<i>Rhynchospora rugosa</i>	2.8	0	0	0.05	0.35	0.51	0.03	0
<i>Rhynchospora spruceana</i>	0.39	0	0.38	0.4	0	0	0	0
<i>Rhynchospora tenuis</i>	0	0	0	0	0	0.4	0.04	0
<i>Rhynchospora velutina</i>	0	0.59	0.56	0.44	0	0.67	0	0.07
<i>Riencourtia oblongifolia</i>	0	0	0	0.02	0	0.26	0	0
<i>Roupala montana</i>	0	1.61	1.74	1.55	0.41	1.47	1.88	0.72
<i>Ruellia rufipila</i>	0	0	0	0.16	0.12	0.09	0.05	0
<i>Sacciolepis myuros</i>	0	0	0.04	0	0	0	0	0
<i>Sauvagesia linearifolia</i>	0	0	0	0.09	0.02	1.13	0.08	0
<i>Schultesia gracilis</i>	0.63	0	0	0	0	0.05	0	0
<i>Scleria hirtella</i>	0.47	5.43	0.37	0.13	0.29	0.07	0	0
<i>Scleria leptostachya</i>	0	0	0	0.09	0	0	0	0
<i>Sida linifolia</i>	0.07	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisyrinchium restioides</i>	0	0	0	0.12	0	0	0	0
<i>Sisyrinchium vaginatum</i>	0.38	0.07	0.21	0.12	0.37	0.64	0.02	0.12
<i>Stevia heptachaeta</i>	0.22	0.13	0	0	0	0.04	0	0
<i>Syngonanthus densiflorus</i>	0.43	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syngonanthus gracilis</i>	2.07	0	0.03	0.31	0.02	2.41	0	0
<i>Trembleya parviflora</i>	0	1.83	2.46	4.34	0.65	3.23	7.79	17.74
<i>Trembleya phlogiformis</i>	0	0	0	0	0	0.47	0.03	0
<i>Trichantheium parvifolium</i>	0.62	0	0.01	0.09	0	0.4	0.03	0
<i>Trimezia juncifolia</i>	0.07	0	0.01	0.13	0.18	0.17	0.02	0.05
<i>Trixis nobilis</i>	0	0	0.09	0	0.09	0	0	0
<i>Turnera oblongifolia</i>	0.22	0	0.1	0.03	0.41	0.06	0	0
<i>Wedelia bishopii</i>	0.07	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xyris guaranitica</i>	0.43	0	0	0.03	0	0.1	0.02	0.03
<i>Xyris hymenachne</i>	0.16	0	0.13	0.38	0	0.79	0	0
<i>Xyris jupicai</i>	0.2	0	0	0	0	0.16	0.03	0
<i>Xyris savanensis</i>	0	0	0	0.01	0.05	0.01	0	0
<i>Xyris schizachne</i>	0	0.1	0.13	0.49	0.06	0.37	0.11	0

Apêndice S4: Relative cover (RC) of the species sampled in seven inventories conducted in a shrub grassland in the Água Limpa Ecological Station, Brasília, DF, Brazil. Nomenclature follows Flora do Brasil 2020 (2020).

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Achyrocline satureioides</i>	0	2.62	4.92	1.11	0.05	0.55	2.83	0.19
<i>Aegiphila verticillata</i>	0	0	0.01	0	0	0	0	0
<i>Aeschynomene paucifolia</i>	0	0	0	0.01	0.01	0.02	0	0
<i>Aeschynomene selloi</i>	0.61	0	0	0	0	0.24	0.03	0.03
<i>Agenium leptocladum</i>	0	0.44	5.11	5	0.07	3.61	1.16	0.25
<i>Ageratum conyzoides</i>	0	0	0.1	0	0	0	0	0
<i>Aldama bracteata</i>	0.21	0.05	0.29	0.42	0.09	0.02	0	0.05
<i>Aldama robusta</i>	0.55	1.17	0.83	2.06	1.36	1.51	0.56	0.91
<i>Alstroemeria gardneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.03
<i>Amasonia hirta</i>	0.08	0	0.05	0	0	0	0	0.04
<i>Andira humilis</i>	0.08	0	0	0	0.09	0.17	0	0
<i>Andropogon bicornis</i>	0.15	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andropogon leucostachyus</i>	7.76	1.43	0.92	1.19	1.17	0.6	1.06	0.17
<i>Andropogon selloanus</i>	2.06	0	0	0.15	0	0	0	0
<i>Anemopaegma arvense</i>	0.04	0	0	0	0.21	0	0	0.02
<i>Annona coriacea</i>	0	0	0	0.07	0	0.12	0.07	0.03
<i>Anthraenantia lanata</i>	4.13	0	0	0	1.88	0	0.1	0
<i>Apopyros warmingii</i>	0.11	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aristida recurvata</i>	0	0.65	0.45	0.45	0	0	0	0
<i>Aristida setifolia</i>	0.28	2.58	1.61	0.8	0.19	0	0	0
<i>Arthropogon villosus</i>	16.94	0.21	0.11	0.27	3.56	0.05	0.23	0
<i>Arundinella hispida</i>	0	0.1	1.08	0.08	0	0	0	0
<i>Aspilia foliacea</i>	0.75	0.94	0.3	0.84	0.37	0.36	0.12	0.38
<i>Axonopus aureus</i>	0.09	0	0	0	0	0	0	0
<i>Axonopus brasiliensis</i>	1.55	0	0.66	0.57	0.84	1.25	1.26	0.73
<i>Axonopus marginatus</i>	1.45	3.26	3.24	7.07	9.73	5.88	3.05	3.74
<i>Axonopus pellitus</i>	0	0	0	0.92	0	0.56	0.4	0.15
<i>Axonopus siccus</i>	0	0	0	0	0.22	0.65	0.58	2.97
<i>Ayapana amygdalina</i>	0	0.13	0.07	0	0	0	0	0
<i>Baccharis humilis</i>	3.18	0.69	1.17	0.76	1.27	2.88	0.31	0.06
<i>Baccharis reticularia</i>	0	0.21	0.29	0.07	0	0.42	0	0.08
<i>Baccharis tridentata</i>	0	0	0	0	0	0	0.14	0
<i>Banisteriopsis campestris</i>	0	0.37	0.22	0	0.53	0.51	0.24	0.25
<i>Bauhinia holophylla</i>	0.06	0.27	0.14	0.36	0.66	0.42	0.06	0
<i>Bauhinia rufa</i>	0	0	0.23	0.12	0.2	0.01	0.23	0.23
<i>Bidens graveolens</i>	0.11	0	0	0	0	0	0	0
<i>Borreria poaya</i>	0.2	0	0	0	0	0.21	0	0
<i>Buchnera lavandulacea</i>	0	0	0	0	0.1	0	0	0
<i>Buchnera rosea</i>	0.01	0	0	0	0	0.37	0	0
<i>Bulbostylis hirtella</i>	0.12	0	0	0	0	0	0	0.28
<i>Bulbostylis junciformis</i>	0.06	0	0.01	0.09	0.13	0.06	0	0
<i>Bulbostylis paradoxa</i>	0.05	0.04	0.05	0.07	0	0	0	0

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Byrsonima rigida</i>	0.79	0.21	0.74	0.02	1.67	0.88	0.2	0.35
<i>Byrsonima subterranea</i>	0.24	0.44	0.39	0.16	0.43	0.16	0.32	0.32
<i>Byttneria scalpellata</i>	0.23	0.04	0.35	0.28	0.34	0.21	0.01	0.05
<i>Calea cuneifolia</i>	0	0	0.22	0	0	0.3	0	0
<i>Calea gardneriana</i>	0.14	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calea hymenolepis</i>	0	0	0.1	0.12	0	0.07	0	0
<i>Calea mediterranea</i>	1.05	0	0	0	0	0.07	0	0
<i>Cambessedesia espora</i>	0.07	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campomanesia grandiflora</i>	0	0.07	0.1	0	0.23	0	0	0.07
<i>Campomanesia pubescens</i>	4.7	3.05	3.48	4.67	6.33	4.33	0.14	3.99
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0.34	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campuloclinium megacephalum</i>	0	0.08	0	0	0	0	0	0
<i>Casearia sylvestris</i>	0.64	0.18	0.5	1.02	0.72	0.75	0.34	0.18
<i>Cenchrus polystachios</i>	0	0.39	0	0	0	0	0	0
<i>Centrosema angustifolium</i>	0	0	0	0	0.26	0.38	0.02	0.02
<i>Chaetogastra gracilis</i>	0.02	0.03	0	0	0	0	0.05	0.05
<i>Chamaecrista decrescens</i>	0	0	0	0.1	0.62	0.1	0	0.05
<i>Chamaecrista pohliana</i>	0.51	0.25	0.15	0.01	0	0.21	0.01	0.09
<i>Chresta sphaerocephala</i>	0.15	0.24	0.26	0	0	0	0.02	0
<i>Chrysolaena desertorum</i>	0	0	0	0	0.94	0	0	0
<i>Chrysolaena simplex</i>	0	0.13	0.05	0	0	0	0	0
<i>Cipura paludosa</i>	0	0	0	0	0.35	0	0.02	0
<i>Cissampelos ovalifolia</i>	0	0.06	0.36	0.15	0.49	0.93	0.2	0.08
<i>Clitoria guianensis</i>	0.9	0	0	0.2	0.28	0.47	0.08	0.14
<i>Crotalaria flavicoma</i>	0	0	0	0.51	0.54	0	0	0
<i>Crotalaria velutina</i>	0	0	0	0	0	0	0.03	0.01
<i>Croton antisiphiliticus</i>	2.75	1.1	1.13	2.59	3.2	2.98	0.31	0.57
<i>Croton campestris</i>	0.27	0.08	0.25	0.16	0.5	0.06	0	0.01
<i>Croton glandulosus</i>	0	0	0.09	0	0	0	0.02	0
<i>Croton goyazensis</i>	0.77	0.3	0.37	0.01	0.78	0.55	0.15	0.29
<i>Crumenaria choretroides</i>	0.17	0	0	0.14	0.25	0.08	0.03	0
<i>Cuphea linarioides</i>	0.3	0.21	0.29	0.73	0.83	1.1	0.08	0.03
<i>Cuphea spermacoce</i>	0.42	0.33	0.2	1.92	0.46	0.55	0.06	0.03
<i>Cyanocephalus tacianae</i>	0	0	0	0	0.11	0	0	0
<i>Cyanocephalus tenuifolius</i>	0.02	0.07	0.02	0.14	0	0.14	0.01	0
<i>Dalechampia caperonioides</i>	1.05	1.2	0.54	1.26	0.18	1.33	0.28	0.27
<i>Desmodium platycarpum</i>	0	0.12	0.04	0	0	0.27	0.05	0
<i>Diplusodon sessiliflorus</i>	0	0	0.11	0	0	0	0	0
<i>Diplusodon villosus</i>	0.11	0.05	0.03	0.1	0.39	0.09	0.05	0
<i>Echinolaena inflexa</i>	13.95	17.29	12.13	12.63	8.39	9.71	3.95	3.67
<i>Elephantopus elongatus</i>	0	0	0.17	0.13	0.31	0.11	0.03	0
<i>Elionurus muticus</i>	1.13	0	0	0	0.2	0	0	0
<i>Eragrostis maypurensis</i>	0	0	1.02	0	0.05	0.15	0.11	0
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	0	0	0	0.12	0	0	0	0
<i>Eriope complicata</i>	0.99	0	0	0.01	0.22	0	0	0.01
<i>Eriope crassipes</i>	0.68	0.23	0	0.11	0.26	0.21	0.09	0
<i>Eriosema benthamianum</i>	0	0	0.04	0	0	0	0	0

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Eriosema glaziovii</i>	0	0	0.08	0	0	0	0	0
<i>Eriosema longifolium</i>	0	0.02	0.22	0.19	0	0	0	0
<i>Eriotheca pubescens</i>	0	0	0	0	0.31	0	0	0
<i>Eryngium juncifolium</i>	1.05	0.05	0.23	0	0.64	0.28	0.16	0
<i>Erythroxyllum campestre</i>	0	0.23	0.36	0.64	0.53	0.22	0.32	0.12
<i>Erythroxyllum deciduum</i>	1.57	1.03	0.83	1.31	1.76	1.49	0.16	0.8
<i>Eugenia cristaensis</i>	0.99	0.93	0.1	0.03	0	0.92	1.25	1.48
<i>Eugenia involucrata</i>	0.08	0.23	0.21	0.18	0.47	1.33	0.44	0.18
<i>Eugenia langsdorffii</i>	0	0	0	0	0.29	0.14	0	0
<i>Eugenia myrcianthes</i>	0.62	0.2	0.06	0	0.2	0.16	0.04	0.09
<i>Euphorbia potentilloides</i>	0.02	0	0.03	0	0	0	0.01	0
<i>Evolvulus lagopodioides</i>	0	0.06	0	0	0	0	0	0
<i>Fimbristylis autumnalis</i>	0	8.43	2.16	4.41	0.01	1.18	1.85	0.18
<i>Fridericia platyphylla</i>	0	0	0	0	0	0	0.06	0
<i>Galactia crassifolia</i>	0	0	0	0	0.22	0	0.08	0.03
<i>Galactia grewiaefolia</i>	0.23	0.04	0	0.09	0	0.01	0.04	0
<i>Galactia heringeri</i>	0	0	0	0	0.06	0	0	0
<i>Galactia peduncularis</i>	0	0.39	0.32	0.41	0.54	0.19	0.1	0.03
<i>Galactia stereophylla</i>	0	0	0.05	0	0	0	0	0
<i>Galianthe ramosa</i>	0	0.04	0	0	0	0.12	0.08	0
<i>Handroanthus ochraceus</i>	0	0	0.23	0.16	0	0.23	0.37	0.07
<i>Heteropterys campestris</i>	0.59	0	0	0.01	0	0.28	0	0
<i>Homalolepis suffruticosa</i>	1.6	0.15	0	0.25	1.83	0.18	0.1	0.36
<i>Hypenia brachystachys</i>	0.01	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypenia reticulata</i>	0	0.07	0	0	0	0	0.09	0
<i>Hyptis crenata</i>	0	0.35	0.23	0.38	0.45	0.47	0.13	0.13
<i>Hyptis nudicaulis</i>	0.4	0.03	0	0	0.01	0	0.04	0.11
<i>Hyptis villosa</i>	0.13	0.08	0.14	0.71	0.13	0	0.02	0
<i>Ichnanthus camporum</i>	0	0	0.12	0	0	0	0	0
<i>Ichthyothere latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ipomoea argentea</i>	0	0.1	0	0	0	0	0	0
<i>Ipomoea aurifolia</i>	0	0	0	0	0.13	0	0	0.03
<i>Ipomoea campestris</i>	0.15	0.23	0.28	0.01	0.13	1.13	0.21	0
<i>Ipomoea procurrens</i>	0.3	0	0.17	0.66	1.41	0.22	0.11	0.12
<i>Jacaranda ulei</i>	0	0.01	0.05	0.01	0.45	0.07	0.01	0.13
<i>Justicia oncodes</i>	0.33	0	0	0	0	0	0	0
<i>Justicia phyllocalyx</i>	0	0.05	0	0	0	0	0	0
<i>Justicia pycnophylla</i>	0.41	0	0.42	1.03	0.53	1.59	0.02	0
<i>Kielmeyera abdita</i>	0.06	0	0	0.03	0.02	0.04	0.03	0
<i>Leandra polystachya</i>	0	0.04	0.03	0.07	0	0	0.03	0.02
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	0	0	0	0	0.3	0	0.05	0
<i>Lessingianthus bardanoides</i>	0.79	0	0	0	0	0.21	0.15	0
<i>Lessingianthus ligulifolius</i>	0	0.32	0.43	0.14	0.47	0.55	0.01	0
<i>Lessingianthus psilophyllus</i>	0	0	0	0	0.11	0	0	0
<i>Lippia stachyoides</i>	0.03	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marsypianthes montana</i>	0.03	0	0	0	0	0	0	0.16
<i>Melinis minutiflora</i>	0	1.63	3.32	2.68	1	4.18	4.97	8.43

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Merremia contorquens</i>	0	0.34	0.24	0.27	0.84	0.11	0.02	0.26
<i>Mesosetum loliiforme</i>	0	0	0	0	0.71	0.27	0	0
<i>Miconia albicans</i>	0	0.06	0.15	0.4	0.1	0.21	1.42	2.13
<i>Miconia ferruginata</i>	0	0	0	0	0.23	0	0	0
<i>Mimosa albolanata</i>	0.02	0.04	0.2	0	0	0.15	0	0
<i>Mimosa claussenii</i>	0	0.65	0.46	0.07	0.35	1.19	0.12	0.01
<i>Mimosa debilis</i>	0.37	0.12	0	0	0.11	0.09	0.08	0.02
<i>Mimosa lanuginosa</i>	0.58	0.14	0	0	0.18	0.24	0.15	0
<i>Mimosa radula</i>	0	0	0.25	0.02	0	0.14	0	0.05
<i>Mimosa setosa</i>	1.85	0.39	0.31	1.24	2.72	2.64	0.57	0.88
<i>Mimosa xanthocentra</i>	0.2	0	0	0	0.01	0	0	0
<i>Minaria cordata</i>	0	0	0	0.07	0	0.09	0	0
<i>Mitracarpus frigidus</i>	0.03	0	0	0	0	0	0	0
<i>Monnina exalata</i>	0.04	0	0	0	0.23	0	0	0
<i>Myrcia felisbertii</i>	0	0	0	0	0	0	0.15	0
<i>Myrcia guianensis</i>	0.02	1.5	2.41	3.01	3.24	2.62	0.6	0.16
<i>Myrcia linearifolia</i>	0.6	0.39	0.43	0.09	1.24	0.47	0.18	0.08
<i>Myrcia tomentosa</i>	0	0.31	0.15	0	0.37	0.2	0.06	0
<i>Myrciaria cuspidata</i>	2.18	0	0	0.32	0	0.12	0	0.02
<i>Oedochloa camporum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.34
<i>Ossaea congestiflora</i>	0	0	0	0	0.05	0	0	0.08
<i>Ouratea floribunda</i>	0.34	0.24	0.29	0.33	0.7	0.85	0.05	0.27
<i>Ouratea hexasperma</i>	0	0	0	0	0.14	0	0	0.22
<i>Oxalis cordata</i>	0	0	0	0.32	0.06	0.41	0.14	0.09
<i>Oxalis densifolia</i>	0.03	0.29	0.28	0.27	0.41	0.12	0.05	0.03
<i>Oxalis suborbiculata</i>	0.15	0.17	0.16	0.11	0.64	0.38	0	0
<i>Oxypetalum erectum</i>	0.1	0	0.03	0	0	0	0.01	0
<i>Paepalanthus chiquitensis</i>	0.67	0.06	0.22	0	0	0.1	0.02	0
<i>Palicourea coriacea</i>	0.45	0.22	0.43	0.41	0.84	0.21	0.25	0.25
<i>Palicourea officinalis</i>	0.05	0.34	0.21	0.41	0.51	0.91	0.19	0.07
<i>Panicum olyroides</i>	1.64	0.34	0.09	1.05	0.37	1.36	0	0.53
<i>Parinari obtusifolia</i>	0.35	0.45	0.55	0.61	0.47	0.51	0.2	0.54
<i>Paspalum ammodes</i>	0	0	0.05	0	0	0	0	0
<i>Paspalum coryphaeum</i>	0	0	0	0	0.25	0	0	0
<i>Paspalum ellipticum</i>	0.07	0	0	0	0	0.07	0	0
<i>Paspalum gardnerianum</i>	0.27	0.29	1.74	0	1.23	0.66	0	0
<i>Paspalum geminiflorum</i>	1	0.21	0.33	0.27	0	1.36	0.07	0.2
<i>Paspalum hyalinum</i>	0	8.34	8.09	4.86	0.38	1.6	5.78	0.84
<i>Paspalum imbricatum</i>	0.13	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum pectinatum</i>	0	0	0	0	0.37	0	0	0
<i>Paspalum polyphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0.19	0
<i>Paspalum reduncum</i>	0	0.02	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum stellatum</i>	1.27	0.11	0.22	0	0.3	0	0	0
<i>Pavonia rosa-campestris</i>	0.12	0.55	0.25	0.58	0.53	1.22	0.1	0.04
<i>Peixotoa goiana</i>	0.47	0.37	0.41	0.75	0.39	0.53	0.5	0.83
<i>Peltaea lasiantha</i>	0.27	0.16	0	0	0	0	0.02	0.07
<i>Piriqueta sidifolia</i>	0.36	0.2	0.23	0	0.37	0.11	0	0

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Planaltina capitata</i>	0.01	0	0.15	0	0.29	0.09	0	0.01
<i>Pombalia lanata</i>	0	0	0	0.01	0.93	0.21	0	0.04
<i>Porophyllum lanceolatum</i>	0.08	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psidium australe</i>	0	0.36	0.62	0.22	0.24	0.47	3.91	0.25
<i>Psidium basanthum</i>	0	0	0.14	0.19	0	0	0	0
<i>Psidium firmum</i>	0	0.19	0.13	0.14	0.77	0	0.04	0
<i>Psidium guajava</i>	0	0	0	0.14	0.01	0.37	0.02	0
<i>Psidium salutare</i>	0	0.06	0.15	0.15	0	0.01	0	0
<i>Raulinoreitzia tremula</i>	0	0	0	0.34	0.07	0.86	6.58	5.38
<i>Rhynchospora consanguinea</i>	0.92	0	0.19	0.32	0.7	1.99	0.5	0.33
<i>Rhynchospora emaciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.1
<i>Rhynchospora globosa</i>	0	0	0.26	0.15	0	1.19	0.68	0
<i>Rhynchospora rugosa</i>	0	0	0	0	0.12	0.59	0	0
<i>Riencourtia oblongifolia</i>	0.28	0.36	0.53	1.02	0.08	0.25	0.05	0.06
<i>Roupala montana</i>	0	0	0.52	0.58	0.68	0.61	0.9	14.72
<i>Ruellia dissitifolia</i>	0.86	0.33	0.21	1.02	0.25	0.39	0.06	0.04
<i>Ruellia incompta</i>	0.07	0.6	0.16	0.34	0.34	0.02	0.19	0
<i>Sabicea brasiliensis</i>	0	0	0	0.01	0	0.09	0.01	0
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	0	0.81	0.42	0.41	0.53	0	19.88	0
<i>Scleria hirtella</i>	0.07	0	0	0	0.22	0.1	0	0
<i>Senecio adamantinus</i>	0	0	0	0	0.01	0	0	0
<i>Serjania erecta</i>	0	0	0	0.2	0	0	0	0
<i>Sida linifolia</i>	0	0.11	0.11	0.01	0.13	0.01	0	0
<i>Sinningia elatior</i>	0	0	0	0	0.12	0.21	0	0
<i>Siparuna brasiliensis</i>	0	0.14	0.06	0.14	0	0.21	0	0
<i>Sisyrinchium restioides</i>	0	0.05	0.15	0.64	0.06	0.02	0	0
<i>Sisyrinchium vaginatum</i>	0	0	0.23	0.12	0.2	0	0	0
<i>Smilax goyazana</i>	0.25	0.44	0.36	0.51	0.14	0.39	0.09	0.08
<i>Solanum subumbellatum</i>	0.07	0.38	0.13	0.99	1.32	0.41	0.07	0.06
<i>Stachytarpheta longispicata</i>	0	0	0	0	0.33	0	0	0.03
<i>Stenocephalum megapotamicum</i>	0.34	0.22	0.1	0.6	0.32	0.09	0.04	0.01
<i>Stevia heptachaeta</i>	0.1	0.3	0.13	0.37	0.21	0.14	0.04	0.02
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	0	0	0.41	0.37	0.08	0.25	0.27	0
<i>Stylosanthes guianensis</i>	0.06	0	0	0	0.13	0.22	0	0
<i>Syagrus flexuosa</i>	0	0.38	0.41	0.42	0.03	0.17	0.36	0.58
<i>Syngonanthus gracilis</i>	0	0	0	0	0.07	0	0	0
<i>Tibouchina aegopogon</i>	0.23	0	0.05	0	0.25	0.3	0.05	0.05
<i>Tocoyena formosa</i>	0.18	0.26	0.14	0.86	0.19	0.3	0.18	0
<i>Trachypogon macroglossus</i>	0	0	1.14	0.27	0.43	0.38	0.16	4.3
<i>Trembleya phlogiformis</i>	0	0.04	0	0	0	0	0	0
<i>Trichantheceium cyanescens</i>	0.08	0.98	1	1.24	0.09	0.51	0	0
<i>Trichogonia salviifolia</i>	0	0.07	0	0	0	0	0	0
<i>Tristachya leiostachya</i>	0	21.2	18.69	9.45	7.69	7.53	23.8	30.47
<i>Trixis glutinosa</i>	0	0.04	0.07	0	0	0	0	0
<i>Turnera oblongifolia</i>	0.06	0	0.15	0	0.14	0.16	0	0.02
<i>Vernonanthura ferruginea</i>	0	0	0	0	0.08	0.23	0	0
<i>Vochysia pyramidalis</i>	0	0	0	0.03	0	0.25	0.27	1.12

Species	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
<i>Vochysia tucanorum</i>	0	0	0	0.09	0.23	0.15	0.82	0.92
<i>Xyris schizachne</i>	0.2	0	0	0	0.1	0	0.06	0
<i>Zeyheria montana</i>	0	0.24	0	0	0	0	0	0
<i>Zornia villosa</i>	0	0.05	0	0	0	0	0	0
<i>Zornia virgata</i>	0.1	0	0	0	0	0	0	0

Apêndice S5. Síntese dos Mixed-Effects Models. Em negrito as espécies em que a cobertura afetou a riqueza nos 10-m line-transect. A direção do efeito está marcada na última coluna como “none” (nenhum efeito), “+” (positivo) ou “-” (negativo).

Campo úmido Fazenda Água Fria

Espécie testada	AIC <none>	AIC	LRT	p-value	Efeito
<i>Paspalum lineare</i>	43.17	42.68	1.5073	0.2195	none
<i>Andropogon virgatus</i>	43.34	42.68	1.3369	0.2476	none
<i>Lagenocarpus rigidus</i>	41.46	42.68	3.2229	0.0726	none
<i>Trachypogon macroglossus</i>	41.78	42.68	2.9106	0.0880	none
<i>Rhynchospora emaciata</i>	44.56	42.68	0.1212	0.7278	none
<i>Loudetiopsis chrysothrix</i>	41.62	42.68	3.0598	0.0802	none
<i>Rhynchospora globosa</i>	42.04	42.68	2.6356	0.1045	none
<i>Paepalanthus flaccidus</i>	44.56	42.68	0.1248	0.7238	none
<i>Froelichiella grisea</i>	38.63	42.68	6.0455	0.0139	+
<i>Lagenocarpus tenuifolius</i>	44.39	42.68	0.2887	0.2887	none
<i>Microlicia viminalis</i>	41.81	42.68	2.8652	0.0905	none
<i>Paspalum maculosum</i>	43.50	42.68	1.1829	0.2768	none

Campo úmido Fazenda Água Limpa

<i>Paspalum lineare</i>	532.94	531.29	0.3503	0.5540	none
<i>Trembleya parviflora</i>	523.85	531.29	9.4395	0.0021	-

<i>Andropogon virgatus</i>	533.24	531.29	0.0503	0.8224	none
<i>Lagenocarpus rigidus</i>	532.54	531.29	0.7516	0.3860	none
Campo sujo Fazenda Água Limpa					
<i>Tristachya leiostachya</i>	801.22	816.62	17.393	<0.0001	-
<i>Melinis minutiflora</i>	812.28	816.62	6.3382	0.0118	-
<i>Raulinoreitzia tremula</i>	812.45	816.62	6.1622	0.0131	-
<i>Trachypogon macroglossus</i>	813.11	816.62	5.5086	0.0189	-
<i>Campomanesia pubescens</i>	818.21	816.62	0.4047	0.5247	none
<i>Axonopus marginatus</i>	818.20	816.62	0.4170	0.5185	none
<i>Echinolaena inflexa</i>	818.34	816.62	0.2818	0.5955	none
<i>Axonopus siccus</i>	809.33	816.62	9.2919	0.0023	-

Apêndice S6. Média e desvio-padrão e significância da cobertura de atributos ecológicos da vegetação do campo úmido da Fazenda Água Fria, Alto Paraíso de Goiás-GO. Valores em negrito indicam significância a $P < 0.05$ em Teste de Tukey ($n = 15$).

	2000	2007	2009	2011	2014	2016	2018	2020	<i>P</i>
Absolute cover (m)									
Graminoids	14.91±4.51ac	12.73±5.57c	16.25±3.42a	12.38±3.07bc	13.77±2.44ac	15.12±4.17ac	15.28±2.06ab	17.16±5.29a	0.0006
Herbs	4.33±4.17ab	2.13±1.76bc	4.74±3.81a	1.86±1.71c	3.17±2.21ac	2.23±1.66ac	4.36±3.44ab	2.26±1.67ac	0.0002
Climbers and shrubs	0.7±1.28a	0.74±1a	1.13±1.12a	0.8±1.08a	0.98±1.24a	1.41±1.91a	1.29±2.08a	1.19±1.39a	0.1609
Shrubs and trees	0.43±1.15ab	0.25±0.59b	0.43±0.64ab	0.26±0.46ab	0.6±0.95ab	0.49±0.98ab	0.69±1.42ab	0.95±1.76a	0.0174
	2000	2007	2009	2011	2014	2016	2018	2020	<i>P</i>
-Richness									
Graminoids	9.73±2.77bcd	8±2d	12.27±4.37ab	13.2±4.48a	12.07±4.75ac	9.73±3.3bcd	10.07±3.77bcd	3.93±2.32cd	<0.0001
Herbs	5±2.45ab	3.33±2.09c	6.53±3.05a	5.73±3.86ab	6.2±3.64ab	4±1.97bc	4.73±3.07ac	9.2±3.19bc	<0.0001
Climbers and shrubs	1.7±1.19ab	1.87±1.15b	1.93±1.53ab	2.53±1.75a	1.67±1.4ab	1.93±1.73ab	1.93±1.81ab	1.07±0.93a	0.0051

Shrubs and trees	0.47±0.72a	0.33±0.47a	0.73±0.57a	0.67±0.7a	0.47±0.42a	0.53±0.81a	0.8±0.75a	2.4±1.96a	0.1075
------------------	------------	------------	------------	-----------	------------	------------	-----------	-----------	--------

Apêndice S7. Média, desvio-padrão e significância da cobertura de atributos ecológicos da vegetação do campo úmido da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF. Valores em negrito indicam significância a $P < 0.05$ em Teste de Tukey ($n = 11$).

	2000	2007	2009	2011	2012	2014	2018	2020	<i>P</i>
Absolute cover (m)									
Graminoids	11.98±2.22ab	10.96±1.62ab	10.49±2.42ab	13.52±1.72a	7.33±2.36c	11.8±2.45ab	12.43±2.87ab	10.07±4.08bc	<0.0001
Herbs	0.85±0.46a	0.07±0.12c	0.15±0.22c	0.19±0.17c	0.22±0.35c	0.75±0.57ab	0.29±0.44bc	0.28±0.58c	<0.0001
Climbers and subshrubs	2.05±3.21a	0.47±0.73b	1.19±1.93ab	0.94±1.20ab	1.28±1.73ab	1.18±1.65ab	0.64±0.73ab	0.34±0.38b	0.0051
Shrubs and trees	0.02±0.05c	0.72±1.17bc	0.75±1.27bc	1.07±1.65bc	0.11±0.19c	1.12±2.21bc	2.93±4.28ab	3.39±3.93a	<0.0001
	2000	2007	2009	2011	2012	2014	2018	2020	<i>P</i>
Richness									
Graminoids	8.55±1.96ab	5.82±1.33cd	7.91±2.02bc	9.36±2.42ab	8.18±2.52bc	11.73±2.56a	6.73±1.22bc	4.73±2.34d	<0.0001
Herbs	3.36±1.43a	0.82±0.72cd	1.55±1.56bcd	2.00±1.60ac	1.36±0.98bcd	2.73±1.60ab	1.09±1.00cd	0.64±0.97d	<0.0001

Climbers and sub shrubs	2.91±3.31ac	2.09±2.23bc	3.55±3.63ac	3.45±3.65ac	3.45±3.55ab	3.82±2.88a	3.00±2.76ab	1.36±1.43c	0.0003
Shrubs and trees	0.18±0.40c	0.91±0.79ac	0.82±0.83bc	1.55±0.89ab	0.45±0.66c	1.91±1.44ab	2.00±1.28a	1.73±1.05ab	<0.0001

Apêndice S8. Média, desvio-padrão e significância de atributos ecológicos da vegetação do campo sujo da Fazenda Água Limpa, Brasília – DF.

Valores em negrito indicam significância a $P < 0.05$ em Teste de Tukey ($n = 16$).

	2000	2007	2009	2011	2012	2014	2018	2020	<i>P</i>
Absolute cover (m)									
Graminoids	3.72±0.57b	4.07±0.78b	4.46±0.89b	12.55±4.25a	12.58±3.82a	13.26±4.73a	16.12±16.45a	12.56±2.53a	<0.0001
Herbs	0.12±0.11b	0.01±0.02b	0.06±0.07b	0.18±0.39b	0.48±0.61a	0.12±0.24b	0.05±0.12b	0.01±0.02b	<0.0001
Climbers and subshrubs	2.78±0.92de	1.64±0.47f	2.13±0.51ef	8.85±2.59b	15.86±4.88a	13.69±2.96a	4.08±1.16c	3.49±1.34cd	<0.0001
Shrubs	0.06±0.09d	0.19±0.14bd	0.18±0.14cd	0.92±0.94abc	1.06±1.05ab	1.35±0.98a	2.13±2.68a	2.00±2.23a	<0.0001
Trees	0.05±0.06ab	0.01±0.02b	0.12±0.18ab	0.57±0.70ab	0.74±0.95ab	0.73±0.85ab	0.71±0.84ab	0.74±1.26a	0.0001
	2000	2007	2009	2011	2012	2014	2018	2020	<i>P</i>
Richness (m)									
Graminoids	8.75±3.4ab	8±2.45bc	10.4±3.26a	8.75±2.75ab	8.25±2.75ab	9.31±3.2ab	8.31±1.89ab	6.19±1.33c	<0.0001
Herbs	0.94±0.75ab	0.31±0.47bc	0.63±0.7ac	0.31±0.46bc	1.13±1.05a	0.38±0.6bc	0.25±0.56c	0.06±0.25c	<0.0001

Climbers and subshrubs	23.44±3.81a	19.44±4.08b	20.06±3.98ab	15.44±3.45c	19.94±3.82b	19.94±2.7ab	18.94±3.11b	14.56±2.78c	<0.0001
Shrubs	0.5±0.71b	1.88±1.11a	1.44±0.86a	1.38±1.4ab	1.5±1.37a	2.19±1.29a	1.81±1.24a	1.81±1.33a	0.0001
Trees	0.6±0.6ab	0.2±0.4b	0.6±0.7ab	0.9±0.7a	1.1±1a	1.1±0.9a	1.1±0.9a	0.9±0.9a	0.0007
