

---

**CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – INTEGRAL**

---

**Gustavo Sá Motta de Souza Lima**

**Efeitos da invasão de gramíneas africanas na  
diversidade de comunidades herbáceas do Cerrado**



Rio Claro - SP  
2025

Gustavo Sá Motta de Souza Lima

**Efeitos da invasão de gramíneas africanas na diversidade de comunidades herbáceas do Cerrado**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharel e Licenciado em Ciências Biológicas.

Orientador(a): Alessandra Tomaselli Fidelis

Coorientador(a): Juliano Zardetto

Rio Claro - SP  
2025

L732e

Lima, Gustavo Sá Motta de Souza

Efeitos da invasão de gramíneas africanas na diversidade de comunidades herbáceas do Cerrado / Gustavo Sá Motta de Souza

Lima. -- Rio Claro, 2025

68 p. : il., tabs., fotos, mapas

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado e licenciatura - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Alessandra Tomaselli Fidelis

Coorientador: Juliano Zardetto

1. Ecologia. 2. Invasões biológicas. 3. Ecologia do cerrado. I. Título.

Gustavo Sá Motta de Souza Lima

**Efeitos da invasão de gramíneas africanas na diversidade de comunidades herbáceas do Cerrado**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharel e Licenciado em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA:

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Alessandra Tomaselli Fidelis

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Monize Altomare de Paula

Prof. Dr. Tadeu de Siqueira Barros

Aprovado em: 07 de novembro de 2025

Assinatura do discente

Assinatura da orientadora

Assinatura do coorientador

*Às minhas avós Hyla (in memoriam) e Nyssia (in memoriam).*

## **AGRADECIMENTOS**

A Juliano Zardetto, Letícia Giacom, Luiz Miguel Barbosa, Rafael Tata, e Marco Chiminazzo pelo grande apoio na coleta dos dados usados neste trabalho;

À professora Alessandra Fidelis e aos demais integrantes do Laboratório de Ecologia da Vegetação (LEVeg), por contribuírem para o meu desenvolvimento enquanto pesquisador;

Às equipes de gestão e manutenção da Estação Ecológica de Santa Bárbara, da Estação Ecológica de Itirapina e do Parque Estadual do Juquery, por confiar a responsabilidade da coleta de dados desta pesquisa a estes pesquisadores;

Especialmente a Juliano Zardetto, por todo apoio e incentivo que nutriu o desenvolvimento deste projeto, e por compartilhar comigo tamanho conhecimento;

Muito obrigado.

## RESUMO

A invasão por diversas espécies de gramíneas africanas representa uma ameaça crescente à diversidade do Cerrado. Contudo, poucos estudos consideram seus efeitos sobre a similaridade entre comunidades nativas (diversidade  $\beta$ ). Neste trabalho investigamos como diferentes graus de abundância de gramíneas exóticas afetam a diversidade  $\beta$  de comunidades herbáceas nativas do Cerrado, e em que medida eles influenciam os padrões de seleção de nicho e deriva ecológica dessas comunidades. As amostras foram coletadas em três UCs do Estado de São Paulo (Estação Ecológica de Santa Bárbara, Estação Ecológica de Itirapina e Parque Estadual do Juquery). Amostramos 90 metacomunidades (transectos de 20 × 4 m), cada uma contendo 10 comunidades (parcelas de 1 m<sup>2</sup>), totalizando 900 comunidades. As metacomunidades foram estabelecidas em áreas de borda, ao lado de estradas de terra, e em áreas de *core* (distantes das estradas; controle). Registramos as abundâncias das espécies invasoras e nativas do estrato herbáceo em cada uma das comunidades por meio de estimativas visuais. Nos levantamentos, foram registradas 290 espécies herbáceas nativas e seis gramíneas invasoras de origem africana (*Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R. D. Webster, *Urochloa decumbens* (Stapf) R. D. Webster, *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga, *Melinis minutiflora* P. Beauv., *Melinis repens* (Willd.) Zizka e *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs). Os resultados indicam que a maior abundância de gramíneas invasoras acarreta o aumento da diversidade  $\beta$  entre comunidades e a queda na diversidade local ( $\alpha$ ) e regional ( $\gamma$ ), bem como no tamanho efetivo das comunidades. Esse padrão se manteve independentemente do efeito de borda causado pelas estradas. Esses achados sugerem que a invasão por gramíneas africanas favorece o aumento da dissimilaridade das espécies remanescentes entre comunidades locais por submetê-las a fortes efeitos da deriva ecológica. Concluímos que a invasão por gramíneas africanas atua simultaneamente como motor de perda de diversidade local/regional e como promotor de maior dissimilaridade entre localidades, tornando as comunidades nativas cada vez menores e mais sensíveis a fatores estocásticos.

**Palavras-chave:** invasão biológica; metacomunidades; seleção de nicho; teoria neutra; unidades de conservação.

## ABSTRACT

The invasion by several African grass species represents a growing threat to the biodiversity of the Cerrado biome. However, few studies consider their effects on the similarity among native communities ( $\beta$ -diversity). In this study, we investigated how different levels of invasion by exotic grasses affect the  $\beta$ -diversity between native herbaceous communities of the Cerrado, and to what extent they influence patterns of niche selection and ecological drift in these communities. Samples were collected in three conservation units (UCs) of the São Paulo state of Brazil (*Estação Ecológica de Santa Bárbara*, *Estação Ecológica de Itirapina* and *Parque Estadual do Juquery*). We sampled 90 metacommunities (20 × 4 m transects), each containing 10 communities (1 m<sup>2</sup> plots), resulting in a total of 900 communities. The metacommunities were established in roadside edge areas and in core areas (distant from the roads; control). We recorded the abundances of the invasive and native species that occupy the herbaceous *stratum* in each community through visual estimates. During the surveys, 290 native herbaceous species and six invasive African grass species (*Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R. D. Webster, *Urochloa decumbens* (Stapf) R. D. Webster, *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga, *Melinis minutiflora* P. Beauv., *Melinis repens* (Willd.) Zizka e *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs) were recorded. The results indicate that higher abundances of invasive grasses lead to increased  $\beta$ -diversity among communities and decreases in local ( $\alpha$ ) and regional ( $\gamma$ ) diversity, as well as in the effective community size. This pattern was maintained regardless of the edge effect caused by roads. These findings suggest that African grasses invasions favor the increase in dissimilarity among remnant species across local communities by subjecting them to strong effects of ecological drift. We conclude that the invasion by African grasses simultaneously acts as a driver of local and regional diversity loss and as a promoter of increased dissimilarity among sites, rendering native communities progressively smaller and more susceptible to stochastic factors.

**Keywords:** Biological invasions; metacommunities; niche selection; neutral theory; conservation units.

**Title in English:** Effects of African grass invasion on the diversity of herbaceous communities in the Cerrado.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>10</b>
<b>1.1</b>	<b>Invasões biológicas</b> .....	<b>11</b>
<b>1.2</b>	<b>As savanas e o cerrado</b> .....	<b>14</b>
<b>1.3</b>	<b>Gramíneas africanas no Cerrado</b> .....	<b>19</b>
<b>1.4</b>	<b>Três componentes da diversidade</b> .....	<b>22</b>
<b>1.5</b>	<b>Causas de variação na diversidade</b> .....	<b>24</b>
<b>2</b>	<b>OBJETIVO E HIPÓTESES</b> .....	<b>27</b>
<b>2.1</b>	<b>Objetivo</b> .....	<b>27</b>
<b>2.2</b>	<b>Hipóteses</b> .....	<b>27</b>
<b>3</b>	<b>METODOLOGIA</b> .....	<b>28</b>
<b>3.1</b>	<b>Áreas de estudo</b> .....	<b>28</b>
<b>3.1.1</b>	<i>Estação Ecológica de Santa Bárbara (EESB)</i> .....	<b>30</b>
<b>3.1.2</b>	<i>Estação Ecológica de Itirapina (EEI)</i> .....	<b>31</b>
<b>3.1.3</b>	<i>Parque Estadual do Juquery (PEJ)</i> .....	<b>32</b>
<b>3.2</b>	<b>Método</b> .....	<b>33</b>
<b>3.3</b>	<b>Análise de dados</b> .....	<b>34</b>
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>37</b>
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>41</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>46</b>
	<b>APÊNDICE</b> .....	<b>57</b>

## 1 INTRODUÇÃO

As invasões biológicas por gramíneas africanas configuram uma das principais ameaças à biodiversidade do Cerrado (PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999). A substituição de paisagens nativas por pastagens de gramíneas exóticas, associada à expansão da fronteira agropecuária e a práticas de manejo, tem alterado largamente a área de cobertura e a composição das fitofisionomias do bioma, favorecendo a degradação de áreas remanescentes (DAMASCENO et al., 2018). Espécies invasoras podem modificar a estrutura das comunidades nativas por meio de diferentes mecanismos — desde competição direta por recursos (RICHARDSON; PYŠEK, 2006), pressões associadas ao aumento de propágulos (GUREVITCH et al. 2011), até efeitos indiretos sobre microrganismos do solo (PUTTEN; KLIRONOMOS; WARDLE, 2007) e alterações no regime de fogo (DAMASCENO; FIDELIS, 2020; GORGONE-BARBOSA et al. 2015) — resultando frequentemente no empobrecimento da diversidade local e regional.

Estudos demonstram que quanto menor o tamanho das comunidades, maior a probabilidade das flutuações demográficas aleatórias (deriva ecológica) conduzirem suas populações à extinção local ou à monodominância (GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022; JACOBI; SIQUEIRA, 2023; SIQUEIRA et al., 2020). Reduções drásticas do tamanho populacional de espécies numa comunidade podem enfraquecer as forças determinísticas que atuam sobre as diferenças de aptidão entre espécies (seleção de nicho) (VELLEND, 2010). Frequentemente, o aumento da influência da deriva ecológica sobre a montagem das comunidades resulta na redução da diversidade local (alfa), por aumento das extinções locais, concomitante a um aumento da dissimilaridade entre comunidades (diversidade beta), já que diferentes espécies tendem a desaparecer em comunidades distintas por efeitos estocásticos (GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022).

Invasões biológicas promovem mudanças na montagem das comunidades nativas, favorecendo a redução na sua riqueza e na abundância das suas espécies (DAMASCENO; FIDELIS, 2023; ZARDETTO, 2024). Com isso, é razoável assumir que as invasões favoreçam a influência da deriva ecológica — logo, um aumento na dissimilaridade (beta) — pela redução no tamanho das populações. Contudo, alguns estudos indicam que as invasões biológicas promovem a homogeneização biótica

(redução da diversidade beta) entre comunidades invadidas (CHEN et al., 2010; ZARDETTO; SIQUEIRA, 2024). Isso pode indicar influência maior da seleção de nicho na montagem dessas comunidades.

### **1.1 Invasões biológicas**

As invasões biológicas são extremamente recentes na História Geológica e não possuem precedentes (RICCIARDI, 2007). Isso porque são fenômenos com origem na ação humana, logo não poderiam ocorrer antes do surgimento da nossa espécie. Não há, nos registros geológicos, evidência do intercâmbio de espécies de regiões tão afastadas, em tão curto período, em tamanha variedade de ecossistemas e em intensidade tão desmedida como os que ocorrem hoje (NENTWIG, 2008). Nesse sentido, as invasões biológicas não são nem comparáveis a grandes intercâmbios bióticos pré-históricos por facilmente excedê-los em magnitude de ocorrência e escala espacial. Ao contrário desses eventos, centrados em regiões específicas do globo, a invasão biológica afeta todos os continentes, simultaneamente (RICCIARDI, 2007).

Uma espécie introduzida em um local fora de sua área de distribuição natural é definida como exótica. Embora a maior parte das espécies exóticas introduzidas em novos ambientes não apresente atributos que favoreçam sua sobrevivência ou estabelecimento, uma minoria pode obter sucesso notável e tornar-se invasora (BLACKBURN et al., 2011; NENTWIG, 2008). A introdução de espécies exóticas em novos ambientes acompanha boa parte da História humana. Desde o estabelecimento das primeiras rotas terrestres e marítimas de longa distância – antes mesmo da invenção da escrita – os seres humanos carregam consigo espécies animais e vegetais para regiões além de suas áreas originais de distribuição natural (REICHARD; WHITE, 2003). Há, por exemplo, evidências de intercâmbio biológico deliberado entre o Crescente Fértil e o norte da África ainda no 6º milênio a.C., com a introdução de cereais domesticados como trigo e cevada na região da Núbia (MADELLA et al., 2014). De modo semelhante, na América pré-Colombiana, acredita-se que também tenha ocorrido intercâmbio intencional de plantas e animais domesticados entre populações indígenas (CAPRILES et al. 2020; LEVIS et al. 2012). Há também evidências da introdução de espécies animais e vegetais em diversas ilhas durante a colonização da Polinésia e da Nova Zelândia,

por volta de 1.200 d.C. (MCLEAN et al. 2019; WILMSHURST et al. 2008). Como consequência, uma parcela dessas espécies tornou-se invasora no novo ambiente.

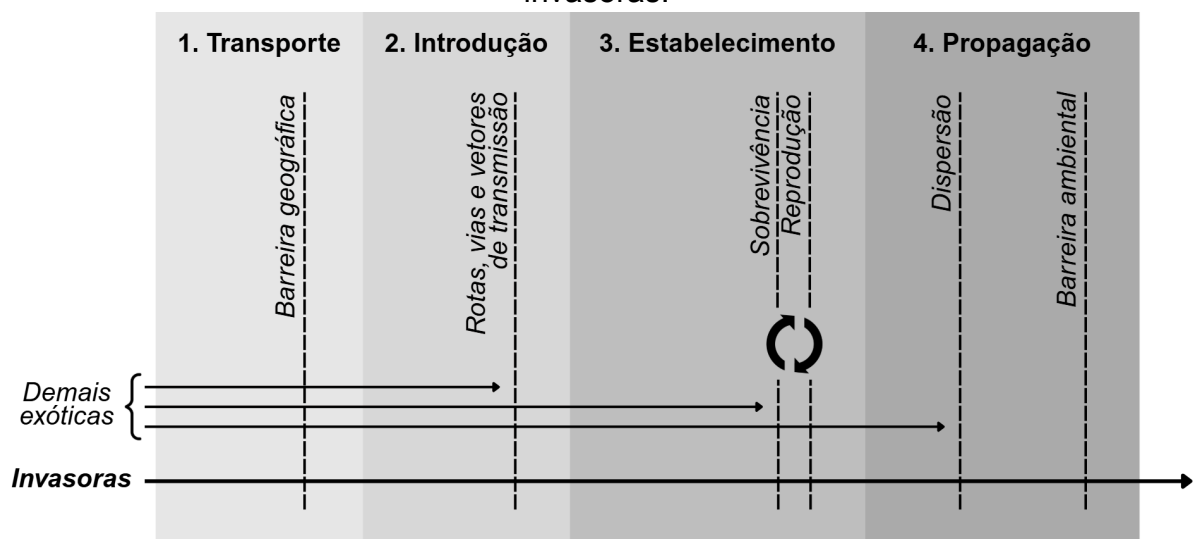
Apesar dos seus milênios de idade, foi somente nos últimos 500 anos – com o desenvolvimento do projeto colonizador europeu, o advento de rotas comerciais de amplitude global e o crescimento econômico das nações – que os fenômenos de invasão biológica passaram a se intensificar vertiginosamente (BRIGHT, 1999; NENTWIG, 2008; NUÑEZ; PAUCHARD, 2009; REICHARD; WHITE, 2003). Alguns autores colocam o “marco-zero” das invasões biológicas – isto é, a data a partir da qual se pode dizer que, de fato, o fenômeno começou – na data da chegada de Colombo às Américas, em 1492 (NENTWIG, 2008). Sem dúvida, ainda mais recentemente, uma explosão de invasões biológicas acompanhou o desenvolvimento do capitalismo e das rotas intercontinentais (legais e ilegais) de comércio (BRIGHT, 1999)

Como consequência das ameaças que as espécies invasoras oferecem aos ecossistemas nativos, e do aumento vertiginoso de casos de invasão biológica ao redor do globo, o número de pesquisas acerca desse tópico tem crescido exponencialmente nas últimas décadas (GUREVITCH et al., 2011). A relativa recência do estudo das invasões biológicas – assim como grande parte dos conceitos ou modelos na ecologia – acompanha o surgimento de uma ampla gama de abordagens conceituais. Esses diferentes esquemas, atribuindo terminologias comuns para fenômenos envolvendo *taxa* com características muito distintas, por vezes divergem e tornam a própria definição desses termos confusa (RICHARDSON et al., 2000). Logo, é comum a descrição dos mesmos fenômenos com termos distintos, ou de fenômenos diferentes com os mesmos termos (RICHARDSON et al. 2000). Apesar disso, novas abordagens mais integradas vêm surgindo na tentativa de nortear este conhecimento ecológico e descrever o fenômeno de interesse com base em conceitos ecológicos fundamentais (RICHARDSON et al., 2000; BLACKBURN et al., 2011; GUREVITCH et al., 2011). Sendo assim, podemos entender a invasão biológica como um processo que é estritamente dependente da superação, por parte de um *taxon* exótico, de uma série de barreiras bióticas e abióticas em um ambiente novo (RICHARDSON et al., 2000).

Blackburn et al. (2011) distinguiram seis barreiras a serem superadas para que se dê o processo de invasão, o qual por sua vez pode ser compreendido em quatro estágios de desenvolvimento (Figura 1). No primeiro estágio, o de transporte

(*Transport*), a espécie teria que superar a barreira da distância geográfica entre o seu local de origem e o local invadido. Depois, o próximo estágio consiste na introdução da espécie no novo ambiente (*Introduction*). A introdução pode se dar por uma ampla gama de rotas, vias e vetores (CBD, [s.d.]). O estágio seguinte, de estabelecimento da espécie (*Establishment*), requer um ciclo de *feedback* positivo entre a superação sucessiva das barreiras de: (1) sobrevivência dos indivíduos exóticos, agora em seu novo ambiente; e (2) reprodução dos sobreviventes. Ou seja, os indivíduos da espécie exótica devem ser capazes de sobreviver e se reproduzir, assim como seus descendentes, a próxima geração e assim sucessivamente. Isso garantiria o estabelecimento de uma população exótica local no novo ambiente, coexistente à comunidade nativa. O último estágio, denominado estágio de propagação (*Spread*), possui duas barreiras a serem superadas. A primeira, a barreira de dispersão, é rompida quando há uma população autossustentável da espécie estabelecida em locais distantes do foco de origem, com indivíduos sobrevivendo, ou ainda, se reproduzindo. A última barreira, denominada barreira ambiental, é rompida quando indivíduos da espécie exótica se dispersam, sobrevivem e se reproduzem em diversos locais através de um espectro de habitats. É aí, então, quando superadas todas essas barreiras, que essa espécie pode ser considerada invasora.

**Figura 1** – Representação esquemática dos estágios (representados em diferentes tons de cinza) e barreiras (representadas por linhas pontilhadas) associados ao processo de invasão biológica. Espécies exóticas que não superam todas as barreiras permanecem nas fases iniciais, e as que superam são consideradas invasoras.



Fonte: Adaptado de Blackburn et al. (2011), CBD (s.d.). Organizado pelo Autor.

Díaz *et al.* (2019) evidenciam o declínio global da biodiversidade e a crescente pressão antrópica que se coloca sobre os ecossistemas, identificando as invasões biológicas como uma das principais ameaças postas a eles. No Brasil, todos os biomas sofrem com invasões biológicas, mas o Cerrado destaca-se tanto por sua alta vulnerabilidade à perda de habitat quanto pela suscetibilidade à invasão (DÍAZ *et al.*, 2019). Portanto, nossa pesquisa insere-se no contexto deste bioma único e ameaçado, buscando compreender os impactos das invasões biológicas na sua diversidade.

## 1.2 As savanas e o Cerrado

As savanas – tipos de vegetação mista onde coexistem um estrato herbáceo contínuo dominado por gramíneas  $C_4$  e um estrato lenhoso arbóreo-arbustivo – ocupam cerca de 20% da superfície terrestre, espalhando-se principalmente pela África, América do Sul e Oceania (LEHMANN *et al.*, 2011). As gramíneas (Poaceae) compreendem 60% das espécies de plantas com metabolismo  $C_4$ , e estima-se que mudança evolutiva da via metabólica  $C_3$  para  $C_4$  ocorreu em suas linhagens ao menos 12 vezes entre o Oligoceno tardio e o Quaternário tardio – principalmente nas subfamílias Panicoideae, Aristidoideae e Chloridoideae (BOUCHENAK-KHELLADI, 2009). Em áreas com estações de crescimento que apresentam altas temperaturas, as gramíneas  $C_4$  são extremamente produtivas se há boa disponibilidade de luz. Em ambientes menos iluminados, como sob a copa fechada de uma floresta, essas gramíneas demonstram limitações no crescimento e produtividade, muito por conta dos custos metabólicos da fotossíntese  $C_4$  (BOUCHENAK-KHELLADI, 2009).

As savanas ocorrem na faixa tropical e subtropical do planeta e são fortemente associadas à precipitação efetiva e à sazonalidade da precipitação das áreas onde ocorrem (LEHMANN *et al.*, 2011). Mais especificamente, os territórios que as savanas ocupam são marcados pela ocorrência clara de uma estação seca e outra chuvosa (LEHMANN *et al.*, 2011). A biodiversidade das savanas e regiões campestres é frequentemente esquecida em função da maior atenção que as florestas recebem pelos conservacionistas e pela comunidade científica (COUTINHO, 2006; MURPHY; ANDERSEN; PARR, 2016). Segundo Murphy, Andersen e Parr (2016), essa desimportância historicamente atribuída ao valor de conservação dos campos tropicais e savanas deriva da concepção equívoca de que

eles consistem em florestas degradadas por ação humana. Embora as savanas não disponham da grande abundância de árvores que as florestas tropicais esbanjam, elas representam ambientes muito ricos em espécies vegetais (especialmente de herbáceas gramíneas e não-gramíneas) e animais, exibindo cadeias alimentares particularmente complexas (MURPHY; ANDERSEN; PARR, 2016).

Hardesty, Myers e Fulks (2005) classificam os biomas terrestres em três tipos: (1) dependentes de fogo – aqueles cujas espécies possuem adaptações evolutivas que as tornam dependentes dos regimes de fogo para ocorrer; (2) sensíveis ao fogo – aqueles nos quais o fogo ocorre, mas cujas espécies não estão adaptadas para a sua ocorrência, sendo que o regime de fogo pode resultar na sua degradação; e (3) independentes de fogo – aqueles nos quais o fogo nunca ou raramente ocorre. De acordo com os autores, as savanas são biomas dependentes de fogo em todas as principais regiões geográficas onde ocorrem (no centro América do Sul, da África, e no norte da Austrália). A maior parte da extensão das savanas tropicais possui condições ambientais também capazes de suportar florestas (LEHMANN et al, 2011; BOND; WOODWARD; MIGLEY, 2004). Isso indica que florestas e savanas podem existir como estados alternativos, influenciados por feedbacks de fogo e sombra (LEHMANN et al, 2011; OLIVERAS; MALHI, 2016; STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011).

Cerrado é um termo com diversas aplicações. É, antes de tudo, um adjetivo com origem no verbo “cerrar”, que remete ao verbo “fechar”. Marra (2020) sugeriu que o seu uso para se referir a um tipo de vegetação já era corrente na fala dos sertanejos do Planalto Central do Brasil pelo menos desde o século XIX. Nesta época, Carl Friedrich Phillip von Martius registrou o uso do termo pela primeira vez na literatura científica, quando tratou da vegetação do Brasil Central. Martius afirmou que os brasileiros usavam os termos “cerrado” ou “campo cerrado” – referindo-se a um campo gramíneo sob um estrato lenhoso “fechado” – em oposição ao termo “campo limpo” – um campo com pouca densidade de árvores e arbustos (MARRA, 2020). Na literatura científica, o termo “cerrado” pode fazer referência: (1) a esse tipo de fisionomia savânica com maior densidade de árvores e arbustos – normalmente tratado nesse caso como “cerrado *sensu stricto*”; (2) ao conjunto de fisionomias vegetais que formam um mosaico no Brasil Central e em outras regiões da América do Sul – o “cerrado *sensu lato*”; e (3) ao segundo maior bioma do Brasil, destacando-se como a savana com maior diversidade florística do mundo

(COUTINHO, 1978, 1990, 2006). Deste ponto em diante do texto, usaremos o termo “Cerrado” para nos referirmos ao bioma, “cerrado *sensu lato*” para designar o conjunto de fisionomias vegetais do Cerrado e “cerrado *sensu stricto*” em referência à fisionomia savânica do Cerrado com maior densidade arbórea-arbustiva.

O Cerrado predomina de maneira contínua no Planalto Central do Brasil, ocorrendo também em manchas distribuídas na Amazônia, na Caatinga, no Pantanal e na Mata Atlântica (COUTINHO, 1978), além de se estender para áreas da Bolívia e do Paraguai (BORGHETTI et al., 2023). O território original, antes da sua degradação pós-colonial em larga escala, ocupava aproximadamente 2 milhões de km<sup>2</sup> (DURIGAN et al., 2003a; KLINK; MACHADO, 2005). Em 2017, somente 1,12 milhão de km<sup>2</sup> (55% da área original do Cerrado) ainda estavam cobertos por vegetação nativa (ALENCAR et al., 2020) e até 2019 o número de fragmentos aumentou em 20% (POMPEU; ASSIS; OMETTO, 2024). O bioma é um hotspot global de biodiversidade, considerando sua biodiversidade ímpar entre as savanas do planeta e as crescentes ameaças que ela vem sofrendo (MYERS et al., 2000). A degradação da vegetação do Cerrado tornou-se muito mais acentuada a partir da década de 70, quando a expansão da fronteira agropecuária se iniciou, promovendo a substituição da flora nativa por espécies exóticas em várias regiões (COSTA-SANTOS et al., 2020).

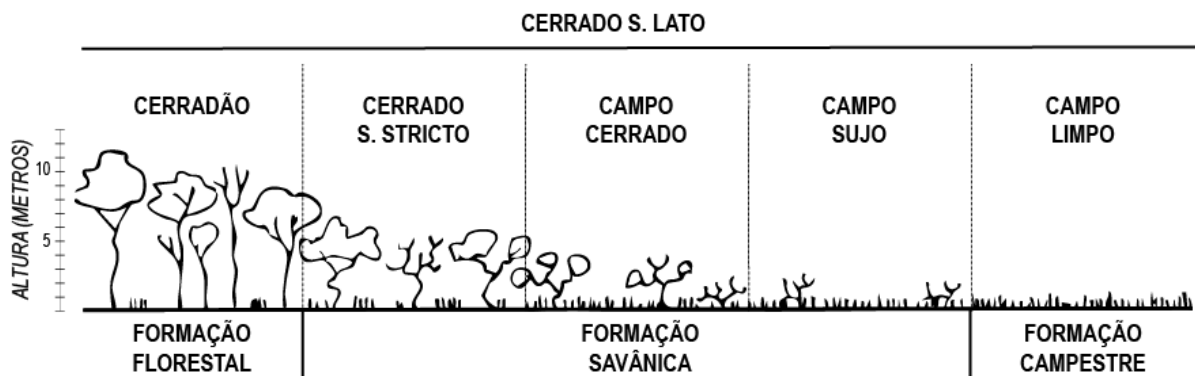
Estima-se que a área do Cerrado ocupava uma porção muito maior do território brasileiro e há sugestões de que o bioma existia em uma forma prototípica no Cretáceo, antes da separação da África e da América do Sul (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Durante o Pleistoceno, houve uma dinâmica marcada pela expansão das savanas e contração da floresta amazônica durante os períodos de glaciação, e o movimento inverso – contração das savanas e expansão da Amazônia – nos períodos interglaciais. Essa alternância nos padrões de distribuição, aliada à idade do Cerrado, provavelmente contribuiu para a evolução de sua rica biodiversidade (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997; SIMON et al., 2009; SIMON; PENNINGTON, 2012).

A região geográfica do Cerrado apresenta uma variação considerável de condições ambientais, ocupando mais de 20° de latitude e uma faixa de altitude desde o nível do mar até 1800 m (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Dependendo da região, a precipitação anual média varia de 800 a 2.000 mm, com uma estação seca marcante de abril a setembro (FURLEY; RATTER, 1988;

RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). As temperaturas médias variam entre 18 e 28°C (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Os solos do Cerrado são distróficos e ácidos, possuem baixa capacidade de troca catiônica e apresentam uma alta saturação de alumínio, havendo um predomínio considerável de Latossolos Vermelhos (COUTINHO, 1978, 1990; RATTER; FURLEY; RATTER, 1988; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997).

O Cerrado é mais facilmente caracterizado por sua flora e por suas fitofisionomias do que por sua fauna (COUTINHO, 1990). Apesar disso, a flora do Cerrado suporta uma grande variedade de animais, especialmente de aves (FURLEY; RATTER, 1988). Coutinho (1978) define a vegetação do Cerrado, o cerrado *sensu lato*, como um complexo de formações Oreádicas, em referência à província florística “Oreades” – que ocupa o Brasil central – proposta por Martius em sua obra “*Flora Braziliensis*”. As fitofisionomias do cerrado *sensu lato* variam de florestas esclerofíticas (cerradões) a campos tropicais (campos limpos), sendo as fitofisionomias savânicas intermediárias (cerrado *sensu stricto*, campo cerrado e campo sujo) ecótonos entre esses dois extremos (Figura 2). Dois componentes fisionômicos principais podem ser identificados nas paisagens savânicas do Cerrado: um estrato lenhoso e um estrato herbáceo. O estrato lenhoso consiste numa comunidade de árvores e arbustos com morfologia característica das plantas de savanas (e.g. troncos tortuosos, com uma camada suberosa espessa e folhas esclerófilas), com notável diversidade de espécies das famílias Fabaceae, Malpighiaceae, Myrtaceae, Melastomataceae e Rubiaceae (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Já o estrato herbáceo é representado por uma comunidade muito diversa de graminóides, herbáceas não-graminóides e árvores subterrâneas que alcançam até 60 cm de altura, mais representadas pelas famílias Poaceae, Fabaceae, Asteraceae, Myrtaceae e Rubiaceae em termos de número de espécies (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). A maioria das plantas tanto do estrato herbáceo quanto do estrato lenhoso são heliófilas, o que indica que a ocorrência do estrato lenhoso cria condições adversas para o crescimento do estrato herbáceo (COUTINHO, 1978). Na sombra, as herbáceas estiolam-se, tornando-se presas fáceis (COUTINHO, 1978). Há, portanto, um gradiente inversamente proporcional de biomassa e riqueza de espécies entre a vegetação herbáceo-subarbusciva do campo sujo e a arbóreo-arbusciva do cerradão (COUTINHO 1978).

**Figura 2** – Gradiente fisionômico do cerrado *sensu lato*. Esquema ilustrando a variação das fitofisionomias do bioma, desde as formações florestais (cerradão) até as campestres (campo limpo). As formações savânicas (cerrado *sensu stricto*, campo cerrado e campo sujo) representam ecótonos intermediários entre os dois extremos. À esquerda está representada a escala de altura da vegetação.



Fonte: Adaptado de Coutinho (1978, 1990). Organizado pelo autor.

A frequência de fogo é talvez o principal fator determinante na distribuição desses tipos fisionômicos (COUTINHO 1990). Áreas recentemente queimadas possuem um estrato herbáceo mais desenvolvido e com baixa densidade de árvores e arbustos, enquanto áreas com longos intervalos de queima permitem mais tempo para o crescimento do estrato lenhoso (ABREU et al., 2017; COUTINHO, 1990). Condições edáficas extremas (e.g. acidez extrema, saturação de alumínio, baixa disponibilidade de nutrientes, solos pouco profundos etc.) também podem determinar a predominância das fisionomias campestres em determinadas áreas (COUTINHO, 1990; FURLEY; RATTER, 1988).

Assim como qualquer savana, o Cerrado é um bioma dependente de fogo (HARDESTY; MYERS; FULKS, 2005; PIVELLO, 2011). Incêndios naturais ocorrem principalmente por conta da incidência de raios na vegetação durante a estação chuvosa (RAMOS-NETO; PIVELLO, 2000). No entanto, a grande maioria dos incêndios que ocorrem no Cerrado é causada por humanos (PIVELLO, 2011; PIVELLO et al. 2021). Os principais mecanismos de resistência da vegetação ao fogo são aqueles que garantem proteção das plantas contra as altas temperaturas do ar e dos primeiros centímetros do solo quando há fogo (CHIMINAZZO et al., 2021, 2023; COUTINHO, 1990; FURLEY; RATTER, 1988; KOBZIAR et al., 2024). O estrato herbáceo porta uma grande diversidade de estruturas subterrâneas (e.g. bulbos, xilopódios, rizomas) que escapam às temperaturas destrutivas do fogo por meio do isolamento térmico do solo oferecido pela sua camada superficial (BOMBO; APPEZZATO-DA-GLÓRIA; FIDELIS, 2022; COUTINHO, 1990; FURLEY; RATTER,

1988; HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2005; PIVELLO, 2011). Já as adaptações do estrato lenhoso consistem na suberização acentuada dos troncos e galhos e proteção das gemas apicais com catafilos (CHIMINAZZO et al. 2021, 2023; COUTINHO, 1990; PIVELLO, 2011). Supõe-se que essas adaptações pirofiticas típicas da vegetação do Cerrado tenham se originado *in situ*, ao invés de terem sido propagadas por linhagens já adaptadas ao fogo antes do surgimento do Cerrado (PIVELLO, 2011; SIMON et al., 2009; SIMON; PENNINGTON, 2012).

Apesar de ser bem representado em territórios mais centrais do Brasil, uma parte do Cerrado se estende sobre o estado de São Paulo, onde frequentemente forma zonas ecotonais com a Mata Atlântica (DURIGAN et al. 2003a). Estima-se que 14% do território do estado de São Paulo fosse coberto por vegetação de Cerrado no início do século XX, chegando no século XXI com quase toda a sua área original degradada, com apenas 7% remanescente em pequenos fragmentos isolados (DURIGAN et al. 2003b). Essa devastação foi principalmente conduzida pelo setor agropecuário, sobretudo para o cultivo de cana-de-açúcar, pinheiros, eucaliptos, cítricos e para a formação de pastos de gramíneas africanas (DURIGAN et al., 2003a). Fisionomias campestres e savânicas com baixa densidade arbórea predominam na porção centro-leste do estado de São Paulo, enquanto na porção centro-oeste predominam as fisionomias florestais (cerradão e ecótono cerrado *sensu lato*/floresta) (DURIGAN et al. 2003b). Apesar das fitofisionomias do cerrado *sensu lato* estarem perfeitamente representadas na vegetação de Cerrado no estado de São Paulo, a sua flora varia significativamente quando comparada à das regiões mais centrais do Brasil (DURIGAN et al. 2003b).

### 1.3 Gramíneas africanas no Cerrado

A introdução de algumas espécies de gramíneas africanas no Brasil data do início da colonização, como resultado do comércio português de africanos escravizados. Lopes et al. (2023) mencionaram que *Melinis minutiflora* e *Hyparrhenia rufa* foram introduzidas como material de cama em navios de pessoas escravizadas no século XVIII. Porém a invasão de gramíneas africanas – e de diversas espécies de plantas exóticas no Cerrado – está mais fortemente associada ao desenvolvimento da indústria agropecuária (DURIGAN; SIQUEIRA; FRANCO, 2007; LOPES et al. 2023) e da silvicultura (DURIGAN et al., 2020). Nas últimas

décadas, a pecuária extensiva se direcionou para a exportação em larga escala, e a vegetação nativa passou a ser removida e substituída por gramíneas africanas altamente produtivas (PIVELLO, 2011). Introduzidas com fins de forrageamento para criação de gado, têm tido sucesso na invasão do Cerrado por ocorrerem em latitudes concorrentes e, logo, possuem adaptações a distúrbios como o fogo e estresses como a seca prolongada (DAMASCENO et al. 2018; DAMASCENO; FIDELIS, 2020, 2023; DURIGAN; SIQUEIRA; FRANCO, 2007; KLINK, 1996; XAVIER; LEITE; SILVA-MATTOS, 2016).

*Urochloa* spp. corresponde a um dos gêneros de gramínea invasora com maior importância ecológica. São registradas mais de 100 espécies de *Urochloa* distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais do globo, sendo este o gênero mais diverso da subtribo Melinidinae, contida na tribo Paniceae, subfamília Panicoideae (DIAMANTE et al., 2019). As espécies de *Urochloa* são invasoras significativas no Cerrado (PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999; KORTZ; MAGURRAN, 2019; KORTZ et al., 2023), sendo reconhecidas por sua natureza invasiva agressiva, dominando grandes áreas do bioma (LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019). Embora estudos pontuais identifiquem mecanismos específicos associados ao sucesso de *Urochloa* spp. no Cerrado – como alelopatia (GORGONE-BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008), resposta adaptativa ao fogo (DAMASCENO; FIDELIS, 2020) e plasticidade fisiológica a estresses abióticos (SANTOS et al., 2013) –, os processos ecológicos integrados que explicam sua dominância nesse bioma permanecem insuficientemente explorados (DANTAS-JUNIOR; MUSSO; MIRANDA, 2018). Tem sido demonstrado como essas espécies influenciam o comportamento dos ciclos de fogo na savana tropical, indicando seu impacto ecológico no bioma em função da sua alta adaptabilidade aos ambientes com distúrbio (DAMASCENO et al., 2018; GORGONE-BARBOSA et al., 2015; GORGONE-BARBOSA et al., 2020). Por exemplo, *Urochloa decumbens* apresenta uma maior colonização micorrízica em áreas degradadas do Cerrado em comparação com as espécies nativas, o que favorece sua dominância pós distúrbios (LEITE; CASSIOLATO; LANNES, 2019).

Outro gênero com representantes invasores no Cerrado é *Melinis* spp. Apesar de serem reconhecidas 12 espécies para o gênero, apenas duas foram introduzidas no Brasil: *Melinis minutiflora* e *Melinis repens*. *Melinis minutiflora* é conhecida por formar coberturas densas nas áreas que invade, o que modifica ciclos de nutrientes

– especialmente do nitrogênio (RIBEIRO et al. 2017) –, a disponibilidade de espaço e luz, e os regimes de fogo (DAMASCENO; FIDELIS, 2020), substituindo espécies nativas do estrato herbáceo (DAMASCENO et al., 2018; ROSSI et al., 2014). *Melinis repens* foi introduzida em vários países da América, tanto para fins forrageamento de ovinos e equinos (GUGLIERI; CAPORAL; SCIAMARELLI, 2009), quanto para uso ornamental (STOKES et al., 2011). Embora haja poucos estudos sobre efeitos da invasão de *Melinis repens* no Cerrado, estudos de morfologia demonstram um alto potencial de pressão de propágulos – quando infesta determinadas áreas, pode formar camadas densas de sementes na superfície do solo (STOKES et al., 2011).

Outra espécie africana bem difundida no Cerrado é *Megathyrsus maximus*, uma gramínea de grande porte, frequentemente atingindo mais de 1,5 m de altura (RHODES et al., 2022). A altura dos organismos dessa espécie e sua alta cobertura foliar são fatores muito influentes no seu sucesso em excluir as espécies nativas por competição por luz (RHODES et al., 2022). Assim como as outras espécies destacadas, ao invadir áreas do Cerrado, *Megathyrsus maximus* altera a estrutura das comunidades vegetais e promove a extinção local de espécies nativas por competição, alteração de regimes de fogo e até mesmo perturbação de fauna associada (RHODES et al. 2021). Além disso, o alto acúmulo de biomassa intensifica os regimes de fogo, favorecendo a dominância de *Megathyrsus maximus* pós incêndios, uma vez que a espécie demonstra boa resistência ao fogo se suas raízes não são queimadas (RHODES et al. 2021).

Muitas invasoras colonizam os ambientes aproveitando-se do efeito de borda. Em muitas unidades de conservação de áreas do Cerrado, aceiros – barreiras artificiais para o controle do fogo durante o manejo – e estradas de terra tendem a ser os locais com maior abundância de espécies invasoras. Isso ocorre porque essas modificações de paisagem, apesar de fundamentais para a gestão de áreas protegidas, criam zonas contínuas com efeito de borda que favorecem o estabelecimento de espécies exóticas invasoras (SHINNEMAN et al., 2019; SHIRI; MLAMBO; MUTUNGWAZI, 2023). Esse efeito tem sido descrito em diferentes tipos de vegetação, incluindo florestas e savanas (FERNANDES et al., 2015; SHIRI; MLAMBO; MUTUNGWAZI, 2023). Nessas bordas, espécies invasoras podem se estabelecer tanto por dispersão passiva por veículos e equipamentos (via *stowaway*) quanto pela dispersão autônoma (*unaided*), favorecida pelas condições microambientais alteradas nas bordas (VALLET et al., 2010; BARBOSA et al., 2010).

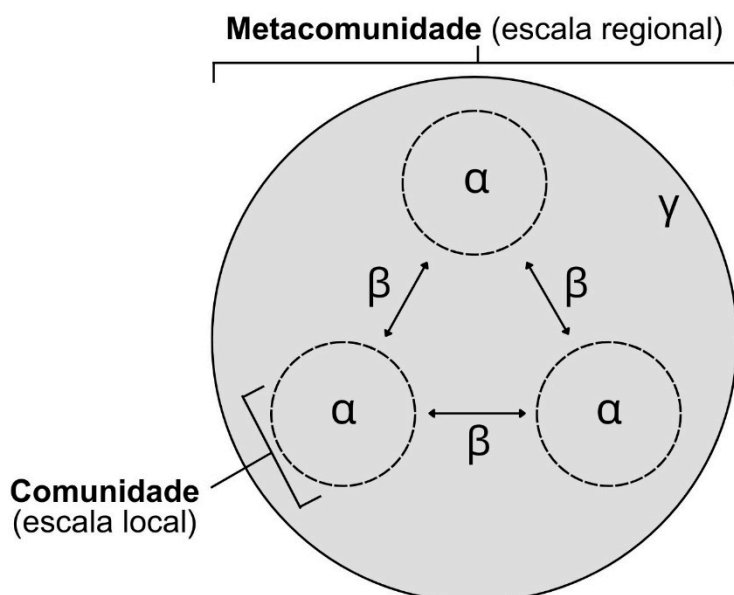
No Cerrado, a presença de gramíneas africanas invasoras é capaz de modificar diferentes atributos estruturais das comunidades nativas (*i.e.* abundância, dominância e cobertura de nativas, DAMASCENO et al., 2018; DAMASCENO; FIDELIS, 2023; DEZOTTI et al., 2024). Além disso, os efeitos da invasão combinam-se com outras ameaças ao bioma, como a alteração nos regimes de fogo, produzindo danos ainda maiores para as comunidades nativas (DEZOTTI et al., 2024). Uma das consequências possíveis de invasões biológicas na montagem de comunidades nativas é a alteração na distribuição espacial não-aleatória de espécies (*i.e.* diversidade beta, DEZOTTI et al., 2024; MUTHUKRISHNAN; LARKIN, 2020). Diferentes comunidades distribuídas em um mesmo habitat invadido podem se tornar cada vez mais distintas (aumento da dissimilaridade) ou semelhantes (homogeneização biótica) entre si, no que se refere à composição de espécies. Alguns estudos sugerem que a determinação da diversidade beta em um ecossistema invadido pode explicitar a natureza inter-escala deste processo de forma mais detalhada (CHEN et al., 2010; ZARDETTO; SIQUEIRA, 2024; MORI; ISBELL; SEIDL, 2018). Efeitos das invasões biológicas no Cerrado podem ser caracterizados pela descrição das mudanças na diversidade beta, desde que avaliadas as mudanças em outros aspectos da estrutura das comunidades (*i.e.* abundância e riqueza) a fim de compreender quais aspectos da estrutura das comunidades estão sendo alterados (DEZOTTI et al., 2024).

#### **1.4 Três componentes da diversidade**

Whittaker (1960) divide a diversidade biológica de comunidades em três componentes de acordo com a escala espacial tratada: um componente local (diversidade alfa), um componente entre locais (diversidade beta) e um componente regional (diversidade gama). Essa classificação está ilustrada na Figura 3.

A diversidade alfa ( $\alpha$ ) representa a diversidade dentro de uma comunidade local, podendo ser expressa tanto pela riqueza de espécies – isto é, o número de espécies presentes – quanto por outros índices como os de abundância relativa. No artigo de Whittaker (1960), a medida oficialmente designada para a determinação de  $\alpha$  é a riqueza de espécies, padronizada pelo índice de Fisher. Em todos os casos, trata-se de uma medida localizada, válida para uma unidade amostral específica.

**Figura 3** – Representação esquemática dos componentes da diversidade de Whittaker (1960). Cada círculo pontilhado representa uma comunidade (escala local), cuja diversidade interna é a diversidade alfa ( $\alpha$ ). As setas entre as comunidades indicam a diversidade beta ( $\beta$ ), que expressa a variação composicional entre elas. O círculo maior representa a metacomunidade (escala regional), cuja diversidade total é a diversidade gama ( $\gamma$ ).

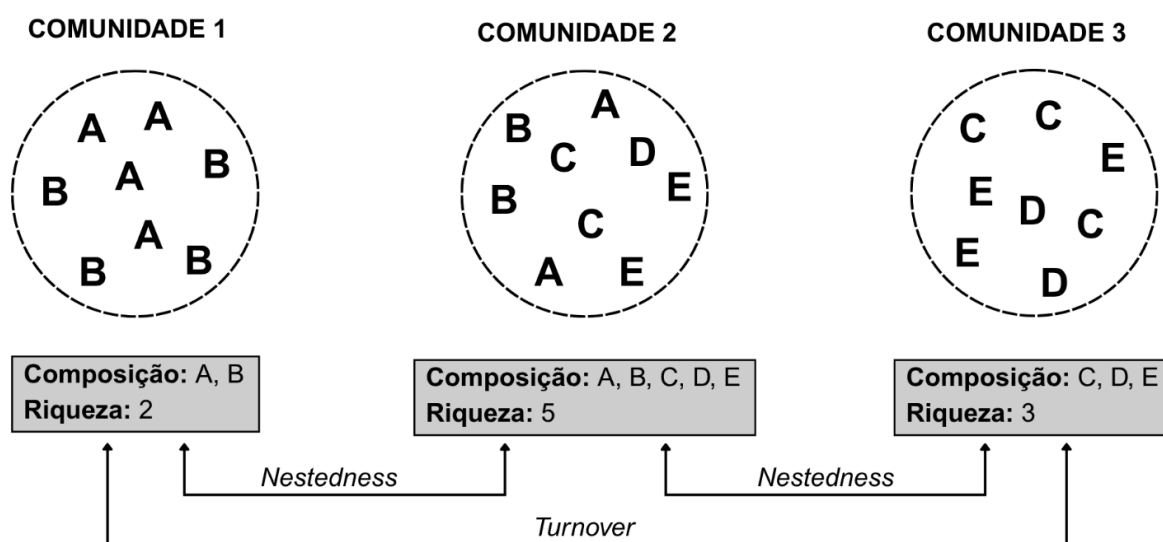


Fonte: Elaborado pelo autor.

A diversidade beta ( $\beta$ ) é definida por Whittaker (1960, p. 320) como “a extensão da mudança na composição da comunidade, ou o grau de diferenciação da comunidade, em relação a um gradiente complexo de ambientes, ou um padrão de ambientes”. Em termos práticos,  $\beta$  exprime o quão diferentes são, entre si, duas ou mais comunidades locais. De acordo com Baselga (2010), há duas abordagens principais para quantificar a diversidade beta. A primeira – a diversidade proporcional – é definida pela relação  $\beta = \frac{\gamma}{\alpha}$ , sendo  $\alpha$  o valor de diversidade para uma comunidade local e  $\gamma$  o valor de diversidade resultante da mescla um conjunto de comunidades individuais amostradas (WHITTAKER, 1960). A segunda – diversidade por diferenciação – consiste em considerar  $\beta$  como uma medida direta de similaridade entre comunidades, adaptando a expressão anterior para comparar duas unidades amostrais ( $n = 2$ ) por vez (BASELGA, 2010). A diversidade por diferenciação pode ser subdividida em dois componentes: substituição (*turnover*) – troca das espécies existentes em uma comunidade por outras – e aninhamento (*nestedness*) – redução na riqueza de espécies entre uma comunidade e outra (Figura 4, HARRISON; ROSS; LAWTON, 1992; LENNON et al., 2001; BASELGA,

2010; MATTHEWS et al., 2019; WANG et al., 2011; WEN et al., 2024). Mudanças nos padrões de diversidade beta por diferenciação podem refletir processos que governam a montagem das comunidades, como limitações de dispersão ou interações bióticas (TORRES; PARRA; MORENO, 2022).

**Figura 4** – Representação dos componentes da diversidade beta a partir da comparação entre três comunidades diferentes. As comunidades estão representadas por círculos pontilhados, enquanto as suas espécies são representadas por letras. Abaixo de cada comunidade, estão indicadas suas composições e seus valores de riqueza. A Comunidade 2 possui maior riqueza e contém todas as espécies encontradas nas Comunidades 1 e 3, caracterizando aninhamento (*nestedness*) entre 2–1 e 2–3. As Comunidades 1 e 3 possuem diferentes composições, caracterizando substituição (*turnover*) completa das espécies entre elas.



Fonte: Elaborado pelo autor.

A expressão  $\beta = \frac{\gamma}{\alpha}$  pode ser reorganizada para definir o componente regional da diversidade ( $\gamma$ ):  $\gamma = \alpha \times \beta$ . A diversidade gama ( $\gamma$ ), matematicamente o produto entre  $\alpha$  e  $\beta$ , consiste na diversidade total de uma região, incluindo todas as comunidades amostradas. Tanto a diversidade de espécies em cada comunidade quanto a diferença entre elas determinam o valor de diversidade regional.

### 1.5 Causas de variação na diversidade

Ecólogos historicamente enfrentaram dificuldades em formular teorias abrangentes capazes de identificar as causas da variação na diversidade das

comunidades, dada a multiplicidade de modelos existentes (PALMER, 1994; VELLEND, 2010, 2016). Abordagens mais recentes alinham-se à teoria unificada de Vellend (2010), que organiza os determinantes da composição e diversidade de espécies em quatro processos fundamentais: (1) seleção de nicho, (2) deriva ecológica, (3) especiação e (4) dispersão. Estes, por sua vez, são análogos aos quatro processos fundamentais da genética de populações (seleção natural, deriva genética, mutação e fluxo gênico, respectivamente) (VELLEND, 2010). Os quatro processos atuam juntos, mas a detecção dos seus efeitos depende do fenômeno estudado, da abordagem adotada e da escala espaço-temporal de análise (VELLEND, 2010). Por exemplo, os efeitos de especiação podem levar muito mais tempo para tornarem-se detectáveis em uma comunidade do que efeitos de dispersão.

A dispersão — o movimento dos organismos através do espaço — é um determinante crucial da montagem das comunidades quando diferentes escalas são consideradas (VELLEND, 2010). De acordo com Vellend (2010), as consequências da dispersão numa dada comunidade só podem ser compreendidas quando relacionadas a outros processos, particularmente à seleção e à deriva. Ron, Fragman-Sapir e Kadmon (2018) argumentam que a dispersão, por conectar comunidades locais de uma mesma região, favorece os efeitos de seleção de nicho por aumentar o tamanho efetivo da comunidade. Já a especiação, processo de geração de novas espécies, corresponde à fonte de diversidade biológica e atua sob escalas de tempo e espaço muito mais amplas (SIQUEIRA, et al. 2020; VELLEND 2010).

A seleção, no contexto da ecologia de comunidades, refere-se às diferenças determinísticas de aptidão (*fitness*) entre espécies, moduladas por fatores bióticos e abióticos (VELLEND, 2010, 2016). O fenótipo que está sob seleção é simplesmente a identidade da espécie, ao invés de uma característica em um indivíduo de uma espécie, como no caso da seleção a nível populacional (VELLEND, 2010). A seleção de nicho pode, a depender da heterogeneidade ambiental, produzir aumento ou redução da diversidade beta. Quando há expressiva variação ambiental entre comunidades, a seleção pode aumentar o valor de  $\beta$ , já que a diversidade de nichos pode favorecer uma mesma espécie em algumas comunidades e prejudicá-la em outras (ZARDETTO; SIQUEIRA, 2024). Em contrapartida, nos ambientes pouco heterogêneos — onde há presença de muitas espécies generalistas, ou de espécies

favorecidas em baixa densidade populacional — a seleção pode reduzir o valor de  $\beta$  (GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022; VELLEND, 2010).

A deriva ecológica compreende as flutuações estocásticas nas abundâncias das espécies, impulsionadas por eventos aleatórios de nascimento, morte e reprodução, especialmente em comunidades com tamanho limitado. Vellend (2010) argumenta que quanto menor for o tamanho de uma comunidade, maior a taxa com a qual uma espécie tende à dominância absoluta, ou à extinção local (*i.e.*, o efeito da deriva aumenta à medida que diminui o tamanho da comunidade). Gilbert e Levine (2017), em experimentos controlados com as mesmas espécies de plantas em diferentes comunidades, demonstram que a deriva pode, de fato, atuar mais intensamente em comunidades pequenas ou fragmentadas. Foram observados dois efeitos da deriva ecológica nessas comunidades: (1) a redução na diversidade alfa – devido ao aumento das taxas de extinção local; e (2) o aumento da diversidade beta – uma vez que, por efeito da deriva, diferentes espécies se extinguem em cada comunidade, aumentando a diferença entre elas por *turnover* (GILBERT; LEVINE, 2017). Vellend (2010) sugere que distúrbios no ecossistema podem aumentar a importância da deriva como fator determinante para a montagem das comunidades devido à diminuição no seu tamanho. Siqueira et al. (2020) sugerem que a redução do tamanho das comunidades devido a pressões direta e indiretamente causadas pelo homem pode torná-las mais vulneráveis a condições imprevisíveis.

## **2 OBJETIVO E HIPÓTESES**

### **2.1 Objetivo**

O objetivo deste trabalho foi investigar a variação da diversidade beta entre comunidades herbáceas nativas do Cerrado em função de diferentes graus de invasão por gramíneas africanas. Por conta da possível influência do efeito de borda na montagem das comunidades, testamos também dois tratamentos distintos (borda e interior) sobre a diversidade beta a fim de detectar sua influência nos resultados. Para garantir maior detalhe exploratório na análise, também calculamos os efeitos da abundância de invasoras nos outros componentes da diversidade (alfa e gama) e na abundância de espécies nativas.

### **2.2 Hipóteses**

Testamos a hipótese de que a invasão por gramíneas africanas leva à redução da diversidade beta entre comunidades de herbáceas nativas do Cerrado ( $H_A$ ), promovendo a homogeneização biótica à medida que a abundância das espécies invasoras aumenta. Esse padrão poderia ser explicado pela presença de pressões seletivas impostas pelas invasoras, que favoreceriam um conjunto restrito de espécies nativas mais tolerantes, reduzindo a diversidade entre comunidades.

Consideramos, como hipótese nula ( $H_0$ ), que a invasão por gramíneas africanas não exerce influência significativa sobre a diversidade beta das comunidades herbáceas nativas.

### 3 METODOLOGIA

#### 3.1 Áreas de estudo

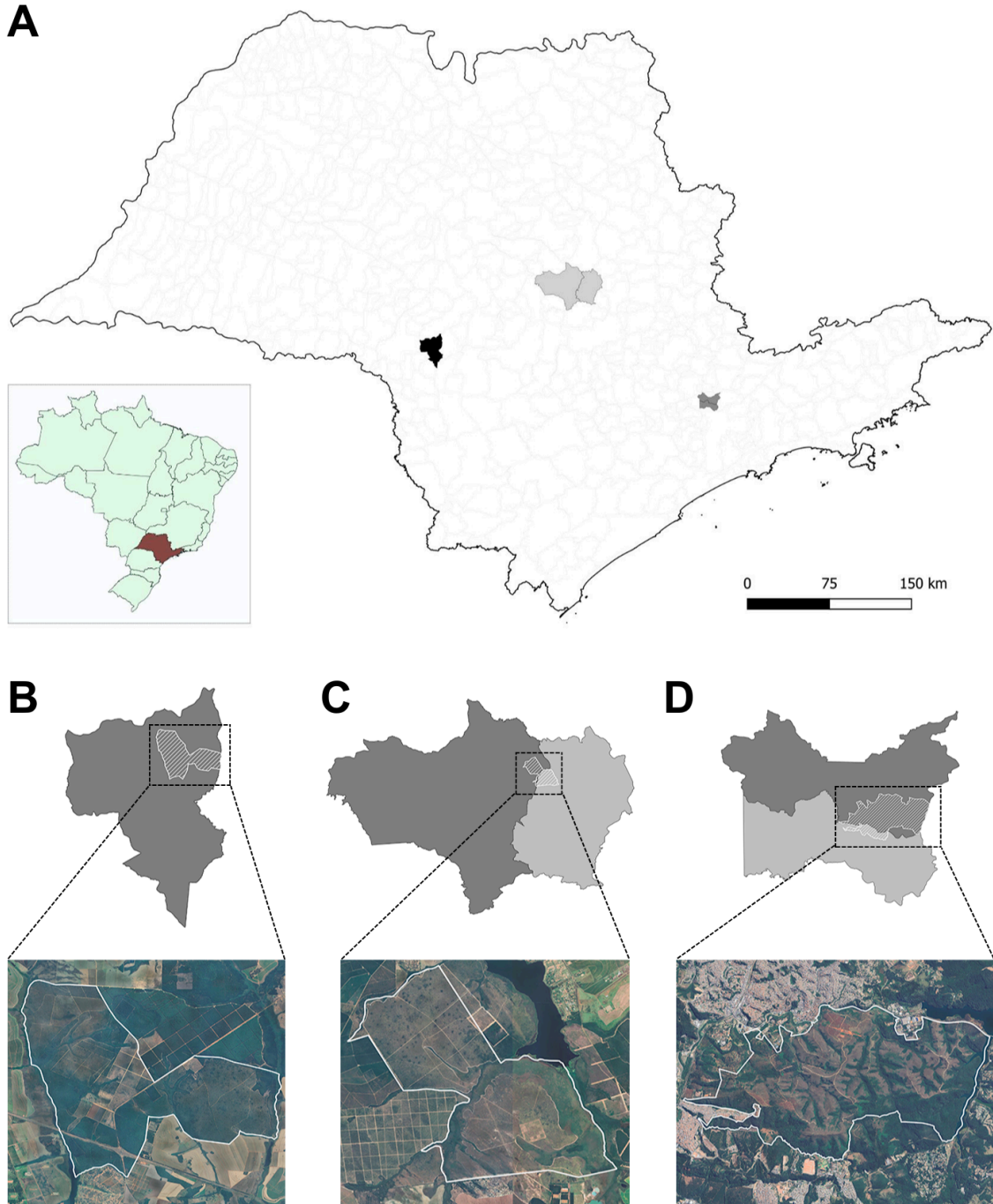
Selecionamos três diferentes Unidades de Conservação (UCs) na região central do Estado de São Paulo para a coleta de dados amostrais. Todas estão enquadradas na categoria de UC de Proteção Integral, conforme o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza (SNUC) (BRASIL, 2000). São elas: (1) a Estação Ecológica de Santa Bárbara (EESB); (2) a Estação Ecológica de Itirapina (EEI); e (3) o Parque Estadual do Juquery (PEJ). A escolha de três áreas de estudo permitiu uma análise menos sensível às especificidades das diversidades regionais e locais de cada UC estudada. A Tabela 1 exhibe as principais características das áreas de estudo. Os municípios que abrangem essas UCs estão destacados na Figura 5. A Figura 6 mostra paisagens preservadas e invadidas em cada UC, destacando as espécies invasoras adensadas nas áreas invadidas.

**Tabela 1** – Caracterização das UCs amostradas.

	<b>EESB</b>	<b>EEI</b>	<b>PEJ</b>
<b>Tipo de UC</b>	Proteção Integral (Estação Ecológica)	Proteção Integral (Estação Ecológica)	Proteção Integral (Parque Estadual)
<b>Coordenadas da Sede</b>	22°48'59" S; 49°14'12" W	22°14'58" S; 47°49'33" W	23°20'05" S; 46°41'15" W
<b>Ano de Criação</b>	1984	1984	1993
<b>Área total (ha)</b>	2.712	2.300	1.955,52
<b>Clima (classificação de Köppen)</b>	<i>Cwa – clima quente e úmido com inverno seco</i>	<i>Cwa – clima quente e úmido com inverno seco</i>	<i>Cf – clima temperado e úmido sem estação seca definida</i>
<b>Solo predominante</b>	<i>Gleissolos Háplicos</i>	<i>Neossolo Quartzarênico e Gleissolo</i>	<i>Argissolo Vermelho-Amarelo</i>

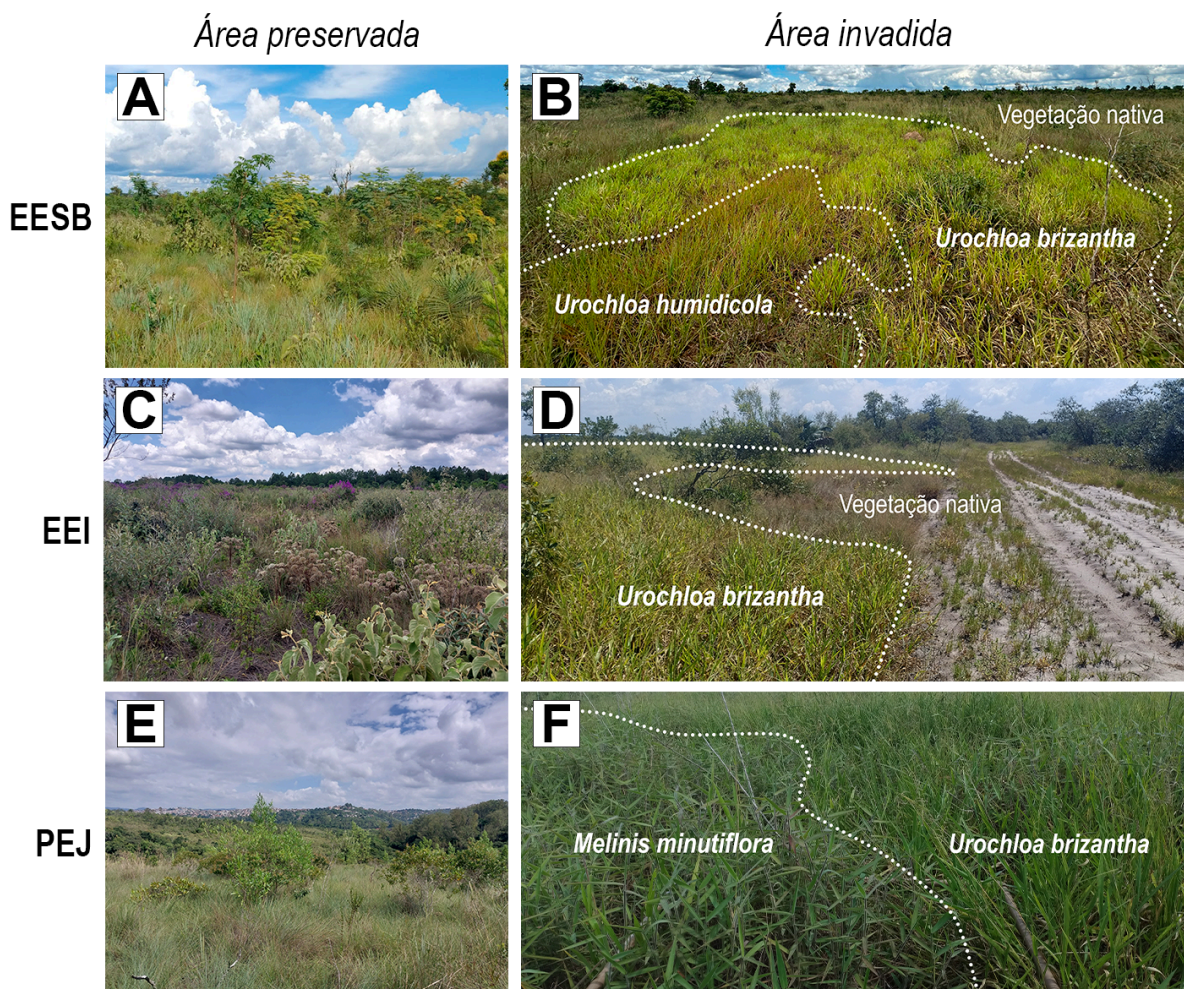
Fonte: Baitello et al. (2013), Durigan e Melo (2011), Reis e Zanchetta (2006), São Paulo (1984, 1993, 1999). Organizado pelo autor.

**Figura 5** – Localização e ortofotos das UCs estudadas. (A) Localização no estado de São Paulo dos municípios que abrangem as UCs: EESB (Águas de Santa Bárbara, em preto), EEI (Brotas e Itirapina, em cinza claro) e PEJ (Franco da Rocha e Caieiras, em cinza escuro); no canto inferior esquerdo, a localização do estado de São Paulo no território brasileiro. (B–D) Mapas dos municípios onde se localizam as UCs, com áreas destacadas em branco; abaixo, ortofotos com destaque em branco para os limites das UCs: (B) EESB, (C) EEI (Brotas em cinza escuro, Itirapina em cinza claro) e (D) PEJ (Franco da Rocha em cinza escuro, Caieiras em cinza claro).



Fonte: Elaborado pelo autor.

**Figura 6** – Paisagens preservadas e invadidas nas UCs estudadas. (A, B) Áreas da EESB; (C, D) Áreas da EEI; (E, F) Áreas do PEJ. (A, C, E) Áreas preservadas. (B, D, F) Áreas invadidas; contornos tracejados em branco indicam limites entre manchas de espécies invasoras e a comunidade nativa.



Fonte: Elaborado pelo autor.

### 3.1.1 Estação Ecológica de Santa Bárbara (EESB)

A EESB surge a partir de uma área desmembrada da Floresta Estadual de Águas de Santa Bárbara, a partir do Decreto Estadual nº. 22.337, de 07/06/1984 (SÃO PAULO, 1984). Parte de sua área integra antigas terras da Fazenda Santana, anteriormente utilizadas para pecuária extensiva (DURIGAN; MELO, 2011). A área da UC possui relevo de colinas amplas, com altitude variando entre 600 e 800 m (DURIGAN; MELO, 2011). A UC está inserida em uma região com estação chuvosa de dezembro a fevereiro, com temperatura média do mês mais frio inferior a 18 °C e do mês mais quente superior a 22 °C, e precipitação anual variando entre 1.000 e

1.300 mm (DURIGAN; MELO, 2011). Na EESB predominam os Latossolos Vermelhos (LVs), especialmente os Gleissolos Háplicos (DURIGAN; MELO, 2011).

Segundo o plano de manejo, elaborado por Durigan e Melo (2011), as principais fitofisionomias encontradas na região da EESB são as de cerrado *sensu lato*, com alguns fragmentos de florestas em áreas de preservação permanente. A escolha da área da EESB deve-se, além da ocorrência das fitofisionomias escolhidas para este estudo, à presença consolidada de gramíneas exóticas (Figura 6B). Até 2013, por exemplo, havia uma ocupação de cerca de 14,8 hectares da unidade apenas de *Urochloa brizantha*, referida como *Urochloa decumbens* por Durigan e Melo (2011). Essas áreas foram mantidas como pastagem mesmo após a criação da EESB, em 1984, e seguem sob interferência antrópica periódica com o objetivo de contenção da vegetação. O histórico de uso agropecuário anterior à implementação da unidade de conservação contribuiu para a introdução e o estabelecimento dessas gramíneas, que hoje atuam como invasoras, suprimindo o estrato herbáceo nativo e alterando profundamente a estrutura e a composição florística do ecossistema.

### 3.1.2 Estação Ecológica de Itirapina (EEI)

A EEI foi criada sobre uma área desafetada da Estação Experimental de Itirapina em 1984, através do Decreto Estadual n.º 22.335 07/06/84 (SÃO PAULO, 1984). De acordo com o plano de manejo da EEI, organizado por Reis e Zanchetta (2006), a altitude no interior da UC varia de 710 a 830 metros, com predominância de altitudes mais baixas de até 740 m. O local apresenta uma precipitação anual média de 1459 mm, apresentando um padrão de chuvas concentradas no período chuvoso, que vai de outubro a março. A temperatura média anual é de 21,9 °C, sendo que os meses mais quentes apresentam médias acima de 22 °C. Os solos predominantes são os Latossolos Vermelhos (LVs), sobretudo o Neossolo Quartzarênico e o Gleissolo.

A vegetação é composta por dois grupos fitofisionômicos principais: um que ocorre em terrenos bem drenados, onde há predomínio de expressões fitofisionômicas características do cerrado *sensu lato*, e outro associado a áreas úmidas, onde predominam florestas de galeria, florestas paludosas e campos úmidos (REIS; ZANCHETTA, 2006). A maior parte da área (cerca de 94%) é coberta

por fisionomias abertas, como campo úmido, campo cerrado, campo sujo e campo limpo, complementadas por fragmentos de cerrado *sensu stricto* e florestas ribeirinhas. A escolha dessa área foi devida, principalmente, ao seu histórico de invasão por gramíneas africanas (Figura 6D), além da diversidade de fitofisionomias savânicas e campestres – como campo limpo, campo sujo e campo cerrado – lá encontradas.

### 3.1.3 Parque Estadual do Juquery (PEJ)

A criação do PEJ foi instituída pela conversão do terreno da Fazenda Juquery – terra de domínio público, até então pertencente ao Hospital de Franco da Rocha (SP) – em Unidade de Proteção Integral a partir do Decreto Estadual nº 36.859 de 05/06/1993 (SÃO PAULO, 1993). As temperaturas médias da região variam entre 19 e 21°C, e dados pluviométricos dos Municípios de Franco da Rocha e Mairiporã, cidade que faz fronteira com os limites do PEJ, revelam uma precipitação de 1.200 a 2.000 mm/ano. A estação seca está entre os meses de abril e agosto. A área que integra o Cerrado do PEJ difere em características geomorfológicas e pedológicas que normalmente se encontram nas demais áreas de Cerrado do Planalto Paulista, que possuem terrenos planos e solos empobrecidos (FURLEY; RATTER, 1988), como é o caso das outras duas UCs abarcadas neste estudo (EESB e EEI). Predomina, no PEJ, o Argissolo Vermelho-Amarelo (BAITELLO et al., 2013).

Os limites do parque sobrepõem uma zona de tensão ecológica em uma região de floresta ombrófila densa do Planalto Atlântico, com manchas de formações de Cerrado provavelmente remanescentes das mudanças paleoclimáticas e paleoecológicas ocorridas durante período Quartenário (Figura 5D, BAITELLO et al., 2013). O Cerrado predomina sobre as formações florestais ombrófilas, sendo a maioria das fitofisionomias encontradas campo sujo e campo cerrado, não havendo formações de cerradão e cerrado *sensu stricto* (BAITELLO et al. 2013). No PEJ, há registros de invasão por *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora* (Figura 6F), bem como da sua contribuição para o agravamento de incêndios por conta do acúmulo de biomassa seca (BAITELLO et al. 2013). Por esse motivo, e pela ocorrência das formações relevantes para este estudo, o PEJ foi escolhido para a coleta de dados amostrais.

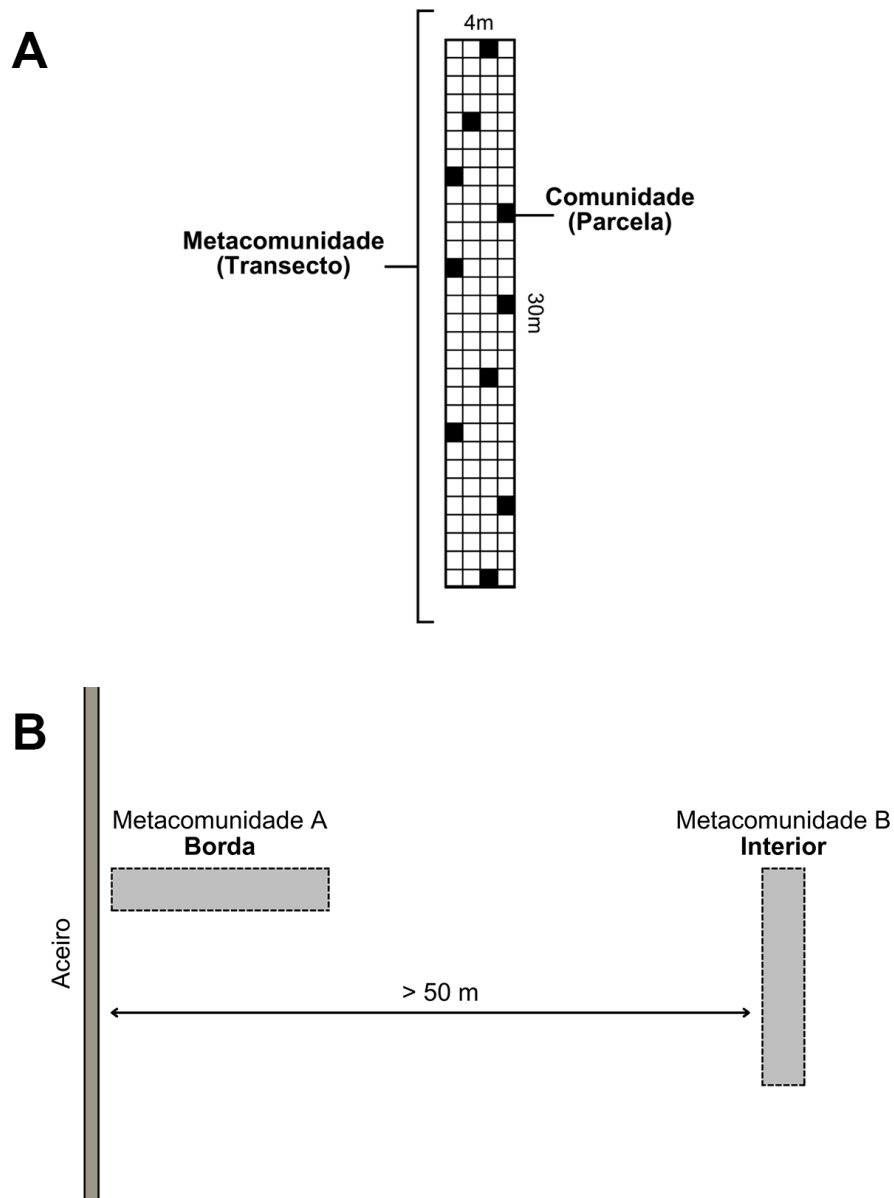
### 3.2 Método

Delimitamos, em cada uma das áreas de estudo, 30 transectos de 20 m × 4 m (80 m<sup>2</sup>), que representaram diferentes metacomunidades de plantas do estrato herbáceo. As metacomunidades (transectos; n = 90) seguiram um *framework* de metacomunidades em senso amplo (*sensu lato metacommunities*; LEIBOLD; CHASE, 2018). Cada transecto foi inteiramente dividido em 80 parcelas de 1 m<sup>2</sup> (1 m × 1 m). Dessas 80, 10 parcelas foram selecionadas, respeitando um espaço de 2 metros de distância entre cada uma. As parcelas selecionadas representaram as comunidades contidas na metacomunidade amostrada (Figura 7A). Esse procedimento foi reproduzido em todos os transectos estabelecidos nas áreas de estudo, o que resultou em um registro total de 900 comunidades. Dentro das UCs, estabelecemos metade dos transectos perpendicularmente a aceiros ou estradas de terra, enquanto a outra metade foi amostrada a pelo menos 50 metros da borda dessas estruturas, havendo assim dois tratamentos distintos – borda e interior – conforme ilustrado na Figura 7B. A distinção dos tratamentos permite dizer se a variável resposta sofre influência da posição do transecto amostrado em relação à borda.

Consideramos pertencentes ao estrato herbáceo as plantas com as seguintes formas de crescimento: graminóides, herbáceas não-graminóides, trepadeiras e árvores subterrâneas. A abundância das espécies de graminóides e não graminóides presentes em cada comunidade amostrada (parcela do transecto) foi estimada visualmente por meio do método *relevé* de análise de cobertura, sem conversão dos dados numéricos para classes de cobertura (adaptação de BRAUN-BLANQUET, 1964). Para as metacomunidades (transectos inteiros), calculamos a abundância dessas espécies – incluindo das gramíneas invasoras – a partir da média das abundâncias das 10 parcelas selecionadas do transecto.

Parte dos dados obtidos em campo e das identificações *in situ* (na EESB e em parte da EEI) é oriunda de uma tese de doutorado, atualmente em desenvolvimento (ZARDETTO; FIDELIS, em elaboração). Todas as espécies não identificadas em campo foram coletadas, priorizando ramos com estruturas reprodutivas com os quais foram produzidas exsicatas. Estas foram utilizadas, em laboratório, para identificação das espécies coletadas pelos pesquisadores envolvidos com a tese de doutorado referida, e foram mantidas no laboratório sob sua supervisão.

**Figura 7** – Esquema visual do método de amostragem adotado. (A) Delimitação do transecto (metacomunidade) de 20 × 4 m, subdividido em 80 parcelas de 1 m<sup>2</sup>, com 10 parcelas selecionadas (preenchidas em preto) representando as comunidades amostradas. (B) Distribuição dos transectos em relação ao aceiro/estrada, formando dois tratamentos: metacomunidades de borda (perpendiculares ao aceiro) e de interior (> 50 m do aceiro).



Fonte: Elaborado pelo autor.

### 3.3 Análise de dados

Ajustamos uma regressão linear múltipla considerando duas variáveis preditoras: o tratamento borda-interior e a abundância de gramíneas invasoras. Optamos por não distinguir o efeito de cada invasora, tratando-as em conjunto,

porque todas as espécies encontradas possuem atributos funcionais semelhantes: são todas gramíneas  $C_4$  originárias de savanas africanas, com potencial invasor e capazes de exercer pressões ecológicas comparáveis sobre a vegetação nativa (RHODES et al., 2021; 2022; KLINK, 1996; ROSSI et al., 2014; GORGONE-BARBOSA et al., 2014).

A diversidade beta ( $\beta$ ) entre comunidades amostradas em cada metacomunidade consistiu na variável resposta. Calculamos  $\beta$  a partir da métrica  $\beta_C$ , conforme sugerido por Engel *et al.* (2021). Comunidades de mesmo tamanho, selecionadas aleatoriamente no espaço, tendem a possuir maiores diferenças na sua composição quanto maior for a riqueza de espécies da região em que se encontram. Isso ocorre porque, quanto maior o número de espécies em uma região, maior a chance de que a amostragem de duas comunidades ali aleatoriamente selecionadas capture espécies diferentes em cada uma delas (ENGEL et al., 2021). Uma das vantagens de se escolher a métrica  $\beta_C$  está no fato de que o seu cálculo estabelece um percentual de cobertura amostral ( $c_{target}$ ) para todas as comunidades analisadas, o que evita a contaminação dos valores finais por diferenças no tamanho do *pool* regional de espécies. Para determinar  $\beta_C$ , utilizamos o pacote '*betaC*' (v0.1.0) no *Rstudio* (*R*, v4.5.0).

Comunidades vegetais mais próximas tendem a apresentar maior semelhança na composição e abundância de espécies do que comunidades distantes em uma mesma região (LEIBOLD; CHASE, 2018; VELLEND, 2016). Devido a essa dependência espacial que comunidades mais próximas possuem, utilizamos um modelo linear generalizado misto (GLMM) do tipo aninhado para detectar a relação entre as variáveis preditoras e a variável resposta. Este modelo considera a proximidade espacial entre as comunidades como um fator aleatório, removendo sua influência dos resultados. Aplicamos o modelo por meio do pacote '*glmmTMB*' (v1.1.11), no *Rstudio* (*R*, v4.5.0). Escolhemos a distribuição Gamma (com função de ligação do tipo "*log*") para o GLMM, uma vez que os valores de  $\beta$  são contínuos e sempre maiores que zero.

Também testamos as variações na diversidade alfa ( $\alpha$ ) e gama ( $\gamma$ ) em função das mesmas variáveis preditoras (abundância de invasoras e tratamento borda-interior). A métrica que escolhemos para as variáveis  $\alpha$  e  $\gamma$  foi a riqueza observada, isto é, o número real de espécies observadas em cada comunidade ( $\alpha$ ) e em cada metacomunidade ( $\gamma$ ). Assim como no modelo para a diversidade  $\beta$ ,

utilizamos GLMM para controlar a influência da proximidade espacial nas variações observadas em  $\alpha$  e  $\gamma$ , com distribuição de Poisson (com função de ligação do tipo “log”), pois os dados são numéricos discretos. Finalmente, testamos também o efeito da invasão sobre a abundância de espécies nativas amostradas em cada comunidade. Para isso também utilizamos GLMM, com distribuição de Poisson (com função de ligação do tipo “log”).

## 4 RESULTADOS

Nas 900 comunidades amostradas, registramos 290 espécies de plantas do estrato herbáceo nativas do Cerrado (Tabela S1). Observamos 6 espécies de gramíneas invasoras, todas africanas: *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R. D. Webster, *Urochloa decumbens* (Stapf) R. D. Webster, *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga, *Melinis minutiflora* P. Beauv., *Melinis repens* (Willd.) Zizka e *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs. Além das gramíneas, encontramos quatro outras espécies invasoras, pouco abundantes e desconsideradas nas análises deste trabalho, que ocupam o estrato herbáceo: *Centella asiatica* (L.) Urb (Apiaceae), *Neonotonia wightii* (Graham ex Wight & Arn.) J. A. Lackey (Fabaceae), *Galinsoga parviflora* Cav. (Asteraceae) e *Cosmos sulphureus* Cav. (Asteraceae).

Das 900 comunidades, 529 (58,8%) – distribuídas em 72 metacomunidades diferentes – apresentaram ao menos uma espécie de gramínea invasora. Informações sobre a frequência e abundância média dessas espécies estão disponíveis na Tabela 2. Nessas comunidades invadidas, as espécies invasoras observadas com maior frequência foram *Urochloa brizantha* (presente em 467 comunidades – 88,3%) e *Melinis minutiflora* (presente em 122 comunidades – 23,1%). Respectivamente, *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora* registraram abundâncias médias de 46,3% ( $\pm 1,3\%$ ) e 49,5% ( $\pm 2,7\%$ ). Por outro lado, *Urochloa humidicola* – encontrada em apenas 5,1% das parcelas –, exibiu a média de abundância mais alta dentre as invasoras (52,2%  $\pm 6,1\%$ ).

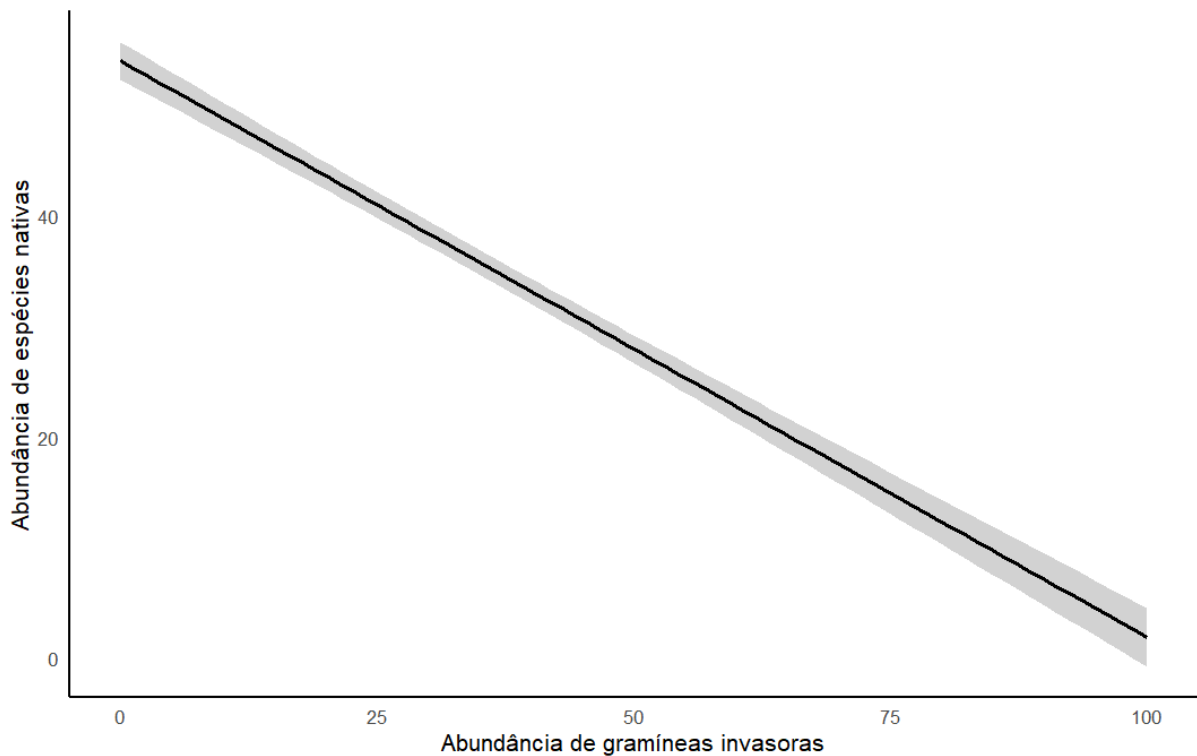
**Tabela 2** – Frequência (%) e abundância média (%) das gramíneas invasoras registradas nas comunidades amostradas. A abundância média equivale à cobertura média das invasoras nas comunidades invadidas. Os valores de abundância são expressos como média  $\pm$  erro padrão.

Espécie	Frequência (%)	Abundância média (%)
<i>Megathyrsus maximus</i>	3,2	27,6 $\pm$ 3,5
<i>Melinis minutiflora</i>	23,1	49,5 $\pm$ 2,7
<i>Melinis repens</i>	3,7	13,3 $\pm$ 1,6
<i>Urochloa brizantha</i>	88,3	46,3 $\pm$ 1,3
<i>Urochloa decumbens</i>	0,6	16,7 $\pm$ 6,7
<i>Urochloa humidicola</i>	5,1	52,2 $\pm$ 6,1

Fonte: Elaborado pelo autor.

O aumento do valor de abundância das espécies invasoras foi acompanhado de uma queda drástica na abundância das espécies nativas (Figura 8, *estimate* [coeficiente angular estimado] =  $-0.0137$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2_m = 0.66$ ). Ademais, não foi registrada ocorrência de espécies nativas em um total de 19 entre as 900 comunidades amostradas (2,1%). Na Tabela 3 indicamos, para cada UC, as espécies nativas com abundância média superior a 10% em pelo menos uma das cinco metacomunidades mais invadidas. Nenhuma das espécies encontradas tinha valor de abundância média superior a 16%.

**Figura 8** – Relação entre a abundância de gramíneas invasoras (%) e a abundância de espécies herbáceas nativas (%). Os valores de abundância correspondem à cobertura percentual de cada grupo (gramíneas invasoras ou espécies herbáceas nativas) nas metacomunidades, variando de 0 a 100%.



Fonte: Elaborado pelo autor.

**Tabela 3** – Espécies nativas com abundância média (%) igual ou superior a 10% nas cinco metacomunidades mais invadidas de cada UC. A abundância média (%) corresponde à cobertura média da espécie em cada metacomunidade. Os valores de abundância são expressos como média  $\pm$  erro padrão.

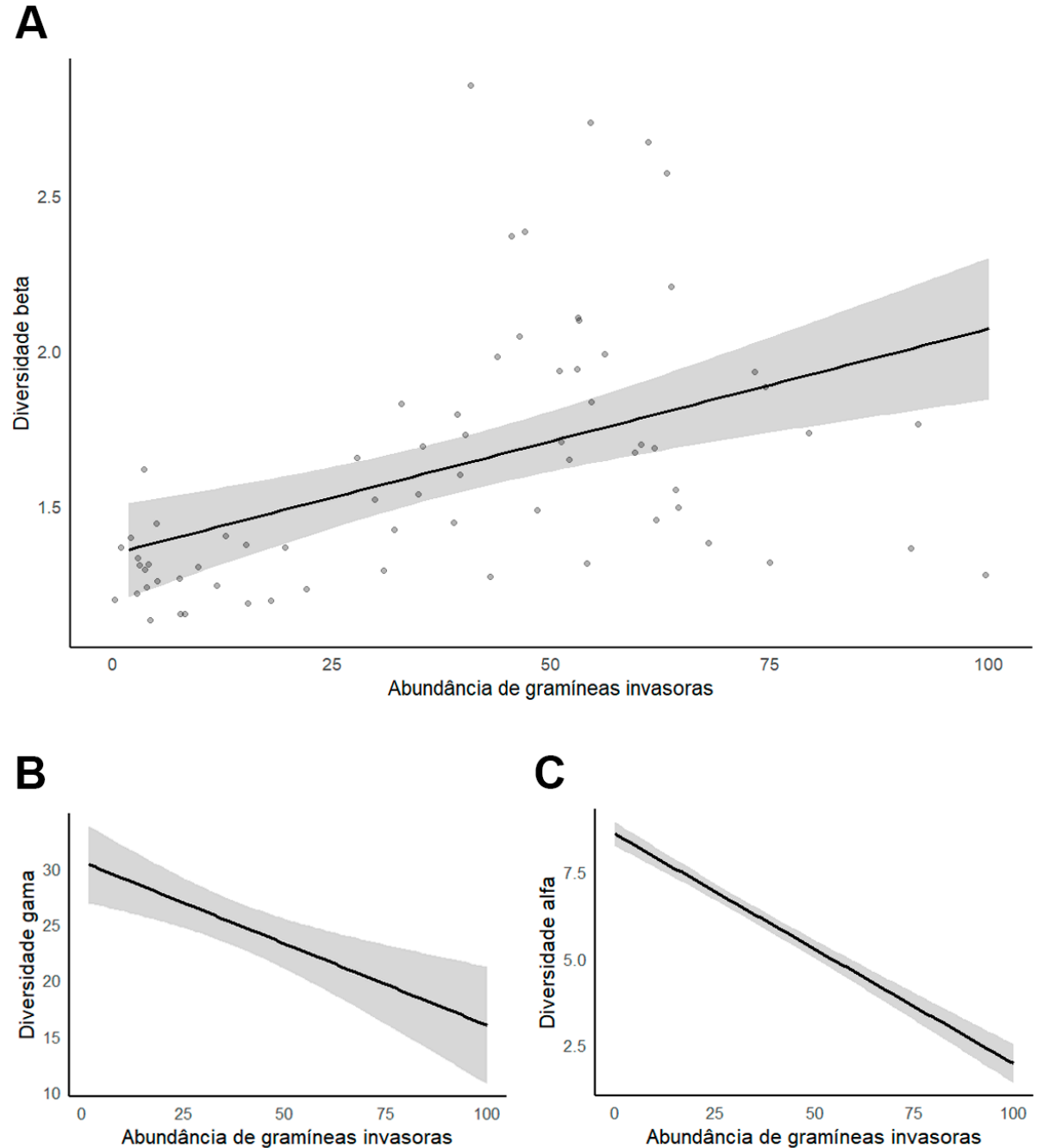
UC	Espécie	Forma de crescimento	Abundância média (%)
PEJ	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	Trepadeira	12,5 $\pm$ 4,5
	<i>Croton lundianus</i> (Didr.) Müll.Arg.	Herbácea não-graminoide	14,8 $\pm$ 3,4
	<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase	Graminóide	11,0 $\pm$ 3,8
	<i>Andropogon bicornis</i> L.	Graminóide	10,0 $\pm$ 5,4
EEI	<i>Axonopus pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi	Graminóide	15,8 $\pm$ 10,4
	<i>Forsteronia glabrescens</i> Müll.Arg.	Trepadeira	13,5 $\pm$ 6,1
	<i>Loudetiopsis chrysothrix</i> (Nees) Conert	Graminóide	17,0 $\pm$ 7,9
	<i>Trachypogon vestitus</i> Andersson	Graminóide	11,5 $\pm$ 3,9
	<i>Pradosia brevipes</i> (Pierre) T.D.Penn.	Árvore Subterrânea	11,0 $\pm$ 2,3
	<i>Leptobalanus humilis</i> (Cham. & Schltld.) Sothers & Prance	Árvore Subterrânea	10,0 $\pm$ 6,0
EESB	<i>Eugenia anomala</i> D.Legrand	Árvore Subterrânea	11,5 $\pm$ 3,3
	<i>Axonopus siccus</i> (Nees) Kuhlman	Graminóide	16,0 $\pm$ 5,8

Fonte: Elaborado pelo autor.

Os valores de  $\beta$  obtidos variaram entre cerca de 1,08 e 2,86, com cobertura amostral ( $c_{target}$ ) de 0,48 para todas as comunidades analisadas. Não foi detectado efeito do tratamento borda-interior sobre a diversidade  $\beta$  ( $P > 0.05$ ), indicando que a posição das comunidades em relação à borda não influenciou de maneira consistente a variação observada. Já no caso da abundância de invasoras, observamos uma relação positiva com a diversidade  $\beta$  ( $estimate = 0.0005$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2m = 0.39$ , Figura 9A).

Os resultados da relação entre a abundância de invasoras e os outros componentes da diversidade  $\alpha$  e  $\gamma$  expressaram o efeito inverso. Tanto a diversidade  $\gamma$  ( $estimate = -0.0005$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2m = 0.18$ ) quanto  $\alpha$  ( $estimate = -0.0095$ ;  $P < 0.001$ ;  $R^2m = 0.40$ ) diminuiram à medida que aumentou a abundância de invasoras, conforme ilustram as Figuras 9B e 9C. Por fim, assim como em  $\beta$ , o tratamento borda-interior não teve efeito significativo nas variáveis  $\gamma$  e  $\alpha$  ( $P > 0.05$ ).

**Figura 9** – Relação entre a abundância de gramíneas invasoras e (A) a diversidade beta nas metacomunidades amostradas; (B) a diversidade gama nas metacomunidades amostradas; e (C) a diversidade alfa nas comunidades amostradas. O valor de abundância das invasoras corresponde à sua cobertura percentual (%) nos transectos ou parcelas. Os valores de  $\beta$  estão ajustados à métrica  $\beta_C$ . Já os valores de  $\gamma$  e  $\alpha$  correspondem à riqueza de espécies observada.



Fonte: Elaborado pelo autor.

## 5 DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que a abundância de gramíneas invasoras resulta numa redução drástica na abundância e na riqueza de espécies nativas nas comunidades, inclusive podendo levá-las à extinção local. Dentre todas as espécies invasoras registradas, *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora* demonstraram uma expressiva frequência relativa, enquanto *Urochloa humidicola* teve maior valor de abundância média. Nas comunidades mais invadidas, todas as espécies nativas remanescentes tinham valor de abundância média igual ou inferior a 16%. Entre elas estavam representantes de todos os quatro tipos de formas de crescimento classificados neste estudo (*i.e.*, graminóide, herbácea não-graminóide, trepadeira e árvore subterrânea). O aumento na abundância das gramíneas invasoras reduziu as diversidades  $\alpha$  e  $\gamma$ . Simultaneamente, a invasão provocou um aumento na diversidade  $\beta$ .

A dominância das espécies *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora* é condizente com a grande variedade de mecanismos que favorecem a sua invasão registrados em diversos estudos (SANTOS et al., 2013; GORGONE-BARBOSA et al., 2014; RIBEIRO et al. 2017; DAMASCENO; FIDELIS, 2020; ROSSI et al., 2014). Em contrapartida, a elevada média de abundância observada para *Urochloa humidicola* (52,2%) destaca seu alto potencial de invasão, sobretudo nos locais com condições mais propensas à sua ocorrência. *Urochloa humidicola* é uma espécie mais produtiva em solos encharcados, restritos aos campos úmidos ou a áreas de transição de paisagem que comportem as especificidades de solo adequadas a esta espécie (SANTOS et al. 2022), o que explica a sua distribuição mais limitada em comparação com *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora* (Tabela 1). Para além das restrições ambientais impostas pós-germinação, a distribuição limitada de *Urochloa humidicola* também pode estar associada à tolerância fisiológica das suas sementes. As sementes de *Urochloa humidicola* – assim como outras espécies de *Urochloa* (GORGONE-BARBOSA et al., 2020) – exibem alto comprometimento fisiológico sob temperaturas em torno de 50°C e sol direto (ZUFFO et al., 2018), ao contrário de *Melinis minutiflora*, cujas sementes suportam choques térmicos de até 200°C promovidos pelo fogo (GORGONE-BARBOSA et al., 2020).

Uma das constatações mais marcantes é a redução no valor de abundância de espécies nativas em função do aumento da abundância de invasoras,

intensificando as consequências de flutuações demográficas estocásticas (*i.e.*, deriva ecológica) (VELLEND, 2010; GILBERT; LEVINE, 2017). As populações nativas, cada vez menores, passam a estar mais fortemente sujeitas a padrões estocásticos, em detrimento dos efeitos determinísticos esperados para uma comunidade maior, moldada pela seleção de nicho. Em comunidades muito pequenas, costuma ser observada uma alta taxa de extinção de espécies, bem como um aumento da dissimilaridade composicional entre elas (GILBERT; LEVINE, 2017; GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022). O fato de que não encontramos espécies nativas em 19 comunidades invadidas corrobora essa tendência. Com isso, podemos inferir que um dos mecanismos pelos quais a invasão biológica sujeita as comunidades nativas do Cerrado aos efeitos da deriva ecológica é justamente a redução drástica no tamanho das populações nativas.

A relação positiva observada entre a abundância de invasoras e a diversidade  $\beta$  entre comunidades nativas indica um aumento na dissimilaridade entre as comunidades – o que é o contrário do esperado de acordo com a nossa hipótese alternativa. Esses resultados divergem da homogeneização biótica que por vezes ocorre entre as comunidades nativas conforme elas perdem espaço para as espécies invasoras, registrada em alguns estudos (CHEN et al, 2010; ZARDETTO; SIQUEIRA, 2024; MORI; ISABELL; SEIDL, 2018). Neste caso, as comunidades ficam mais distintas entre si, enquanto as diversidades regional e local decrescem.

Assim como a diminuição no tamanho das populações e no número de espécies, o aumento da diversidade  $\beta$  também é um indício de que o efeito da deriva ecológica sobre as comunidades nativas cresce conforme aumenta a abundância de invasoras. Isso porque as flutuações demográficas em comunidades pequenas tendem a excluir aleatoriamente as espécies que as compõem (VELLEND, 2010; GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022). Essa extinção aleatória favorecida por eventos estocásticos promove a heterogeneização das comunidades, uma vez que as espécies sobreviventes o são independentemente de seu *fitness* ser alto ou baixo (GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022).

Observamos que, quando a abundância das invasoras ultrapassa o valor de 25%, surgem metacomunidades com valores de  $\beta_c$  muito altos, ocasionalmente maiores do que 2.5. Esses valores são muito superiores aos observados para metacomunidades sob graus inferiores de invasão, que são menores que 1.75 (Figura 9A). Essa distribuição reflete o padrão de estados de invasão observado por

Damasceno e Fidelis (2023). De acordo com as autoras, pequenas mudanças nos valores de abundância da invasora causam grandes efeitos na montagem e na diversidade das comunidades nativas. Comunidades com valor de abundância de invasora entre 25% e 75% encontram-se em um estado transiente que, em falta de manejo adequado, desenvolve-se para um estado mais grave de invasão, afetando ainda mais a montagem das comunidades nativas (DAMASCENO; FIDELIS, 2023). Pudemos também demonstrar que o padrão descrito por Damasceno e Fidelis (2023) se reproduz para outras espécies de gramíneas invasoras além de *Urochloa decumbens*, especialmente *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora*, que foram as gramíneas encontradas com maior frequência neste estudo.

A influência negativa que a abundância de invasoras tem sobre a abundância das comunidades nativas, e a influência positiva que ela tem sobre a diversidade  $\beta$  indicam paralelamente que, ao menos a nível taxonômico de espécie, não há um padrão de seleção evidente que atue sobre as plantas nativas conforme se acentua o efeito da invasão (VELLEND, 2010; JACOBI; SIQUEIRA, 2023). Os resultados indicam que as populações nativas do Cerrado pertencentes ao estrato herbáceo ficam cada vez mais sujeitas aos efeitos da deriva ecológica à medida que as invasoras colonizam seus ambientes e ocupam seus nichos.

No contexto taxonômico, a deriva parece exercer um papel mais determinante do que a seleção na montagem dessas comunidades. No entanto, se levarmos em conta as formas de crescimento ao invés da taxonomia, o cenário pode ser diferente. Isso porque atributos funcionais das espécies remanescentes – como a sua forma de crescimento – podem refletir mecanismos seletivos não capturados pela análise apenas de composição taxonômica. Naturalmente, a seleção de nicho não atua apenas a nível de espécie, mas também pode exercer pressões equivalentes sobre diferentes organismos com atributos funcionais semelhantes, mesmo que eles sejam provenientes de linhagens evolutivamente afastadas (LUZA et al. 2023). Por exemplo, espécies como *Passiflora cincinnata* Mast. (Passifloraceae) e *Smilax fluminensis* Steud. (Smilacaceae), apesar de pertencerem a famílias diferentes, são trepadeiras e, por possuírem mesma forma de crescimento, estão sujeitas a pressões seletivas semelhantes. Se muitas espécies com os mesmos atributos funcionais – digamos trepadeiras – sobrevivem à invasão, a diversidade  $\beta$  pode aumentar a nível de espécie mesmo com um efeito predominantemente seletivo na montagem das comunidades com base nesses atributos.

Conforme demonstrado na Tabela 3, todos os componentes do estrato herbáceo – graminóides, herbáceas não-graminoides, trepadeiras e árvores subterrâneas – estão presentes nas comunidades mais invadidas das três UCs amostradas. Além disso, nenhuma espécie remanescente com abundância maior que 10% se repete em mais de uma UC. Talvez o único padrão observado entre essas espécies nativas – se é que podemos dizer que há um padrão – é que, em todas as UCs, metade delas é gramínea, assim como as invasoras. Em todo caso, não resta um número suficiente de espécies nativas com abundância média significativa que justifique com segurança a afirmativa que as gramíneas nativas do Cerrado estão sendo selecionadas pela invasão. Ademais, como já tratamos anteriormente, não houve espécie nativa remanescente com abundância média maior do que 16% nas metacomunidades mais invadidas de cada UC. Mesmo que haja alguma forma de seleção priorizando a sobrevivência das gramíneas – ou qualquer outra herbácea – do Cerrado, os efeitos da invasão tardia foram suficientemente severos para reduzir a abundância de qualquer espécie nativa a 16% ou menos. Estudos futuros que se dediquem ao levantamento das características funcionais das espécies nativas remanescentes em regiões com abundância proeminente de gramíneas invasoras podem ajudar a definir com mais clareza até que ponto a seleção exerce de fato uma influência na montagem das comunidades herbáceas nativas.

Demonstramos que a invasão por gramíneas africanas no Cerrado atua como um *driver* de redução no tamanho das comunidades nativas, perda de riqueza local ( $\alpha$ ) e regional ( $\gamma$ ) e aumento de dissimilaridade ( $\beta$ ). Essencialmente, constatada uma queda na riqueza e no tamanho das comunidades, o aumento na dissimilaridade provocado pela invasão é extremamente alarmante. Significa dizer que não há um conjunto sólido de espécies herbáceas que se destacam na sobrevivência frente à invasão, mas sim que as espécies remanescentes em metacomunidades invadidas tendem a divergir localmente. Esse aumento nos efeitos da deriva ecológica compromete a previsibilidade dos padrões de montagem das comunidades remanescentes (VELLEND, 2010; GILBERT; LEVINE, 2017; GODSOE; BELLINGHAM; MOLTCHANOVA, 2022; JACOBI; SIQUEIRA, 2023), o que prejudica as estratégias de manejo em áreas altamente invadidas. A gravidade dessa reflexão aumenta quando se percebe que os efeitos das gramíneas invasoras detectados neste estudo independem da proximidade da borda. Com isso deduzimos que as

invasoras comprometem comunidades distantes dos seus principais focos de dispersão. Concluimos que a invasão de gramíneas africanas no Cerrado é um fenômeno que ocorre em diversas escalas simultaneamente, afetando a riqueza local e regional, o tamanho das populações e a similaridade entre as comunidades, favorecendo a deriva ecológica – e conseqüentemente a extinção local das espécies nativas, independentemente de sua forma de crescimento e grupo taxonômico.

Ressaltamos a necessidade de incorporação da variabilidade espacial inter-escala em modelos da ecologia de comunidades, especialmente na ecologia de invasões, abrindo caminho para descrições mais completas das mudanças na diversidade nativa provocadas pelos fenômenos de invasão biológica. A extensa fragmentação que o Cerrado vem sofrendo nas últimas décadas é frequentemente atribuída a outros *drivers*, como a alteração dos regimes de fogo e a supressão da vegetação nativa pela expansão da fronteira agropecuária (ALENCAR et al., 2020; ARRUDA et al., 2024), enquanto as invasões biológicas muitas vezes são tratadas como conseqüências desses processos (DIDHAM et al, 2005). Salientamos que as invasões biológicas podem ter efeitos catastróficos na montagem das comunidades vegetais nativas, e que prevenção e detecção precoce consistem nas estratégias de manejo mais eficientes e com menor custo. É urgente a consolidação de uma abordagem integrada que una a comunidade científica, os gestores de UCs, políticas públicas e a sociedade civil com a finalidade de garantir a prevenção, o controle e o manejo de espécies exóticas invasoras em um dos biomas mais biodiversos e ameaçados do mundo.

## REFERÊNCIAS

- ABREU, Rodolfo C. R.; HOFFMANN, William A.; VASCONCELOS, Heraldo L.; PILON, Natashi A.; ROSSATTO, Davi R.; DURIGAN, Giselda. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Science Advances*, [S.L.], v. 3, n. 8, p. 1-7, 4 ago. 2017. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.1701284>.
- AB'SABER, Aziz Nacib. O reservatório do Juqueri, na área de Mairiporã: estudos básicos para defesa ambiental e ordenação dos espaços envolventes. *Geografia e Planejamento*, n. 32, p. 1-28, 1978. Disponível em: [https://biblio.fflch.usp.br/AbSaber\\_AN\\_1350045\\_OReservatoriodoJuqueri.pdf](https://biblio.fflch.usp.br/AbSaber_AN_1350045_OReservatoriodoJuqueri.pdf). Acesso em: 12 ago. 2025.
- ALENCAR, Ane et al. Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. *Remote Sensing*, [S.L.], v. 12, n. 6, p. 924, 13 mar. 2020. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/rs12060924>.
- BAITELLO, João Batista et al. Parque Estadual do Juquery: refúgio de cerrado no domínio atlântico. *If Sér. Reg.*, São Paulo, v. 50, n. 1, p. 1-46, mar. 2013.
- BARBOSA, Elizabeth Gorgone; PIVELLO, Vânia Regina; MEIRELLES, Sérgio Tadeu. Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian Cerrados. *Brazilian Archives Of Biology And Technology*, [S.L.], v. 51, n. 4, p. 625-631, ago. 2008. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/s1516-89132008000400021>.
- BARBOSA, Newton P. U.; FERNANDES, G. Wilson; CARNEIRO, Marco A. A.; C. JÚNIOR, Lélis A.. Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). *Biological Invasions*, [S.L.], v. 12, n. 11, p. 3745-3755, 29 abr. 2010. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-010-9767-y>.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2009. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- BLACKBURN, Tim M. et al. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends In Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 26, n. 7, p. 333-339, jul. 2011. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>.
- BOMBO, Aline Bertolosi; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz; FIDELIS, Alessandra. Fire exclusion changes belowground bud bank and bud-bearing organ composition jeopardizing open savanna resilience. *Oecologia*, [S.L.], v. 199, n. 1, p. 153-164, 26 abr. 2022. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-022-05172-1>.

BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F.. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, [S.L.], v. 165, n. 2, p. 525-538, 12 nov. 2004. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>.

BORGHETTI, Fabian; BARBOSA, Eduardo; RIBEIRO, Leandro; RIBEIRO, José Felipe; MACIEL, Everton; WALTER, Bruno Machado Teles. Fitogeografia das savanas sul-americanas. *Heringeriana*, [S.L.], v. 17, p. 918014, 15 maio 2023. Jardim Botânico de Brasília. <http://dx.doi.org/10.17648/heringeriana.v17i1.918014>.

BOUCHENAK-KHELLADI, Yanis; VERBOOM, G. Anthony; HODKINSON, Trevor R.; SALAMIN, Nicolas; FRANCOIS, Olivier; CHONGHAILE, Grainne Ní; SAVOLAINEN, Vincent. The origins and diversification of C4 grasses and savanna-adapted ungulates. *Global Change Biology*, [S.L.], v. 15, n. 10, p. 2397-2417, 4 set. 2009. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01860.x>.

BRASIL. Lei n.º 9.985, de 18 de julho de 2000. Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. *Diário Oficial da União: Seção 1*, Brasília, DF, 19 jul. 2000, p. 1, col. 1. Disponível em: [https://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/leis/l9985.htm](https://www.planalto.gov.br/ccivil_03/leis/l9985.htm). Acesso em: 08 mai. 2025.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964). *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde* (3rd ed.). Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>

BRIGHT, Christopher. Invasive Species: pathogens of globalization. *Foreign Policy*, [S.L.], n. 116, p. 50, 1999. JSTOR. <http://dx.doi.org/10.2307/1149643>.

CAPRILES, José M. et al. Pre-Columbian transregional captive rearing of Amazonian parrots in the Atacama Desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 117, n. 15, 2020. DOI: 10.1073/pnas.2020020118

CBD. Understanding pathways of introduction and their identification: training materials. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity, [s.d.]. 6 p. Disponível em: <https://www.cbd.int/invasive/toolkit/doc/pathways-training-en.pdf>. Acesso em: 21 ago. 2025.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago: University of Chicago Press, 2003.

CHEN, Hua et al. BIODIVERSITY RESEARCH: native-exotic species richness relationships across spatial scales and biotic homogenization in wetland plant communities of Illinois, USA. *Diversity And Distributions*, [S.L.], v. 16, n. 5, p. 737-743, 10 jun. 2010. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00679.x>.

CHIMINAZZO, Marco Antonio; BOMBO, Aline Bertolosi; CHARLES-DOMINIQUE, Tristan; FIDELIS, Alessandra. Your best buds are worth protecting: variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. *Functional Ecology*, [S.L.], v. 35, n. 11, p. 2424-2434, 3 out. 2021. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13907>.

CHIMINAZZO, Marco Antonio; BOMBO, Aline Bertolosi; CHARLES-DOMINIQUE, Tristan; FIDELIS, Alessandra. To protect or to hide: why not both? an investigation of

fire-related strategies in cerrado woody species. *Flora*, [S.L.], v. 306, p. 152350, set. 2023. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2023.152350>.

COUTINHO, L. M.. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. *Ecological Studies*, [S.L.], p. 82-105, 1990. Springer Berlin Heidelberg. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-75395-4\\_6](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-75395-4_6).

COUTINHO, L. M. O conceito de cerrado. *Revta. Brasil. Bot*, São Paulo, v. 1, n. 1, p. 17-23, 1978.

COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. *Acta Bot. Bras.*, [s. l], v. 20, n. 1, p. 13-23, jun. 2006.

DAMASCENO, Gabriella et al. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions*, [S.L.], v. 20, n. 12, p. 3621-3629, 28 jul. 2018. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-018-1800-6>.

DAMASCENO, Gabriella; FIDELIS, Alessandra. Abundance of invasive grasses is dependent on fire regime and climatic conditions in tropical savannas. *Journal Of Environmental Management*, [S.L.], v. 271, p. 111016, out. 2020. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111016>.

DAMASCENO, Gabriella; FIDELIS, Alessandra. Per-capita impacts of an invasive grass vary across levels of ecological organization in a tropical savanna. *Biological Invasions*, [S.L.], v. 25, n. 6, p. 1811-1826, 18 fev. 2023. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-023-03011-9>.

DANTAS-JUNIOR, A. B.; MUSSO, C.; MIRANDA, H. S.. Seed longevity and seedling emergence rate of *Urochloa decumbens* as influenced by sowing depth in a Cerrado soil. *Grass And Forage Science*, [S.L.], v. 73, n. 3, p. 811-814, 23 jan. 2018. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/gfs.12347>.

DEZOTTI, Gabriela; FIDELIS, Alessandra; DAMASCENO, Gabriella; SIQUEIRA, Tadeu. Interactive roles of fire seasons and biological invasions in the short-term dynamics of tropical savannas. *Journal Of Vegetation Science*, [S.L.], v. 35, n. 2, p. 13250, mar. 2024. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.13250>.

DIAMANTE, Nathália Alves et al. Molecular analysis of the invasive populations of *Urochloa* (Poaceae) in a large Neotropical reservoir. *Aquatic Botany*, [S.L.], v. 161, p. 103183, fev. 2020. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.103183>.

DIDHAM, Raphael K.; TYLIANAKIS, Jason M.; HUTCHISON, Melissa A.; EWERS, Robert M.; GEMMELL, Neil J.. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends In Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 20, n. 9, p. 470-474, set. 2005. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>.

DIEZ, Jeffrey M. et al. Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers In Ecology And The Environment*, [S.L.], v. 10, n. 5, p. 249-257, 21 maio 2012. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1890/110137>.

DURIGAN, G. et al. The Vegetation Of Priority Areas for Cerrado Conservation in São Paulo State, Brazil. *Edinburgh Journal Of Botany*, [S.L.], v. 60, n. 2, p. 217-241, 8 out. 2003a. Royal Botanic Garden Edinburgh.  
<http://dx.doi.org/10.1017/s0960428603000155>.

DURIGAN, G. Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea*, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 39-51, 2003b.

DURIGAN, Giselda et al. Invasão por *Pinus* spp.: ecologia, prevenção, controle e restauração. São Paulo: Instituto Florestal, 2020. 65 p.

DURIGAN, G; MELO, Antonio Carlos Galvão de. Plano de Manejo: estação ecológica de santa bárbara. Águas de Santa Bárbara: Instituto Florestal, 2011.

DURIGAN, Giselda; SIQUEIRA, Marinez Ferreira de; FRANCO, Geraldo Antonio Daher Correa. Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola*, [S.L.], v. 64, n. 4, p. 355-363, ago. 2007. FapUNIFESP (SciELO).  
<http://dx.doi.org/10.1590/s0103-90162007000400006>.

FERNANDES, G. W.; SANTOS, R.; BARBOSA, N. P. U.; ALMEIDA, H. A.; CARVALHO, V.; ANGRISANO, P.. Ocorrência de plantas não nativas e exóticas em áreas restauradas de campos rupestres. *Planta Daninha*, [S.L.], v. 33, n. 3, p. 463-482, set. 2015. FapUNIFESP (SciELO).  
<http://dx.doi.org/10.1590/s0100-83582015000300009>.

FURLEY, P.A.; RATTER, J.A. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, v. 15, p. 97-108, 1988.

GILBERT, Benjamin; LEVINE, Jonathan M.. Ecological drift and the distribution of species diversity. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, [S.L.], v. 284, n. 1855, p. 20170507, 31 maio 2017. The Royal Society.  
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0507>.

GODSOE, William; BELLINGHAM, Peter; MOLTCHANOVA, Elena. Disentangling Niche Theory and Beta Diversity Change. *The American Naturalist*, [S.L.], v. 199, n. 4, p. 510-522, abr. 2022.

GORGONE-BARBOSA, Elizabeth et al. Fire cues and germination of invasive and native grasses in the Cerrado. *Acta Botanica Brasilica*, [S.L.], v. 34, n. 1, p. 185-191, mar. 2020. FapUNIFESP (SciELO).  
<http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062019abb0337>.

GORGONE-BARBOSA, Elizabeth et al. How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach. *Biological Invasions*, [S.L.], v. 17, n. 1, p. 423-431, 28 jun. 2014. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-014-0740-z>.

GUGLIERI, Adriana; CAPORAL, Francisco José Machado; SCIAMARELLI, Alan. Modelos de distribuição geográfica de cinco gramíneas invasoras em Mato Grosso do Sul, Brasil. In: SIMPÓSIO DE GEOTECNOLOGIAS NO PANTANAL, 2., 2009,

Corumbá. Anais [...] . Corumbá: Embrapa Informática Agropecuária/Inpe, 2009. p. 834-843.

GUREVITCH, J. et al. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters*, [S.L.], v. 14, n. 4, p. 407-418, 21 fev. 2011. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01594.x>.

HARDESTY, Jeff; MYERS, Ron; FULKS, Wendy. Fire, Ecosystems, and People: a preliminary assessment of fire as a global. *The George Wright Forum*, [S.L.], v. 22, n. 4, p. 78-87, 2005.

HARRISON, Susan; ROSS, Sally J.; LAWTON, John H.. Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain. *The Journal Of Animal Ecology*, [S.L.], v. 61, n. 1, p. 151, fev. 1992. JSTOR. <http://dx.doi.org/10.2307/5518>.

HAYASHI, Adriana Hissae; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. *Australian Journal Of Botany*, [S.L.], v. 53, n. 3, p. 273, 2005. CSIRO Publishing. <http://dx.doi.org/10.1071/bt04094>.

JACOBI, Cristina Mariana; SIQUEIRA, Tadeu. High compositional dissimilarity among small communities is decoupled from environmental variation. *Oikos*, [S.L.], v. 2023, n. 8. 12 abr. 2023. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/oik.09802>.

KLINK, Carlos Augusto. Germination and seedling establishment of two native and one invading African grass species in the Brazilian cerrado. *Journal Of Tropical Ecology*, [S.L.], v. 12, n. 1, p. 139-147, jan. 1996. Cambridge University Press (CUP). <http://dx.doi.org/10.1017/s0266467400009354>.

KLINK, Carlos A.; MACHADO, Ricardo B.. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, [S.L.], v. 19, n. 3, p. 707-713, jun. 2005. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>.

KOBZIAR, Leda N. et al. Principles of fire ecology. *Fire Ecology*, [S.L.], v. 20, n. 1, p. 1-28, 25 abr. 2024. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1186/s42408-024-00272-0>.

LEHMANN, Caroline E. R.; ARCHIBALD, Sally A.; HOFFMANN, William A.; BOND, William J.. Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, [S.L.], v. 191, n. 1, p. 197-209, 4 abr. 2011. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>.

LEIBOLD, Mathew A.; CHASE, Jonathan M.. Introduction: the rise, fall, and rise again of metacommunity ecology. In: LEIBOLD, Mathew A.; CHASE, Jonathan M.. *Metacommunity Ecology*. 59. ed. Princeton: Princeton University Press, 2017. Cap. 1. p. 1-22.

LEITE, Matheus Roberto; CASSIOLATO, Ana Maria Rodrigues; LANNES, Lucíola Santos. *Urochloa decumbens* Has Higher Mycorrhizal Colonization in Degraded than in Pristine Areas in the Brazilian Cerrado. *Floresta e Ambiente*, [S.L.], v. 26, n. 4, p. 1-7, 2019. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.006019>.

LENNON, Jack J.; KOLEFF, Patricia; GREENWOOD, J. J. D.; GASTON, Kevin J.. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal Of Animal Ecology*, [S.L.], v. 70, n. 6, p. 966-979, nov. 2001. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x>.

LEVIS, Carolina; SOUZA, Priscila Figueira de; SCHIETTI, Juliana; EMILIO, Thaise; PINTO, José Luiz Purri da Veiga; CLEMENT, Charles R.; COSTA, Flavia R. C.. Historical Human Footprint on Modern Tree Species Composition in the Purus-Madeira Interfluve, Central Amazonia. *Plos One*, [S.L.], v. 7, n. 11, p. 48559, 20 nov. 2012. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0048559>.

LOPES, Aline et al. Predicting the range expansion of invasive alien grasses under climate change in the Neotropics. *Perspectives In Ecology And Conservation*, [S.L.], v. 21, n. 2, p. 128-135, abr. 2023. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pecon.2023.02.005>.

LUZA, André L.; BARNECHE, Diego R.; CORDEIRO, Cesar A. M. M.; DAMBROS, Cristian S.; FERREIRA, Carlos E. L.; FLOETER, Sergio R.; GIGLIO, Vinicius J.; LUIZ, Osmar J.; MENDES, Thiago C.; PICOLOTTO, Vitor A. P.. Going across taxa in functional ecology: review and perspectives of an emerging field. *Functional Ecology*, [S.L.], v. 37, n. 12, p. 3091-3110, 19 out. 2023. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.14442>.

MADELLA, Marco; GARCÍA-GRANERO, Juan José; OUT, Welmoed A.; RYAN, Philippa; USAI, Donatella. Microbotanical Evidence of Domestic Cereals in Africa 7000 Years Ago. *Plos One*, [S.L.], v. 9, n. 10, p. 110177, 22 out. 2014. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0110177>.

MARRA, Daniel. Cerrado e Veredas: designação, sentido e mudança semântica. *Linha D'água*, [S.L.], v. 33, n. 1, p. 105-127, 25 mar. 2020. Universidade de São Paulo. Agência de Bibliotecas e Coleções Digitais. <http://dx.doi.org/10.11606/issn.2236-4242.v33i1p105-127>.

MATTHEWS, Thomas J. et al. Can additive beta diversity be reliably partitioned into nestedness and turnover components? *Global Ecology And Biogeography*, [S.L.], v. 28, n. 8, p. 1146-1154, 26 maio 2019. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12921>.

MCLEAN, R.; HIGHAM, T. F. G.; WALSH, G. et al. Early tropical crop production in marginal subtropical and temperate Polynesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 116, n. 20, p. 9846–9851, 2019. DOI: 10.1073/pnas.1821732116

MORI, Akira S.; ISBELL, Forest; SEIDL, Rupert.  $\beta$ -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends In Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 33, n. 7, p. 549-564, jul. 2018. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.012>.

MURPHY, Brett P.; ANDERSEN, Alan N.; PARR, Catherine L.. The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences*, [S.L.], v. 371, n. 1703, p. 20150319, 19 set. 2016. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0319>.

MUTHUKRISHNAN, R. & LARKIN, D. J. Invasive species and biotic homogenization in temperate aquatic plant communities. *Global Ecology and Biogeography*, v. 29, n. 4, p. 1-12, 2020. doi:10.1111/geb.13053

MYERS, Norman; MITTERMEIER, Russell A.; MITTERMEIER, Cristina G.; FONSECA, Gustavo A. B. da; KENT, Jennifer. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, [S.L.], v. 403, n. 6772, p. 853-858, fev. 2000. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/35002501>.

NENTWIG, Wolfgang. Biological Invasions: why it matters. In: NENTWIG, Wolfgang. *Biological Invasions*. Berna: Ecological Studies, 2008. p. 1-8.

NUÑEZ, Martin A.; PAUCHARD, Aníbal. Biological invasions in developing and developed countries: does one model fit all?. *Biological Invasions*, [S.L.], v. 12, n. 4, p. 707-714, 23 jul. 2009. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9517-1>.

OLIVERAS, Immaculada; MALHI, Yadvinder. Many shades of green: the dynamic tropical forest-savannah transition zones. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences*, [S.L.], v. 371, n. 1703, p. 20150308, 19 set. 2016. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0308>.

PALMER, M. W. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, v. 29, n. 4, p. 511-530, dez. 1994. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/4181308>. Acesso em: 8 maio 2025.

PIVELLO, Vânia Regina; SHIDA, Cláudia Nagako; MEIRELLES, Sérgio Tadeu. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, [S.L.], v. 8, n. 9, p. 1281-1294, set. 1999. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1008933305857>.

PIVELLO, Vânia R.. The Use of Fire in the Cerrado and Amazonian Rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology*, [S.L.], v. 7, n. 1, p. 24-39, abr. 2011. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.4996/fireecology.0701024>.

PIVELLO, Vânia R. et al. Understanding Brazil's catastrophic fires: causes, consequences and policy needed to prevent future tragedies. *Perspectives In Ecology And Conservation*, [S.L.], v. 19, n. 3, p. 233-255, jul. 2021. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pecon.2021.06.005>.

POMPEU, João; ASSIS, Tainá Oliveira; OMETTO, Jean Pierre. Landscape changes in the Cerrado: challenges of land clearing, fragmentation and land tenure for biological conservation. *Science Of The Total Environment*, [S.L.], v. 906, p. 167581, jan. 2024. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.167581>.

PUTTEN, Wim H van Der; KLIRONOMOS, John N; A WARDLE, David. Microbial ecology of biological invasions. *The Isme Journal*, [S.L.], v. 1, n. 1, p. 28-37, 1 maio 2007. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1038/ismej.2007.9>.

RAMOS-NETO, Mário Barroso; PIVELLO, Vânia Regina. Lightning Fires in a Brazilian Savanna National Park: rethinking management strategies. *Environmental*

Management, [S.L.], v. 26, n. 6, p. 675-684, dez. 2000. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s002670010124>.

RATTER, J. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals Of Botany*, [S.L.], v. 80, n. 3, p. 223-230, set. 1997. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1006/anbo.1997.0469>.

REICHARD, S. H., & WHITE, P. S. Invasion Biology: An Emerging Field of Study. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 90, n. 1, p. 64–66, 2003. <https://doi.org/10.2307/3298526>

REIS, Claudia Macedo; ZANCHETTA, Denise (org.). *Plano de Manejo Integrado das Unidades de Itirapina/SP*. Sp: IF/SMA, 2006. 318 p.

RHODES, Aaron C. et al. The dilemma of Guinea grass (*Megathyrsus maximus*): a valued pasture grass and a highly invasive species. *Biological Invasions*, [S.L.], v. 23, n. 12, p. 3653-3669, 4 ago. 2021. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-021-02607-3>.

RHODES, Aaron C.; PLOWES, Robert M.; MARTINS, Dino J.; NG'IRU, Ivy; GILBERT, Lawrence E.. The invasiveness of Guinea grass (*Megathyrsus maximus*) is characterized by habitat and differing herbivore assemblages in its native and invaded range. *Neobiota*, [S.L.], v. 78, p. 25-44, 11 nov. 2022. Pensoft Publishers. <http://dx.doi.org/10.3897/neobiota.78.87069>.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. et al. (Eds.). *Cerrado. Ecologia e Flora*. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 151–212.

RIBEIRO, Pâmella C.D. et al. Invasion of the Brazilian campo rupestre by the exotic grass *Melinis minutiflora* is driven by the high soil N availability and changes in the N cycle. *Science Of The Total Environment*, [S.L.], v. 577, p. 202-211, jan. 2017. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.162>.

RICCIARDI, A. Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology*, v. 21, n. 2, p. 329–336, abr. 2007. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x

RICHARDSON, David M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity And Distributions*, [S.L.], v. 6, n. 2, p. 93-107, mar. 2000. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>.

RICHARDSON, David M.; PYŠEK, Petr. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress In Physical Geography: Earth and Environment*, [S.L.], v. 30, n. 3, p. 409-431, jul. 2006. SAGE Publications. <http://dx.doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>.

RON, Ronen; FRAGMAN-SAPIR, Ori; KADMON, Ronen. Dispersal increases ecological selection by increasing effective community size. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, [S.L.], v. 115, n. 44, p. 11280-11285, 15 out. 2018. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1812511115>.

ROSSI, Rafael Drumond; MARTINS, Carlos Romero; VIANA, Pedro Lage; RODRIGUES, Evandro Luís; FIGUEIRA, José Eugênio Côrtes. 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*, [S.L.], v. 28, n. 4, p. 631-637, dez. 2014. FapUNIFESP (SciELO).

<http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062014abb3390>.

SANTOS, Patricia Menezes; CRUZ, Pedro Gomes da; ARAUJO, Leandro Coelho de; PEZZOPANE, José Ricardo Macedo; VALLE, Cacilda Borges do; PEZZOPANE, Cristiana de Gaspari. Response mechanisms of *Brachiaria brizantha* cultivars to water deficit stress. *Revista Brasileira de Zootecnia*, [S.L.], v. 42, n. 11, p. 767-773, nov. 2013. FapUNIFESP (SciELO).

<http://dx.doi.org/10.1590/s1516-35982013001100001>.

SHINNEMAN, Douglas J; GERMINO, Matthew J; PILLIOD, David s; ALDRIDGE, Cameron L; VAILLANT, Nicole M; COATES, Peter s. The ecological uncertainty of wildfire fuel breaks: examples from the sagebrush steppe. *Frontiers In Ecology And The Environment*, [S.L.], v. 17, n. 5, p. 279-288, 6 maio 2019. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.1002/fee.2045>.

SHIRI, Katherine; MLAMBO, Donald; MUTUNGWAZI, Lloyd. Effects of road and woodland type on the invasibility of woodlands invaded by *Lantana camara* in southern Africa. *Acta Oecologica*, [S.L.], v. 119, p. 103912, ago. 2023. Elsevier BV.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2023.103912>.

SIMBERLOFF, Daniel. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics*, [S.L.], v. 40, n. 1, p. 81-102, 1 dez. 2009. Annual Reviews.

<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>.

SIMON, Marcelo F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, [S.L.], v. 106, n. 48, p. 20359-20364, dez. 2009. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0903410106>.

SIMON, Marcelo F.; PENNINGTON, Toby. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal Of Plant Sciences*, [S.L.], v. 173, n. 6, p. 711-723, jul. 2012. University of Chicago Press.

<http://dx.doi.org/10.1086/665973>.

SIQUEIRA, Tadeu et al. Community size can affect the signals of ecological drift and niche selection on biodiversity. *Ecology*, [S.L.], v. 101, n. 6, p. 1-27, 5 maio 2020. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/ecy.3014>.

STAVER, A. Carla; ARCHIBALD, Sally; LEVIN, Simon A.. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science*, [S.L.], v. 334, n. 6053, p. 230-232, 14 out. 2011. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1210465>.

STOKES, Courtney A.; MACDONALD, Gregory E.; ADAMS, Carrie Reinhardt; LANGELAND, Kenneth A.; MILLER, Deborah L.. Seed Biology and Ecology of Natalgrass (*Melinis repens*). *Weed Science*, [S.L.], v. 59, n. 4, p. 527-532, dez. 2011. Cambridge University Press (CUP). <http://dx.doi.org/10.1614/ws-d-11-00028.1>.

SANTOS, Jholian Maicon Ribeiro; CAMPELO JÚNIOR, José Holanda; FELETTI, Rômulo Caique Gonçalves; SILVA, Marcos Antônio da; SILVA, Valéria Lima da; SILVA, Luciana Carmona Malveze da. INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-HÍDRICAS DE DOIS SOLOS DO CERRADO MATOGROSSENSE NAS VARIÁVEIS PRODUTIVAS DO CAPIM HUMIDÍCOLA1. *Irriga*, [S.L.], v. 27, n. 4, p. 653-666, 20 dez. 2022. *Brazilian Journal of Irrigation and Drainage - IRRIGA*. <http://dx.doi.org/10.15809/irriga.2022v27n4p653-666>.

SÃO PAULO. Decreto nº 36.859, de 5 de junho de 1993. Cria o Parque Estadual do Juquery e dá providências correlatas. *Diário Oficial do Estado de São Paulo, Poder Executivo*, v. 103, n. 106, 8 jun. 1993. Seção I, p. 2-3.

SÃO PAULO. Decreto nº 44.099, de 12 de julho de 1999. Incorpora ao Parque Estadual do Juquery a área que especifica, situada no município de Franco da Rocha. *Diário Oficial do Estado de São Paulo, Poder Executivo*, v. 109, n. 130, 13 jul. 1999. Seção I, p. 2-3.

SÃO PAULO. Decreto nº 22.337, de 7 de junho de 1984. Cria a Estação Ecológica de Santa Bárbara e dá providências correlatas. *Diário Oficial do Estado de São Paulo, Poder Executivo*. Disponível em: <https://www.al.sp.gov.br/repositorio/legislacao/decreto/1984/decreto-22337-07.06.1984.html>. Acesso em: 12 ago. 2025.

TORRES, Iván; PARRA, Antonio; MORENO, José M.. Effects of spatial distance and woody plant cover on beta diversity point to dispersal limitation as a driver of community assembly during postfire succession in a Mediterranean shrubland. *Ecology And Evolution*, [S.L.], v. 12, n. 7, p. 1-14, jul. 2022. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.9130>.

VALLET, Jeanne; BEAUJOUAN, Véronique; PITHON, Joséphine; ROZÉ, Françoise; DANIEL, Hervé. The effects of urban or rural landscape context and distance from the edge on native woodland plant communities. *Biodiversity And Conservation*, [S.L.], v. 19, n. 12, p. 3375-3392, 3 ago. 2010. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9901-2>.

VELLEND, Mark. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review Of Biology*, [S.L.], v. 85, n. 2, p. 183-206, jun. 2010. University of Chicago Press. <http://dx.doi.org/10.1086/652373>.

VELLEND, Mark. *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press, 2016. JSTOR, <http://www.jstor.org/stable/j.ctt1kt82jg>. Accessed 24 July 2025.

WANG, Xugao et al. Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. *Journal Of Ecology*, [S.L.], v. 99, n. 6, p. 1382-1393, 13 jun. 2011. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01857.x>.

WEN, L. et al. (2024). Drivers of desert plant beta diversity on the qinghai–tibet plateau. *Ecology and Evolution*, 14(2). <https://doi.org/10.1002/ece3.10993>.

WILLIAMSON, M., & FITTER, A. The Varying Success of Invaders. *Ecology*, v. 77, n. 6, p. 1661–1666, 1996. <https://doi.org/10.2307/2265769>.

WILMSHURST, J. M.; ANDERSON, A. J.; HIGHAM, T. F. G.; WORTHY, T. H. Dating the late prehistoric dispersal of Polynesians to New Zealand using the commensal Pacific rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 105, n. 22, p. 7625–7629, 2008. DOI: 10.1073/pnas.0801507105

XAVIER, Rafael de Oliveira; LEITE, Marcelo Boccia; SILVA-MATOS, Dalva Maria da. Stress responses of native and exotic grasses in a Neotropical savanna predict impacts of global change on invasion spread. *Austral Ecology*, [S.L.], v. 42, n. 5, p. 562-576, 1 dez. 2016. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/aec.12475>.

ZARDETTO, Juliano; SIQUEIRA, Tadeu. The effects of white-popinac on regenerating seasonal semideciduous forests propagate across spatial scales. *Biological Invasions*, [S.L.], v. 26, n. 5, p. 1457-1470, 13 fev. 2024. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-024-03257-x>.

ZUFFO, Alan Mario; ZUFFO JÚNIOR, Joacir Mario; ZAMBIAZZI, Everton Vinicius; STEINER, Fábio. Seed quality response of *Urochloa humidicola* cv. Llanero to drying surfaces and environments<sup>1</sup>. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, [S.L.], v. 48, n. 3, p. 306-315, dez. 2018. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/1983-40632018v4851396>.

## APÊNDICE

Tabela S1 - Lista de espécies nativas amostradas

---

### Acanthaceae

---

*Dyschoriste serpyllum* (Nees) Kuntze

*Ruellia bulbifera* Lindau

*Ruellia geminiflora* Kunth

*Ruellia multifolia* (Nees) Lindau

---

### Amaranthaceae

---

*Alternanthera regelii* (Seub.) Schinz

Amaranthaceae sp 1

*Froelichia procera* (Seub.) Pedersen

*Gomphrena macrocephala* A.St.-Hil.

*Pfaffia gnaphaloides* (L.f.) Mart.

---

### Anacardiaceae

---

*Anacardium humile* A.St.-Hil.

---

### Anemiaceae

---

*Anemia raddiana* Link

---

### Apiaceae

---

*Eryngium canaliculatum* Cham. & Schldl.

*Eryngium junceum* Cham. & Schldl.

*Eryngium juncifolium* (Urb.) Mathias & Constance

---

### Apocynaceae

---

*Barjonia erecta* (Vell.) K.Schum.

*Blepharodon bicuspidatum* E.Fourn.

*Blepharodon pictum* (Vahl) W.D.Stevens

*Forsteronia glabrescens* Müll.Arg.

*Hemipogon acerosus* Decne.

*Mandevilla pohliana* (Stadelm.) A.H.Gentry

*Oxypetalum appendiculatum* Mart.

*Oxypetalum arnottianum* H.Buek ex E.Fourn.

*Oxypetalum capitatum* Mart.

---

**Aristolochiaceae**

---

*Aristolochia labiata* Willd.

---

**Asteraceae**

---

*Acanthospermum australe* (Loefl.) Kuntze

*Ageratum conyzoides* L.

*Aldama arenaria* (Baker) E.E.Schill. & Panero

*Ambrosia polystachya* DC.

*Aspilia foliacea* (Spreng.) Baker

*Aspilia reflexa* (Sch.Bip. ex Baker) Baker

*Baccharis aphylla* (Vell.) DC.

*Baccharis crispa* Spreng.

*Baccharis trinervis* Pers.

*Bidens gardneri* Baker

*Calea cymosa* Less.

*Calea triantha* (Vell.) Pruski

*Campuloclinium chlorolepis* (Baker) R.M.King & H.Rob.

*Chaptalia integerrima* (Vell.) Burkart

*Chaptalia piloselloides* (Vahl) Baker

*Chromolaena adenolepis* (Sch.Bip.) R.M.King & H.Rob.

*Chromolaena congesta* (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.

*Chromolaena hirsuta* (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.

*Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R.M.King & H.Rob.

*Chrysolaena obovata* (Less.) Dematt.

*Chrysolaena platensis* (Spreng.) H.Rob.

*Chrysolaena simplex* (Less.) Dematt.

*Clibadium armanii* (Balb.) Sch.Bip. ex O.E.Schulz

*Conyza bonariensis* (L.) Cronquist  
*Gyptis lanigera* (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.  
*Inulopsis scaposa* (DC.) O.Hoffm.  
*Lepidaploa chamissonis* (Less.) H.Rob.  
*Lepidaploa psilostachya* (DC.) H.Rob.  
*Lessingianthus bardanoides* (Less.) H.Rob.  
*Lessingianthus brevifolius* (Less.) H.Rob.  
*Lessingianthus cephalotes* (DC.) H.Rob.  
*Lessingianthus glabratus* (Less.) H.Rob.  
*Lessingianthus tomentellus* (Mart. ex DC.) H.Rob.  
*Lucilia adpressa* Sitowski, A.M.Teles & J.F.B.Pastore  
*Mikania cordifolia* (L.f.) Willd.  
*Mikania officinalis* Mart.  
*Noticastrum gnaphalioides* (Baker) Cuatrec.  
*Orthopappus angustifolius* (Sw.) Gleason  
*Podocoma bellidifolia* Baker  
*Porophyllum obscurum* (Spreng.) DC.  
*Praxelis* sp 1  
*Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC.  
*Pterocaulon angustifolium* DC.  
*Solidago chilensis* Meyen  
*Stenocephalum megapotamicum* (Spreng.) Sch.Bip.  
*Stevia collina* Gardner

---

### **Bignoniaceae**

---

*Anemopaegma acutifolium* DC.  
*Jacaranda decurrens* Cham.  
*Jacaranda rufa* Silva Manso  
*Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers

---

---

**Bromeliaceae**

---

*Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer

---

**Calophyllaceae**

---

*Kielmeyera variabilis* Mart. & Zucc.

---

**Campanulaceae**

---

*Lobelia camporum* Pohl

---

**Caryophyllaceae**

---

*Polycarpaea corymbosa* (L.) Lam.

---

**Celastraceae**

---

*Tontelea micrantha* (Mart.) A.C. Sm.

---

**Chrysobalanaceae**

---

*Leptobalanus humilis* (Cham. & Schltdl.) Sothers & Prance

---

**Convolvulaceae**

---

*Distimake digitatus* (Spreng.) A.R. Simões & Staples

*Distimake hirsutus* (O'Donnell) Petrongari & Sim.-Bianch.

*Evolvulus fuscus* Meisn.

*Evolvulus macroblepharis* Mart.

*Evolvulus riedelii* Meisn.

*Evolvulus sericeus* Sw.

*Ipomoea delphinioides* Choisy

*Ipomoea procurrens* Meisn.

*Jacquemontia ferruginea* Choisy

---

**Cucurbitaceae**

---

*Cayaponia espelina* (Silva Manso) Cogn.

*Melothria campestris* (Naudin) H. Schaef. & S.S. Renner

---

**Cyperaceae**

---

*Bulbostylis amambayensis* Barros

*Bulbostylis capillaris* (L.) C.B. Clarke

*Bulbostylis hirtella* (Schrad.) Urb.

*Bulbostylis junciformis* (Kunth) C.B.Clarke

*Bulbostylis scabra* (J.Presl & C.Presl) C.B.Clarke

*Bulbostylis sphaerocephala* (Boeckeler) C.B.Clarke

*Bulbostylis vestita* (Kunth) C.B.Clarke

*Cyperus aggregatus* (Willd.) Endl.

*Cyperus haspan* L.

*Fimbristylis autumnalis* (L.) Roem. & Schult.

*Fimbristylis dichotoma* (L.) Vahl

*Rhynchospora emaciata* (Nees) Boeckeler

*Rhynchospora rugosa* (Vahl) Gale

*Rhynchospora tenuis* Link

### **Eriocaulaceae**

*Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano

*Paepalanthus lundii* Körn.

### **Erythroxylaceae**

*Erythroxylum campestre* A.St.-Hil.

### **Euphorbiaceae**

*Croton didrichsenii* G.L.Webster

*Croton glandulosus* L.

*Croton lundianus* (Didr.) Müll.Arg.

*Euphorbia hyssopifolia* L.

*Euphorbia potentilloides* Boiss.

*Microstachys salicifolia* (Mart.) M.J.Silva

*Microstachys serrulata* (Mart.) F.Dietr

### **Fabaceae**

*Andira humilis* Mart. ex Benth.

*Centrosema bracteosum* Benth.

*Cerradicola decumbens* (Benth.) Chodat & Hassl.

*Cerradicola elliptica* (Desv.) Burkart  
*Cerradicola heringeri* (Burkart) L.P. Queiroz  
*Chamaecrista calycioides* (DC. ex Collad.) Greene  
*Chamaecrista desvauxii* (Collad.) Killip  
*Chamaecrista fagonoides* (Vogel) H.S. Irwin & Barneby  
*Chamaecrista flexuosa* (L.) Greene  
*Chamaecrista nictitans* (L.) Moench  
*Chamaecrista ramosa* (Vogel) H.S. Irwin & Barneby  
*Chamaecrista rotundifolia* (Pers.) Greene  
*Clitoria epetiolata* Burkart  
*Clitoria guianensis* (Aubl.) Benth.  
*Crotalaria maypurensis* Kunth  
*Crotalaria unifoliolata* Benth.  
*Crotalaria velutina* Benth.  
*Ctenodon falcatus* (Poir.) D.B.O.S. Cardoso, P.L.R. Moraes & H.C. Lima  
*Desmodium barbatum* (L.) Benth.  
*Desmodium incanum* (Sw.) DC.  
*Eriosema campestre* Benth.  
*Eriosema heterophyllum* Benth.  
*Eriosema longifolium* Benth.  
*Galactia benthamimana* Micheli  
*Mimosa alleniana* Morong  
*Mimosa daleoides* Benth.  
*Mimosa debilis* Humb. & Bonpl. ex Willd.  
*Mimosa dolens* Vell.  
*Mimosa gracilis* Benth.  
*Mimosa xanthocentra* Mart.  
*Stylosanthes bracteata* Vogel

*Stylosanthes gracilis* Kunth

*Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.

*Teramnus uncinatus* (L.) Sw.

*Zornia crinita* (Mohlenbr.) Vanni

*Zornia reticulata* Sm.

---

### **Heliotropiaceae**

---

*Euploca salicoides* (Cham.) J.I.M.Melo & Semir

---

### **Iridaceae**

---

*Pseudotrimezia juncifolia* (Klatt) Lovo & A.Gil

*Sisyrinchium restioides* Spreng.

*Sisyrinchium weirii* Baker

---

### **Lamiaceae**

---

*Amasonia hirta* Benth.

*Cantinoa plectranthoides* (Benth.) Harley & J.F.B.Pastore

*Eriope crassipes* Benth.

*Gymneia interrupta* (Pohl ex Benth.) Harley & J.F.B.Pastore

*Hyptis caespitosa* A.St.-Hil. ex Benth.

*Hyptis campestris* Harley & J.F.B.Pastore

*Medusantha eriophylla* (Pohl ex Benth.) Harley & J.F.B.Pastore

---

### **Lygodiaceae**

---

*Lygodium volubile* Sw.

---

### **Lythraceae**

---

*Cuphea micrantha* Kunth

*Cuphea thymoides* Cham. & Schlttdl.

---

### **Malpighiaceae**

---

*Aspicarpa pulchella* (Griseb.) O'Donell & Lourteig

*Banisteriopsis campestris* (A.Juss.) Little

*Banisteriopsis stellaris* (Griseb.) B.Gates

*Byrsonima guillemiana* A.Juss.

*Byrsonima intermedia* A.Juss.

*Byrsonima subterranea* Brade & Markgr.

*Camarea affinis* A.St.-Hil.

*Camarea hirsuta* A.St.-Hil.

*Janusia guaranitica* (A.St.-Hil.) A.Juss.

### **Malvaceae**

*Krapovickasia macrodon* (DC.) Fryxell

*Peltaea polymorpha* (A.St.-Hil.) Krapov. & Cristóbal

*Sida ciliaris* L.

*Sida glaziovii* K.Schum.

*Sida linifolia* Cav.

*Sida rhombifolia* L.

*Waltheria communis* A.St.-Hil.

### **Melastomataceae**

*Acisanthera alsinaefolia* (Mart. & Schrank ex DC.) Triana

*Cambessedesia espora* (A.St.-Hil. ex Bonpl.) DC.

*Chaetogastra gracilis* (Bonpl.) DC.

*Chaetogastra hieracioides* Schrank et Mart. ex. DC.

*Chaetogastra longistyla* (Cogn.) P.J.F.Guim. & Michelang.

*Chaetostoma armatum* (Spreng.) Cogn.

*Desmoscelis villosa* (Aubl.) Naudin

*Cissampelos glaberrima* A.St.-Hil.

### **Moraceae**

*Dorstenia brasiliensis* Lam.

### **Myrtaceae**

*Eugenia anomala* D.Legrand

*Psidium firmum* O.Berg

### **Orchidaceae**

*Galeandra junceoides* Barb.Rodr.

*Galeandra montana* Barb.Rodr.

---

**Oxalidaceae**

---

*Oxalis conorrhiza* Jacq.

---

**Passifloraceae**

---

*Passiflora cincinnata* Mast.

*Passiflora lepidota* Mast.

---

**Phyllanthaceae**

---

*Phyllanthus orbiculatus* Rich.

---

**Plantaginaceae**

---

*Scoparia dulcis* L.

---

**Poaceae**

---

*Agenium leptocladum* (Hack.) Clayton

*Andropogon bicornis* L.

*Andropogon leucostachyus* Kunth

*Andropogon virgatus* Desv.

*Anthaenantia lanata* (Kunth) Benth.

*Aristida circinalis* Lindm.

*Aristida jubata* (Arechav.) Herter

*Aristida megapotamica* Spreng.

*Aristida recurvata* Kunth

*Aristida torta* Trin. & Rupr.

*Arthropogon villosus* Nees

*Axonopus aureus* P. Beauv.

*Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhlmann.

*Axonopus marginatus* (Trin.) Chase

*Axonopus pellitus* (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase

*Axonopus pressus* (Nees ex Steud.) Parodi

*Axonopus siccus* (Nees) Kuhlmann.

*Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase

*Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze  
*Eragrostis leucosticta* Nees ex Döll  
*Eragrostis polytricha* Nees  
*Eragrostis solida* Nees  
*Gymnopogon foliosus* (Willd.) Nees  
*Imperata tenuis* Hack.  
*Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert  
*Panicum campestre* Nees ex Trin.  
*Panicum cervicatum* Chase  
*Panicum olyroides* Kunth  
*Panicum sellowii* Nees  
*Paspalum ammodes* Trin.  
*Paspalum gardnerianum* Nees  
*Paspalum hyalinum* Nees ex Trin.  
*Paspalum maculosum* Trin.  
*Paspalum mandiocanum* Trin.  
*Paspalum pilosum* Lam.  
*Paspalum plicatulum* Michx.  
*Paspalum usterii* Hack.  
*Schizachyrium condensatum* (Kunth) Nees  
*Schizachyrium microstachyum* (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R.Arrill. & Izag.  
*Schizachyrium tenerum* Nees  
*Setaria parviflora* (Poir.) Kerguélen  
*Setaria tenacissima* Schrad. ex Schult.  
*Setaria vulpiseta* (Lam.) Roem. & Schult.  
*Sporobolus aeneus* (Trin.) Kunth  
*Sporobolus cubensis* Hitchc.  
*Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze

*Trachypogon vestitus* Andersson

*Trichantheium cyanescens* (Nees ex Trin.) Zuloaga & Morrone

*Tristachya leiostachya* Nees

---

### **Polygalaceae**

---

*Asemeia hirsuta* (A.St.-Hil. & Moq.) J.F.B.Pastore & J.R.Abbott

*Monnina richardiana* A.St.-Hil. & Moq.

---

### **Polypodiaceae**

---

*Serpocaulon vacillans* (Link) A.R.Sm.

---

### **Portulacaceae**

---

*Portulaca mucronata* Link

---

### **Rosaceae**

---

*Rubus brasiliensis* Mart.

---

### **Rubiaceae**

---

*Borreria latifolia* (Aubl.) K.Schum.

*Borreria multiflora* (DC.) Bacigalupo & E.L.Cabral

*Borreria paulista* E.L.Cabral & Bacigalupo

*Borreria poaya* (A.St.-Hil.) DC.

*Borreria pulchristipula* (Bremek.) Bacigalupo & E.L.Cabral

*Borreria tenella* (Kunth) Cham. & Schldl.

*Borreria verticillata* (L.) G.Mey.

*Borreria warmingii* K.Schum.

*Coccocypselum lymansmithii* Standl.

*Cordia obtusa* (K.Schum.) Kuntze

*Declieuxia cordigera* Mart. & Zucc. ex Schult. & Schult.f.

*Declieuxia fruticosa* (Willd. ex Roem. & Schult.) Kuntze

*Galianthe centranthoides* (Cham. & Schldl.) E.L.Cabral

*Galianthe grandifolia* E.L.Cabral

*Galium noxium* (A.St.-Hil.) Dempster

*Hexasepalum teres* (Walter) J.H.Kirkbr.

*Palicourea rigida* Kunth

*Richardia brasiliensis* Gomes

*Richardia grandiflora* (Cham. & Schltl.) Steud.

*Sipanea hispida* Benth. ex Wernham

---

### **Sapindaceae**

---

*Serjania lethalis* A.St.-Hil.

---

### **Sapotaceae**

---

*Pouteria subcaerulea* Pierre ex Dubard

*Pradosia brevipes* (Pierre) T.D.Penn.

---

### **Smilacaceae**

---

*Smilax brasiliensis* Spreng.

*Smilax fluminensis* Steud.

*Smilax polyantha* Griseb.

---

### **Solanaceae**

---

*Schwenckia americana* Rooyen ex L.

*Solanum didymium* Dunal

*Solanum palinacanthum* Dunal

---

### **Turneraceae**

---

*Piriqueta aurea* (Cambess.) Urb.

*Piriqueta rosea* (Cambess.) Urb.

---

### **Verbenaceae**

---

*Lantana camara* L.

*Lippia lupulina* Cham.

*Lippia stachyoides* Cham.

---

### **Xyridaceae**

---

*Abolboda pulchella* Humb.

*Xyris asperula* Mart.

*Xyris uninervis* Malme