



ISSN:1984-2295

Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgf>



Conexões biogeográficas de savanas brasileiras: partição da diversidade marginal e disjunta e conservação do trópico ecotonal setentrional em um *hotspot* de biodiversidade

Joxleide M. Costa-Coutinho¹, Mário. A.G. Jardim², Antonio A.J.F. Castro³, Arleu B. Viana-Junior⁴

¹ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Piauí-UFPI/Campus Prof.^a Cinobelina Elvas, Bom Jesus, Brasil., Discente de doutorado do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Evolução-PPGBE, Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG, Belém, Brasil. joxleide@ufpi.edu.br. ² Pesquisador, Docente do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG, Belém, Brasil. jardim@museu-goeldi.br. ³ Departamento de Biologia, Centro de Ciências da Natureza, UFPI/Campus Petrônio Portela, Teresina, Brasil. alberto Jorgecastro@gmail.com. ⁴ Laboratório de Ecologia de Insetos, Coordenação de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi-MPEG, Belém, Brasil. arleubarbosa@gmail.com.

Artigo recebido em 07/08/2019 e aceito em 20/12/2019

RESUMO

As savanas neotropicais estão distribuídas predominantemente no território brasileiro na forma de fitofisionomias que variam de Campo limpo de Cerrado a Cerradão. A variabilidade na riqueza é tão marcante que menos de 15% da diversidade é mantida ao longo de sua abrangência. Para contribuir com o entendimento dos padrões de distribuição da vegetação do Cerrado e com a diferenciação das comunidades ecotonais setentrionais, utilizou-se um banco de dados com 482 comunidades de Cerrado *sensu lato*, em diferentes expressões florísticas, que acumulou 1.221 espécies lenhosas. Calculou-se padrões de composições similares entre comunidades (floras “areais”, características de cada área), destacando as concentrações florísticas setentrionais, e evidenciou-se elevado grau de β -diversidade mediante a formação de nove floras sinareais. Tais níveis de rotatividade atestam que numerosas unidades de conservação em diferentes regiões são necessárias para proteger toda a diversidade de espécies, fisionomias e funcionalidades dos cerrados. Os resultados fornecem uma atualização e complementação científica na qual os tomadores de decisão nacionais podem contextualizar o significado mesológico dos cerrados brasileiros como condutores ambientais conectados a um sistema em maior escala. Palavras-chave: Cerrado, diversidade beta, fitogeografia, ecótono, flora sinareal, savanas marginais e disjuntas.

Biogeographic connections of Brazilian savannas: partition of marginal and disjunct diversity and conservation of northern ecotonal tropics in a biodiversity hotspot

ABSTRACT

The neotropical savannas are distributed predominantly in the Brazilian territory in the form of phytophysiognomies that vary from open scrubs (Sparse Cerrado) to woodland (Cerradão) areas. The variability in richness is so remarkable that less than 15% of diversity is maintained throughout its range. To contribute to the understanding of the distribution patterns of the Cerrado vegetation and to the differentiation of northern ecotonal communities, a database of 482 communities of Cerrado *sensu lato*, in different floristic expressions, that accumulated 1.221 woody species was used. Similar composition patterns were calculated between communities (“areal” floras, typical of each area), highlighting the northern floristic concentrations, and a high degree of β -diversity was evidenced by the formation of nine synareal floras. These levels of turnover attest that numerous protected areas in different regions are necessary to protect all species diversity, physiognomies and functionalities of the cerrados. The results provide an update and scientific complementation in which national decision makers can contextualize the mesological meaning of Brazilian cerrados as environmental conductors connected to a larger scale system.

Keywords: Cerrado, beta diversity, phytogeography, ecotone, synareal flora, marginal and disjunct savannas.

Introdução

As savanas tropicais são sistemas dinâmicos naturais de campos e florestas abertas que cobrem cerca de 20% da superfície terrestre do planeta (Lehmann et al., 2014) e de 15 a 24,6 milhões de km² da América do Sul, África e Ásia (Silva e Bates, 2002). Juntamente com os campos tropicais (plantas C4) são os mais extensos biomas inflamáveis que hoje ocupam um quinto da superfície terrestre do mundo e necessitam de rigorosa atenção (Lehmann et al., 2014). Designado de complexo vegetacional, o Cerrado (Savana em um contexto de padrões globais) apresenta relações ecológicas e fisionômicas homólogas a outras savanas existentes na África, Ásia e Austrália (Lenza et al., 2017).

No Brasil, em decorrência de sua extensa área de ocorrência, o domínio biogeográfico do Cerrado é caracterizado por um mosaico de tipologias vegetais que formam um gradiente estrutural que abrange campos (Campo limpo), savanas (Cerrado *sensu stricto*) e florestas (Cerradão) (Durigan e Ratter, 2016), especialmente em ecótonos com os domínios circundantes, como a Amazônia, a Mata Atlântica, a Caatinga e o Pantanal (MMA, 2019). Ecótono é um conceito funcional ecológico relacionado ao contato entre diferentes sistemas ecológicos, diferenciando-se, em termos conceituais, de borda e fronteira (Milan e Moro, 2016). Extensas faixas marginais e disjuntas do Cerrado, mesmo àquelas não situadas na borda espacial do domínio, apresentam aspectos ecológicos e composicionais de transição com outros ambientes (Vieira et al., 2019).

Nessas condições, o Cerrado é considerado um *hotspot* global de biodiversidade devido à sua rica diversidade e endemismo e à intensa pressão antropogênica que ameaça drasticamente sua área original (Myers et al., 2000). Sua flora apresenta ampla variação regional na composição de espécies (Ratter et al. 2011) e extensa ocorrência, estimada em 13.140 espécies de plantas vasculares (Fernandes et al., 2016), das quais pelo menos seis mil são lenhosas, com elevado grau de endemismo (MMA, 2019). Essa biodiversidade também é favorecida pelo elevado potencial aquífero das nascentes das três maiores bacias hidrográficas da América do Sul (Amazônica/Tocantins, São Francisco e Prata) (MMA, 2019).

A Plataforma Intergovernamental de Políticas Científicas sobre Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos (IPBES, 2019) expediu um relatório atualizado sobre o alarmante declínio da biodiversidade, crescente em escalas sem precedentes e apontou a fragilidade deste bioma, evidenciada no fato de que o Cerrado possui a

menor porcentagem de áreas sobre proteção integral. Apenas 8,21% de seu território é legalmente protegido por unidades de conservação; desse total, 2,85% são unidades de conservação de proteção integral e 5,36% de unidades de conservação de uso sustentável, incluindo Reservas Particulares do Patrimônio Nacional (RPPN) (0,07%) (MMA, 2019).

Uma vez que a predominância do domínio das terras do Cerrado é privada, os desmatamentos e incêndios ocorrem cada vez mais de forma acelerada. Souchie et al. (2017) esclarece que o fogo historicamente influenciou a extensão e composição dos ecossistemas de pradarias e savanas tropicais, mas dentro de certas restrições físicas naturais e que o aumento nessas taxas evidencia o descuido do poder público e a necessidade de uma gestão mais verticalizada e eficaz para a preservação do patrimônio ambiental do Cerrado.

A diversidade e a distribuição de assembleias savanóides na região Neotropical é subestimada, uma vez que as espécies interagem diferente em resposta a mosaicos geográficos, altitudinais e climáticos (Castro e Martins, 1999) e revisões taxonômicas têm mostrado que muitas subespécies representam espécies novas ou sinonímias (BFG, 2018). Por outro lado, os padrões gerais de endemismos, principalmente para herbáceas, têm sido investigados e a integração de diferentes ferramentas analíticas (dados moleculares, morfológicos e ecológicos) contribui para esses avanços. Entre os desafios atuais está o entendimento fitogeográfico em complexos ecotonais em regiões específicas, como as savanas alagadas de *Copernicia* (Complexo de Campo Maior-PI) (Barros et al., 2016) e rupestres de baixa altitude (fronteira entre Piauí e Ceará) (Costa e Castro, 2007; Castro et al. 2012; Oliveira et al., 2019a; b) ou locais sob ameaça de antropoeventos (expansão agrícola e mineradora).

Em virtude da importância que representa em diferentes aspectos do conhecimento físico, biológico ou cultural (biodiversidade, hidrografia, climatologia, etnoculturas) no território nacional e dos riscos crescentes, atualmente o Cerrado é uma das formações vegetais mais estudadas no Brasil (Andrade et al., 2019). À contraponto, existe notável atraso em publicações de biogeografia disponíveis em mesoescala. Abordagens fitogeográficas das savanas centrais foram amplamente discutidas, com destaque para Castro e Martins (1999), Mendonça et al. (2008), Durigan et al. (2003); Felfili et al. (2004) e Ratter et al. (2011) e são unânimes em apontar a singularidade do Cerrado no aspecto da diversidade de

ambientes, enriquecidos pelo constante contato biológico com os Biomas vizinhos. Contudo, por conveniências na comparação da diversidade beta, as savanas das regiões Norte e Nordeste foram excluídas ou subavaliadas, como abordado por Bridgewater et al. (2004). Ademais, para efeitos de planejamento e execução de políticas sustentáveis, geralmente são consideradas unicamente as áreas nucleares do Cerrado, deixando as expressões marginais e encaves disjuntos em situação de risco e excluídos dos programas conservacionistas (MMA, 2019).

Os resultados desta pesquisa ampliam o conhecimento dos cerrados do Brasil e podem subsidiar melhores ações para a conservação da biodiversidade em ecossistemas oreádicos. Portanto, este estudo objetivou reavaliar os relacionamentos florísticos de áreas contínuas, marginais e disjuntas de Cerrado, analisando aspectos sinecológicos, de uniformidade e ecotonicidade, das espécies lenhosas, por meio da interação em sítios com maior diversidade e restrição espacial (flora “areal”), para fins de atualização do assunto, através da ampliação de

dados em áreas subamostradas das regiões centro-setentrionais brasileiras (Norte e Nordeste).

Material e Métodos

Abrangeu o território brasileiro coberto pelo Cerrado *sensu lato* ao longo da continuidade do Bioma, de suas margens (bordas) e porções disjuntas (enclaves de savanas amazônica e estépica); incidindo sobre ambientes tipicamente savânicos ou em gradientes com biomas adjacentes (Figura 1). É o segundo maior bioma da América do Sul e ocupa um espaço estimado de 2.036.448 km² (cerca de 22%) do território nacional (IBGE, 2004), mas que segundo análises do ano de 2002 da base de cobertura vegetal do Ministério do Meio Ambiente do Brasil (MMA, 2007), equivale a cobertura vegetal nativa de apenas 46,74% do Bioma, em suas diversas fitofisionomias, uma vez que engloba um gradiente de formações savânicas que vão desde pradarias abertas, até o cerradão referentes, respectivamente, às áreas não florestadas (23,68%) e florestadas (36,73%) do Bioma.

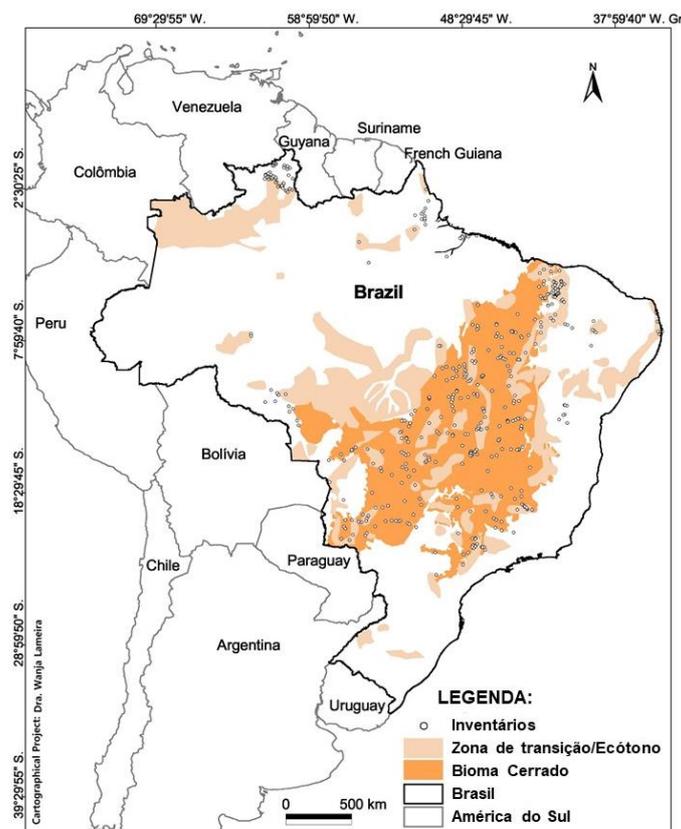


Figura 1. Distribuição esquemática do bioma Cerrado e ecótonos com outros biomas brasileiros exibindo as 482 áreas analisadas (notar sobreposição de pontos próximos). Adaptado a partir de Veloso, Rangel Filho e Lima (1991).

Para os dados florísticos utilizou-se um conjunto de 482 listas florísticas distribuídas em

áreas de Cerrado em toda extensão do Bioma no Brasil, produzida a partir da rede de dados

disponibilizadas por Ratter et al. (2011), obtidas em 367 levantamentos e acessíveis em <http://cerrado.rbge.org.uk>, e adicionadas 115 novas amostras, destas 94 são provenientes do banco de dados da Flora dos Cerrados do Nordeste brasileiro (acrônimo FLORACENE), organizada por Castro et al. (2010) e Vieira et al. (2019) e 21 são inventários inéditos deste estudo implantados em áreas sem registros de levantamento, ampliando a cobertura dos cerrados setentrionais. Isso permitiu ampliar a listagem de ocorrência da flora lenhosa do Cerrado *lato sensu* em toda sua extensão, bem como em contato ou interpenetrada em biomas circunvizinhos, como as savanas amazônicas, estépicas e litorâneas, a partir de inventários ecológicos de avaliação rápida, publicadas ou inéditas, incorporando árvores e lianas (plantas lenhosas com altura superior a 2m) e arbustos (lenhosas ou semilenhosas entre 0,2m e 2m), advindos de diferentes protocolos amostrais, mas que preveem uma aceitável comparação atestada por diferentes autores (Castro et al., 2010; Ratter et al., 2011).

Inicialmente uma extensa exploração foi realizada para filtragem das plantas lenhosas e padronização de uma matriz geral. Para os metadados, adotou-se o cuidado de não haver duplicidade de inventários e de considerar unicamente as formações arbustivo-arbóreas do Bioma segundo Ribeiro e Walter (2008). Por tratar-se de uma matriz binária (presença/ausência) de espécies por localidade, não se aplicou critérios seletivos de diâmetro e altura dos indivíduos lenhosos ou do tamanho da área amostral. A lista dos taxa identificados a nível específico foi baseada no sistema APG IV (2016) e os nomes e sinônimos das espécies atualizados seguindo os bancos de dados eletrônicos da Lista de Espécies da Flora do Brasil (www.floradobrasil.jbrj.gov.br) e dos Trópicos (www.tropicos.org), salvo raros conflitos em que especialistas botânicos foram consultados.

A base preliminar de dados coligiu 25.856 registros de ocorrência de 1.221 espécies em 482 inventários ao longo de 19 estados e o Distrito Federal. As áreas com menos de quatro espécies presentes ($n=14$) e espécies com uma única ocorrência (*singleton*=395) foram removidas da base de análises. Dentro do método adotado, verificou-se que inventários em formações disjuntas (savânicas amazônicas ou estépicas na Bahia) registraram baixa diversidade ($\alpha \leq 4$) e igualmente algumas composições ecotonais tiveram espécies únicas (395 espécies ocorreram apenas uma vez, comum a ecossistemas vizinhos) e foram retiradas sem abstrair da flora

característica do Cerrado e, evitando assim, maiores vieses gerados pelo efeito das ausências compartilhadas em outras áreas (Borcard e Legendre, 2002; Ratter et al., 2011; Carlos-Junior et al., 2019).

O conjunto de dados final conteve 468 amostras e 826 espécies [excluído 395 (32%) unicatas, encontradas em apenas um local]. Este foi inicialmente estudado por meio de uma análise de agrupamento e árvores de consenso, usando dissimilaridade de Sørensen como medida de distância e o método de pareamento não ponderado com média aritmética (*unweighted pair-group method with arithmetic mean*, UPGMA) como método de ligação. Mediante experimentação de outros índices de distância e métodos de agrupamento, este se mostrou o mais válido (correlação cofenética=0,91) e exibiu uma árvore de consenso com dez grupos, cujas algumas relações não foram bem resolvidas, configurando discrepâncias na amostra. Para fins de categorização, foi averiguado as similaridades entre interações de floras (“*syn*” - simultâneo) características de subáreas (flora “areal”) (Castro e Martins, 1999) e atribuído o termo “sinareal” à nove metacomunidades dos cerrados obtidas no método (doravante CSA - cerrado sinareal). Abordagens fitogeográficas das savanas centrais foram amplamente discutidas e convenientemente as savanas das regiões Norte e Nordeste foram excluídas ou subavaliadas, por esta razão este trabalho dará maior foco aos CSAs marginais e disjuntos setentrionais.

Para atualizar o reconhecimento das principais diferenciações florísticas de savanas brasileiras e descrever as afinidades sinérgicas entre elas, foram realizadas análises de classificação e de partição da diversidade, operacionalizando as análises no *software* estatístico R (R Core Team, 2019), usando principalmente os pacotes *vegan*, *betapart*, *dendextend* e *stats*. As distâncias florísticas pareadas foram calculadas usando o índice de dissimilaridade de Sørensen (o maior peso é dado ao número de duplas presenças) (Borcard et al., 2011). A dissimilaridade de Simpson entre os grupos também foi calculada por este ser menos afetado pela variação na riqueza de espécies e para fins de comparação entre os índices, numa matriz espelhada.

As hipóteses de agregação das áreas empregaram o agrupamento hierárquico aglomerativo médio UPGMA, em que o grupo é formado com base na média das distâncias dos elementos entre uma área e todas as outras áreas desse grupo (matriz x sites) (Borcard et al., 2011).

Após as análises gerais de agrupamento, foram editadas as listas de espécies para cada grupo em uma listagem única, categorizou-se as relações entre os grupos “sinareais” e refez-se as análises de agrupamento (matriz x grupo florístico).

Usando as listas de espécies agrupadas para cada grupo florístico, foram calculadas as decomposições da diversidade β , por meio dos índices de dissimilaridade de locais múltiplos de Sørensen ($\beta_{SØR}$) e de Simpson (β_{SIM}), entre todas as áreas e entre os grupos sinareais, para verificar os processos que predominam entre as assembleias (taxa de *turnover* - β_{SIM} e de aninhamento - β_{NES} da diversidade) (Baselga, 2010), estimando compartilhamento, substituição e perda de espécies em gradiente espacial e inferindo sobre a formação de floras “areais” e espécies raras para fins de planejamento da conservação de locais “singulares”.

Resultados

Diversidade de Espécies

Foram registradas 25.856 plantas lenhosas, das quais 395 espécies (32%) ocorreram uma única

vez (*singleton*, rara por amostragem) (Tabela 1), o que configura um acréscimo aos metadados utilizados de 115 inventários recentes e/ou inéditos e 273 espécies adicionadas. A diversidade γ esteve representada por 1.221 espécies registradas a partir de 482 amostragens, envolvendo 19 estados e o Distrito Federal (Tabela 2). A listagem atualizada abrangeu a ocorrência de 89 famílias e 379 gêneros em unidades de cerrados e trechos ecotonais. A Tabela 2 lista as espécies lenhosas com maior ocorrência nos cerrados averiguados.

A média da diversidade alfa foi de 53,5 espécies por localidade, desvio padrão de 31,0 e mediana de 53,6. A riqueza nas comunidades variou de 5 a 209 espécies. Consultando a Flora Brasileira 2020 (BFG 2018), as espécies analisadas são predominantemente nativas do Brasil, 1.032 (84,6%) são notoriamente encontradas em ambientes savânicos e características do Cerrado *sensu lato*, ao passo que 61,2% ocorrem exclusivamente no Bioma e 38,8% são compartilhadas com províncias adjacentes e tidas como ecotonais (Tabelas 1 e 3 e Figura 2).

Tabela 1. Detalhamento dos grupos sinareais de cerrado (CSA): número de inventários (N), diversidade alfa (S), média (Me) e mediana (Md) de espécies por amostras no grupo, porcentagem de espécies exclusivas (ExS), porcentagem de espécies raras por amostragem (R). A síntese foi baseada nos dados filtrados, excluindo as áreas com diversidade inferior a quatro espécies.

Cerrado Sinareal (CSA)	N	S	Me	Md	% Ex	% R
1) Marginal do Nordeste-Central	4	110	39.5	46	28.2	66.4
2) Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste	7	94	24.9	23	37.2	52.1
3) Disjunto do Nordeste Meridional	4	113	38.3	26	35.4	72.5
4) Disjunto do Norte (Guiana +Humaitá)	55	166	11.7	9	34.9	54.2
5) Marginal Litorâneo do Nordeste	7	186	39.4	34	22.0	68.8
6) Marginal do Sudoeste	10	154	36.2	33.5	5.2	46.1
7) Contínuo do Planalto Central-Araguaiense	1	41	-	-	4.9	-
8) Contínuo do Planalto Central	292	764	68.6	63.5	50.9	26.1
9) Marginal do Nordeste Setentrional	88	482	45.2	42	29.7	41.1
Total	468	1.221	38	33.5	61.2	32.3

Tabela 2. Espécies lenhosas presentes em mais de cinco grupos de cerrados sinareais. Entre parênteses o número de inventários florísticos em que foram registradas. Nat – nativa do Brasil; G – generalista; E – especialista do Cerrado; Dom – registro em outros domínios fitogeográficos (Am: Amazônia, Ca: Caatinga, MA: Mata Atlântica, Pa: Pantanal, Pp: Pampa).

Espécies	Nat	G/E	Dom	M.NE-Ct	D.NE.Lit-E	D.NE-Md	D.N-Gu	M.NE-Lit	M.SO	C.PC-Ar	C.PC	M.NE-N	Σ
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell. (78)	X	G	Am/Ca/MA/Pa	X	X		X				X	X	5
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook. f. (191)	X	G	Am/Ca/MA/Pa	X			X	X	X		X	X	6
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. (138)	X	G	Ama		X		X		X		X	X	5
<i>Anacardium occidentale</i> L. (206)	X	G	Am/Ca/MA/Pa/Pp		X		X	X			X	X	5
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan (53)	X	G	Ca/MA	X	X			X	X		X	X	6
<i>Annona coriacea</i> Mart. (237)	X	E	Am/Ca/Pa			X		X	X		X	X	5
<i>Antonia ovata</i> Pohl (63)	X	G	Am/MA			X	X		X		X	X	5
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.(228)	X	G	Am/MA				X	X	X		X	X	5
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth (352)	X	G	Am/Ca/MA/Pa		X	X	X	X	X		X	X	7
<i>Byrsonima gardneriana</i> A.Juss. (9)	X	E	Am/Ca/MA	X	X		X				X	X	5
<i>Byrsonima sericea</i> DC. (42)	X	G	Am/Ca/MA		X	X		X	X		X	X	6
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC. (180)	X	E	Am/Ca/MA		X	X	X	X			X	X	6
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. (252)	X	G	Am/Ca/MA/Pa/Pp		X	X	X	X	X		X	X	7
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul (54)	X	G	Am/Ca/MA/Pa		X			X	X		X	X	5
<i>Cereus jamacaru</i> DC. (33)	X	G	Ca	X				X	X		X	X	5
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.(40)	X	G	Am/Ca/MA	X			X	X	X		X	X	6
<i>Combretum leprosum</i> Mart. (51)	X	G	Am/Ca/MA	X				X	X		X	X	5
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (163)	X	G	Am/Ca/MA					X	X	X	X	X	5
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.(18)	X	G	Ca/MA/Pp	X				X	X		X	X	5
<i>Curatella americana</i> L. (332)	X	G	Am/Ca/MA		X		X	X	X	X	X	X	7
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers (150)	X	E	Am/Ca/MA			X	X		X	X	X	X	6
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil. (209)	X	E	Am			X	X	X			X	X	5
<i>Eugenia flavescens</i> DC. (10)	X	G	Am/Ca/MA	X				X	X		X	X	5
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC. (15)	X	G	Am/Ca/MA	X	X		X	X			X	X	6
<i>Genipa americana</i> L. (26)	X	G	Am/Ca/MA/Pa				X	X	X		X	X	5
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. (92)	X	G	Am/Ca/MA		X			X	X		X	X	5
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltdl. (114)	X	G	Am/Ca/MA		X			X	X		X	X	5
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes (199)	X	E	Am/Ca/MA	X	X		X	X			X	X	6
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos (45)	X	G	Am/Ca/MA/Pa	X				X	X	X	X	X	6

<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.O.Grose (92)	X	G	Am/Ca/MA/Pa	X			X	X	X		X	X	6
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson (51)	X	E	Am			X	X	X			X	X	5
<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc. (110)	X	G	Am/Ca/MA		X		X	X			X	X	5
<i>Hirtella racemosa</i> Lam. (11)	X	G	Am/Ca/MA		X		X	X			X	X	5
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne (284)	X	G	Am/Ca/Pa	X		X		X	X		X	X	6
<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil. (203)	X	E	Am/Ca	X				X	X	X	X	X	6
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl. (73)	X	G	Am/MA				X		X	X	X	X	5
<i>Matayba guianensis</i> Aubl. (95)	X	G	Am/MA/Pa			X	X	X	X	X	X	X	6
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana (148)	X	G	Am/Ca/MA		X	X	X		X	X	X	X	7
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão (99)	X	G	Ca/MA	X				X	X		X	X	5
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. (129)	X	G	Am/Ca/MA/Pa		X	X	X	X	X		X	X	7
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl. (57)	X	E	Am/Ca/MA				X		X	X	X	X	5
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth. (225)	X	G	Am/Ca/MA			X		X	X		X	X	5
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand (109)	X	G	Am/Ca/MA		X		X	X	X	X	X	X	7
<i>Psidium guineense</i> Sw. (39)	X	G	Am/Ca/MA			X		X	X		X	X	6
<i>Qualea grandiflora</i> Mart. (346)	X	E	Am/Ca/MA					X	X	X	X	X	5
<i>Qualea parviflora</i> Mart. (335)	X	E	Am/Ca/MA					X	X	X	X	X	5
<i>Roupala montana</i> Aubl. (203)	X	G	Am/Ca/MA				X		X	X	X	X	5
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong (16)	X	G	Am/Ca/MA			X			X		X	X	5
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore (249)	X	G	Am/Ca/MA/Pa				X	X	X		X	X	5
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima(194)	X	E	Am/Ca					X	X	X	X	X	5
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. (118)	X	G	Am/Ca/MA/Pa		X		X	X	X		X	X	6
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy (25)	X	G	Am/Ca/MA		X		X	X			X	X	5
<i>Vitex polygama</i> Cham. (22)	X	G	Am/Ca/MA	X	X		X	X		X	X	X	5
<i>Ximenia americana</i> L. (48)	X	G	Am/Ca/MA	X	X			X	X		X	X	6
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart. (184)	X	E	Am				X		X	X	X	X	5
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam. (53)	X	G	Am/Ca/MA/Pa/Pp	X		X		X	X		X	X	5
TOTAL	-	-	-	18	23	16	35	45	44	16	56	55	-

Tabela 3. Áreas de Cerrado compiladas nesse estudo. Número de inventários (N), número de espécies (S), média (Me) de espécies por amostras no Estado, número de espécies raras (unicatas registradas em apenas um inventário - Uni). [Compilação de N/Região Geográfica: NE-160; CO-122; N-118; SE-67; S-1]. Entre parênteses o número de sites com composição inferior à quatro espécies.

Estado Federativo	N	S	Me	Uni
Amapá-AP	12	57	16.2	15
Amazonas-AM	2	84	49.5	69
Bahia-BA	29(-1)	271	46.5	118
Ceará-CE	7	144	32.3	96
Distrito Federal -DF	13	255	97.3	73
Goiás-GO	34	297	75.6	67
Maranhão-MA	39	365	50.5	173
Mato Grosso do Sul-MS	33	256	59.1	67
Mato Grosso-MT	42	375	72.0	129
Minas Gerais-MG	49	401	68.2	117
Paraíba-PB	4	69	28.0	40
Paraná-PR	1	78	-	-
Pará-PA	11	181	34.2	92
Pernambuco-PE	1	17	-	-
Piauí-PI	79	481	44.6	191
Rio Grande do Norte-RN	2	41	22.5	37
Rondônia-RO	10	168	42.3	58
Roraima-RR	48(-13)	57	6.5	25
São Paulo-SP	18	318	85.4	119
Tocantins-TO	48	277	71.8	72

Correlações florísticas e turnover

Em virtude da flora “areal” do Cerrado *sensu lato* do Brasil não apresentar constância na composição e adotando os termos de Castro e Martins (1999), nomeou-se, sob análise mais ampla, de “sinareal” as regiões biogeográficas florísticas cujas assembleias apresentaram interações da composição mais similares entre si e com as áreas oreádicas. Pelas análises gerais de agrupamento pelo método UPGMA usando como medida de distância o índice de dissimilaridade de Sørensen, evidenciou-se a formação de nove cerrados sinareais (CSA): i) Marginal do Nordeste-Central (M.NE-Ct); ii) Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste (D.NE.Lit-E); iii) Disjunto do Nordeste Meridional (D.NE-Md); iv) Disjunto do Norte-Guianense e Humaitá (D.N-Gu); v) Marginal Litorâneo do Nordeste (M.NE-Lit); vi) Marginal do Sudoeste (M.SO); vii) Contínuo do Planalto Central-Araguaense (C.PC-Ar); viii) Contínuo do Planalto Central (C.PC); ix) Marginal do Nordeste Setentrional (M.NE-N) (Figuras 2 e 3). Valores espelhados das dissimilaridades de Sørensen e Simpson entre os CSAs são apresentados na Tabela 4.

As afinidades entre os grupos florísticos foram similares tanto na análise das áreas (Figura 2) como na que categorizou as listas de espécies dessas áreas em grupos florísticos sinareais, com alteração no posicionamento do grupo CSA.C.PC-Ar (Figura 3). Devido ao grande número de dados,

muitos deles configurando ecótonos ambientais, a dissimilaridade de Sørensen entre os locais apresentaram porcentagem considerável de valores empatados, implicando mutabilidade na classificação dos clados e configuração de outras possíveis árvores equivalentes.

Em detalhamento às semelhanças florísticas, uma triangulação espacial é evidenciada por floras disjuntas, marginais e contínuas que compõem a heterogênea savana brasileira. Maior similaridade foi detectada entre as disjunções amazônicas (D.N-Gu), embora os fragmentos estejam localizados a uma grande distância um do outro e apresentem composição variável. Igualmente conspícuos, nos grupos nordestinos M.NE-Ct, D.NE.Lit-E e D.NE-Md observou-se maior irradiação de metacomunidades de evolução independente e estes foram floristicamente mais distintos, formando os primeiros ramos de separação no dendrograma. Isso deveu-se ao reduzido número de espécies compartilhadas com os demais grupos já que estes apresentam ambientes mais xéricos (Tabelas 1, 5, 6 e Figura 2). Como nestes grupos, a representatividade das espécies próprias de Cerrado nos subgrupos méxicos ocidentais (M.SO e C.PC-Ar) confirma os vínculos estruturais e florísticos dessas savanas com os outros agrupamentos de Cerrado, mas um reforço nos estudos florísticos e fitossociológicos facilitariam a compreensão das relações florísticas

marginais e disjuntas com os demais domínios fitogeográficos. Os grupos restantes formaram *clusters* subsequenciados em diferentes ordens e

maiores compartilhamentos, culminando em dois grandes aglomerados (C.PC e M.NE-N).

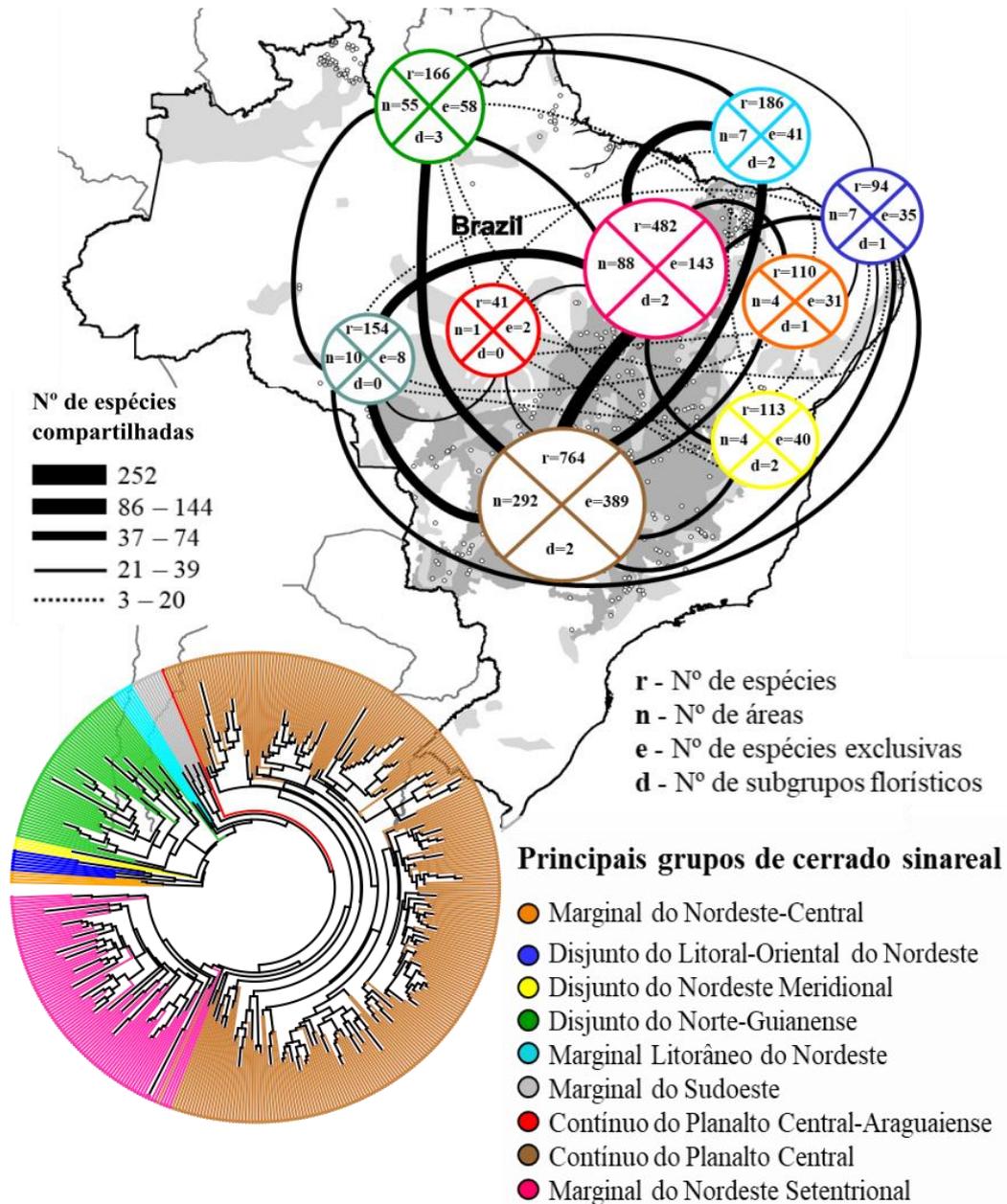


Figura 2. Principais grupos lenhosos de cerrado sinareal (CSA) e padrões geográficos de interrelação específica entre os grupos, baseados no agrupamento UPGMA de 482 áreas adotando o índice de dissimilaridade de Sørensen. As cores dos círculos correspondem aos grupos formados, os tamanhos são proporcionais à riqueza de espécies por grupo e as espessuras das linhas representam o compartilhamento de espécies.

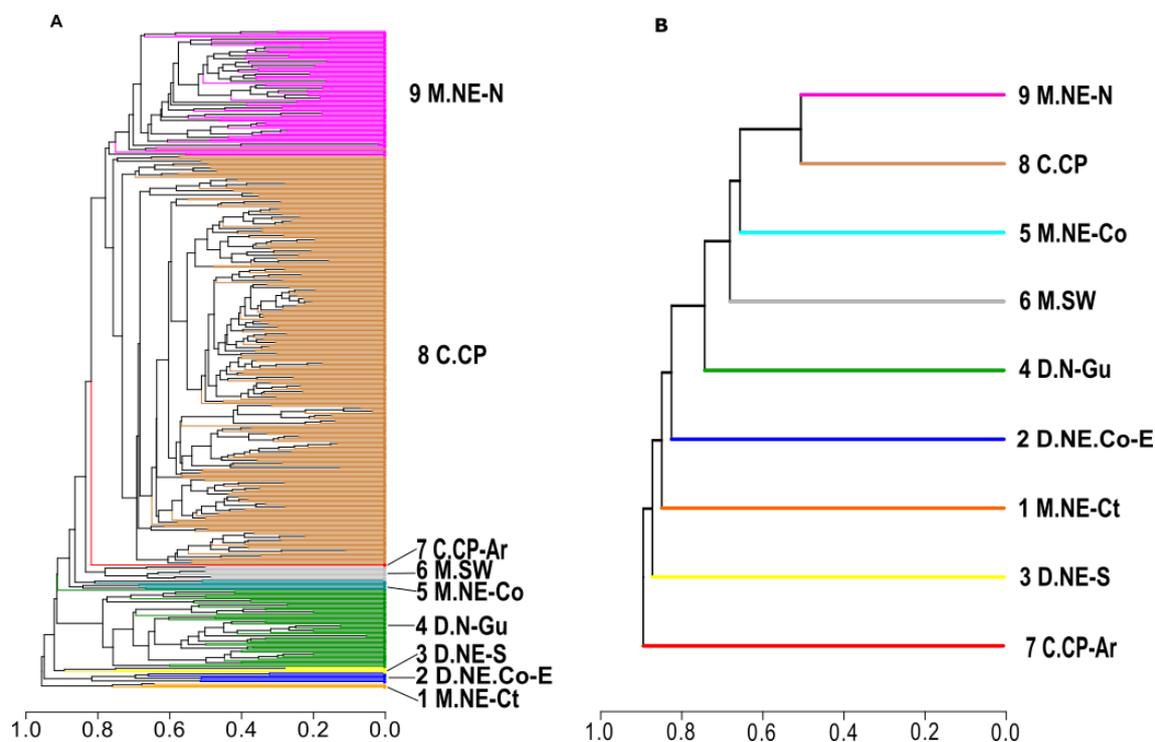


Figura 3. Classificação hierárquica comparativa dos 10 grupos entre todas as áreas (**A** - matriz x sites) e entre os grupos sinareais de Cerrado (**B** - matriz x grupo florístico) utilizando a dissimilaridade de Sørensen e UPGMA como método de ligação. A variação de posicionamento do CSA Contínuo do Planalto Central-Araguaiense (7 C.PC-Ar) é destacado pela linha vermelha. 1 M.NE-Ct: CSA Marginal do Nordeste-Central; 2 D.NE.Co-E: CSA Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste; 3 D.NE-S: CSA Disjunto do Nordeste Meridional; 4 D.N-Gu: CSA Disjunto do Norte-Guianense; 5 M.NE-Co: CSA Marginal Litorâneo do Nordeste; 6 M.SW: CSA Marginal do Sudoeste; 7 C.CP-Ar: CSA Contínuo do Planalto Central-Araguaiense; 8 C.CP: CSA Contínuo do Planalto Central; 9 M.NE-N: CSA Marginal do Nordeste Setentrional.

Tabela 4. Valores espelhados de dissimilaridade de Sørensen (triângulo superior) e Simpson (inferior) entre os grupos sinareais de Cerrado (CSA). Em negrito os agrupamentos mais dissimilares. M.NE-Ct: CSA Marginal do Nordeste-Central; D.NE.Lit-E: CSA Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste; D.NE-Md: CSA Disjunto do Nordeste Meridional; D.N-Gu: CSA Disjunto do Norte-Guianense; M.NE-Lit: CSA Marginal Litorâneo do Nordeste; M.SO: CSA Marginal do Sudoeste; C.PC-Ar: CSA Contínuo do Planalto Central-Araguaiense; C.PC: CSA Contínuo do Planalto Central; M.NE-N: CSA Marginal do Nordeste Setentrional.

Dissimilaridade	M.NE-Ct	D.NE.Lit-E	D.NE-Md	D.N-Gu	M.NE-Lit	M.SO	C.PC-Ar	C.PC	M.NE-N
Marginal do Nordeste-Central (M.NE-Ct)	0	0.91	0.92	0.92	0.76	0.85	0.95	0.87	0.71
Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste (D.NE.Lit-E)	0.91	0	0.90	0.80	0.75	0.83	0.93	0.87	0.81
Disjunto do Nordeste Meridional (D.NE-Md)	0.92	0.89	0	0.83	0.86	0.87	0.93	0.82	0.81
Disjunto do Norte-Guianense +Humaitá (D.N-Gu)	0.90	0.72	0.79	0	0.72	0.73	0.82	0.75	0.71
Marginal Litorâneo do Nordeste (M.NE-Lit)	0.66	0.63	0.80	0.70	0	0.71	0.90	0.74	0.55
Marginal do Sudoeste (M.SO)	0.79	0.75	0.82	0.72	0.70	0	0.77	0.62	0.68
Contínuo do Planalto Central-Araguaiense (C.PC-Ar)	0.92	0.90	0.90	0.62	0.74	0.44	0	0.88	0.87
Contínuo do Planalto Central (C.PC)	0.49	0.41	0.27	0.29	0.35	0.03	0.0	0	0.50
Marginal do Nordeste Setentrional (M.NE-N)	0.20	0.41	0.46	0.43	0.20	0.42	0.28	0.35	0

Os agrupamentos periféricos das savanas setentrionais foram bem apoiados pelo método e classificados em CSAs disjuntos do Norte e CSAs marginais e disjuntos do Nordeste. O grupo do Norte envolveu áreas dos escudos guianense e amazônico (D.N-Gu). Com exceção de três áreas, os demais sítios amazônicos representaram baixa diversidade, variando de cinco a 28 espécies lenhosas e na maioria destes as espécies são largamente distribuídas (Tabelas 1 e 2). A riqueza total registrada no CSA.D.N-Gu foi 166, das quais quase 35% das espécies nas 68 áreas levantadas são exclusivas do grupo e 55% são compartilhadas com os cerrados contínuos centrais (Tabela 3). Os grupos do Nordeste convergiram espacialmente em três floras marginais (setentrional - M.NE-N, central - M.NE-Ct e litorânea - M.NE-Lit) e duas disjuntas (meridional - D.NE-Md e litorâneo oriental - D.NE.Lit-E). O grupo M.NE-Ct compreendeu a menor região dos grupos do

Nordeste (N=4), mas apresentou elevada diversidade (S=110) e número de espécies por amostras (Md=46), quase 46% do total de espécies exclusivas e cerca de 38% destas são compartilhadas com biomas adjacentes, predominantemente a Caatinga (Tabela 1).

Os grupos D.NE.Lit-E, D.NE-Md e M.NE-Lit mostraram forte cisão espacial, embora sejam disjunções de tamanhos relativamente pequenos. A riqueza total nos cinco agrupamentos nordestinos (110 sites) foi 693, das quais 475 espécies ocorreram exclusivamente em uma área, nenhuma espécie esteve presente nos cinco CSAs, não havendo totalidade de compartilhamento entre este grupo e o central. Apenas 10 espécies são comuns à quatro das floras xéricas e ao Cerrado contínuo (C.CP). Uma listagem das espécies presentes em mais de cinco grupos de CSA é apresentada com inferência se são nativas do Brasil, generalistas, ecotonal ou especialista do Cerrado (Tabela 2).

Tabela 5. Número de espécies compartilhadas entre os nove grupos sinareais de cerrado (CSA). No triângulo superior os valores com dados na íntegra (com unicatas) e no inferior, com dados filtrados. Os destaques indicam os grupos com maior número de compartilhamento. M.NE-Ct: CSA Marginal do Nordeste-Central; D.NE.Lit-E: CSA Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste; D.NE-Md: CSA Disjunto do Nordeste Meridional; D.N-Gu: CSA Disjunto do Norte-Guianense; M.NE-Lit: CSA Marginal Litorâneo do Nordeste; M.SO: CSA Marginal do Sudoeste; C.PC-Ar: CSA Contínuo do Planalto Central-Araguaiense; C.PC: CSA Contínuo do Planalto Central; M.NE-N: CSA Marginal do Nordeste Setentrional.

Espécies Compartilhadas/ CSA	M.NE-Ct	D.NE.Lit-E	D.NE-Md	D.N-Gu	M.NE-Lit	M.SO	C.PC-Ar	C.PC	M.NE-N
Marginal do Nordeste-Central (M.NE-Ct)	110	7	7	9	29	18	3	44	69
Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste (D.NE.Lit-E)	7	94	8	21	28	19	4	44	44
Disjunto do Nordeste Meridional (D.NE-Md)	7	8	113	18	17	15	4	61	45
Disjunto do Norte-Guianense +Humaitá (D.N-Gu)	9	21	18	166	39	37	15	92	74
Marginal Litorâneo do Nordeste (M.NE-Lit)	29	28	17	39	186	44	10	99	122
Marginal do Sudoeste (M.SO)	18	19	15	37	44	154	22	144	86
Contínuo do Planalto Central-Araguaiense (C.PC-Ar)	3	4	4	15	10	22	41	39	28
Contínuo do Planalto Central (C.PC)	44	44	61	92	99	144	39	764	252
Marginal do Nordeste Setentrional (M.NE-N)	69	44	45	74	122	86	28	252	482

Tabela 6. Número de espécies (exclusivas) entre pares de grupos sinareais de cerrado (CSA). Em destaque os pares de grupos com flora com maior número de espécies próprias. M.NE-Ct: CSA Marginal do Nordeste-Central; D.NE.Lit-E: CSA Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste; D.NE-Md: CSA Disjunto do Nordeste Meridional; D.N-Gu: CSA Disjunto do Norte-Guianense; M.NE-Lit: CSA Marginal Litorâneo do Nordeste; M.SO: CSA Marginal do Sudoeste; C.PC-Ar: CSA Contínuo do Planalto Central-Araguaiense; C.PC: CSA Contínuo do Planalto Central; M.NE-N: CSA Marginal do Nordeste Setentrional.

Grupos Sinareais De Cerrado (CSA)	M.NE-Ct	D.NE.Lit-E	D.NE-Md	D.N-Gu	M.NE-Lit	M.SO	C.PC-Ar	C.PC	M.NE-N
Marginal do Nordeste-Central	0	68	77	121	123	131	36	567	320
Disjunto do Litoral-Oriental do Nordeste		0	76	109	124	130	35	567	345
Disjunto do Nordeste Meridional			0	112	135	134	35	550	344
Disjunto do Norte-Guianense +Humaitá				0	113	112	24	519	315
Marginal Litorâneo do Nordeste					0	105	29	512	267
Marginal do Sudoeste						0	17	467	303
Contínuo do Planalto Central-Araguaiense							0	572	361
Contínuo do Planalto Central								0	137
Marginal do Nordeste Setentrional									0

Partição da diversidade, compartilhamento e exclusividade de espécies

A decomposição da riqueza total de espécies ($\gamma=1.221$) demonstrou elevada diferença entre as diversidades α e β . Distante da relação esperada pelo modelo nulo ($\alpha = 50\%$ e $\beta = 50\%$), a diversidade α representou 5,5% e a β 94,5% da riqueza lenhosa total por áreas (testes de significância com 999 simulações em relação à riqueza total). Ao refazer esta análise da riqueza γ total por agrupamentos, 23,1% equivaleu à diversidade α e 76,9% retratou a mudança de composição entre os *clusters* (β diversidade), uma vez que em média 190,5 espécies fazem essa rotatividade por agrupamento. Dentro dessa mudança, decompondo os processos de oscilação da composição que criam as floras sinareais, 78,4% decorreu do processo de *turnover* (troca/substituição das espécies) e 21,5% do aninhamento (perda e/ou ganho de espécies). Na tabela 1 têm-se a diversidade α (número médio das espécies lenhosas por área/escala local) e informações sobre as áreas e grupos amostrados (Tabelas 2, 4 e 5).

Da diversidade total dos CSAs, 747 (64,2%) espécies foram totalmente exclusivas, ocorrendo em apenas um dos *clusters* (Me=83 espécies exclusivas por grupo); 395 (32,9%) espécies foram restritas a uma única localidade

(raras); 56 espécies estiveram presentes em mais de cinco grupos florísticos (generalistas), mostrando-se de ampla distribuição no território brasileiro (Tabela 2). As espécies mais compartilhadas foram: *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Casearia sylvestris* Sw., *Curatella americana* L., *Miconia albicans* (Sw.) Triana, *Myrcia splendens* (Sw.) DC. e *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand, presentes em sete dos grupos e inócorrentes apenas no grupo M.NE-Ct. Dezesesseis espécies também tiveram ampla amostragem: *Agonandra brasiliensis* Miers ex Benth. & Hook. f., *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Byrsonima sericea* DC., *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC., *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Emmotum nitens* (Benth.) Miers, *Eugenia puniceifolia* (Kunth) DC., *Hancornia speciosa* Gomes, *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, *H. serratifolius* (Vahl) S.O.Grose, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Magonia pubescens* A. St.-Hil., *Matayba guianensis* Aubl., *Psidium guineense* Sw. e *Tapirira guianensis* Aubl.

Discussão

A coleção de estudos fitogeográficos brasileiros ainda não alcançou o entendimento da rica e variável flora dos ecossistemas savânicos. As diferenças parecem acontecer porque a savana é relativamente jovem, deve ter surgido entre 3

milhões e 8 milhões de anos atrás, e as linhagens de plantas encontradas são recentes (Lehmann et al., 2014). Aos grupos de pesquisa que se dedicam ao entendimento das savanas neotropicais, estes estudos ganham em abrangência (em macroescala), mas perdem em detalhes (Guimarães, 2014). Especialmente Castro e Martins (1999), Ratter et al. (2011) e Durigan et al. (2003) ampliaram as investigações fitogeográficas em mesoescala, mas mesmo nestes trabalhos norteadores, os centros florísticos setentrionais, mais fragmentados e incomuns, são subavaliados e os cerrados periféricos, com enclaves nas florestas úmidas e nas estepes semiáridas, carecem de maior atenção. A adoção de uma base de dados mais robusta permitiu a investigação dos padrões espaciais da flora lenhosa das savanas brasileiras com realce às formações marginais e disjuntas setentrionais e as nove sub-regiões biogeográficas geradas explicaram uma fração maior da variabilidade florística no Cerrado.

Os resultados em mesoescala revelaram que a média da diversidade alfa (53,5) foi relativamente baixa, apesar da riqueza de espécies nas comunidades variarem amplamente ao longo das formações (5-209 espécies) e da presença de alguns *hotspots*, configurando a média não obstante das observações de Ratter et al. (2011). É certo que os inventários usaram diferentes protocolos amostrais e torna questionável qualquer discussão definitiva da diversidade alfa em locais individuais, mas a alta diversidade regional em fragmentos conservados mais distantes do Equador (São Paulo, Mato Grosso, Minas Gerais e Distrito Federal refletem um "gradiente latitudinal reverso" na riqueza) é notável e evidenciada por muitos autores (Castro e Martins, 1999; Durigan et al., 2003), especialmente ao comparar com savanas não neotropicais.

Os maiores picos na riqueza regional dos cerrados (140-209 espécies) são registrados em torno do paralelo 20° de latitude sul, correspondendo às formações contínuas do Cerrado. No entanto, picos menores (<100-143 espécies) ocorrem no nordeste central (Maranhão e Piauí) e esses limites são bem expressos por Castro e Martins (1999) ao atribuir a teoria das barreiras climáticas à centros de distribuição de espécies e formação dos três supercentros de biodiversidade do Cerrado. Nas floras periféricas é esperada baixa diversidade por tratar-se de habitats fragmentados, ecotonais e com alta complexidade estrutural, funcionando como filtros ambientais, causando homogeneização da diversidade (Kortz e Magurran, 2019) e domínio de populações fenotipicamente mais plásticas. Os padrões de

riqueza para os cerrados amazônicos e litorâneos registram número menor de espécies, evidenciando a grande heterogeneidade fitofisionômica dos cerrados a cada nova investigação e novas respostas obtidas (Miranda et al., 2003; Mustin et al., 2017; Sousa e Castro, 2019).

As diferentes teorias exploratórias apontam um padrão aleatório das comunidades oreádicas. A maioria são baseadas principalmente na ação isolada do clima, fogo e solo; outras à interferência humana, mas as mais recentes atribuem à história evolutiva conjunta (Vieira et al., 2019), gerado por pré-adaptações ligadas ao escleromorfismo pré-existente nas linhagens ancestrais da flora do Cerrado (Pinheiro e Monteiro, 2010). Numa espacialização geral, os agrupamentos florísticos se separam em três grandes formações mistas: áreas disjuntas das regiões Norte e Nordeste, em condições climáticas nitidamente opostas; áreas contínuas do Planalto Central e; afim a este, áreas marginais da região Nordeste.

Em partes, estes corroboram os estudos prévios de Castro e Martins (1999) e de Ratter et al. (2011), especialmente com relação ao Planalto Central (área central, nuclear ou "*core*") que reúne expressivo número de estudos fisionômicos, florísticos e geográficas (Durigan et al., 2003; Felfili et al., 2004). O caráter distintivo das floras periféricas tem sido amplamente reconhecido (Miranda et al., 2003; Castro et al., 2010; Silva-Moraes et al., 2018; Silva; Oliveira, 2018) e a elevada riqueza cumulativa pela diversidade beta reforça a ecotonicidade (Françoso et al., 2016). Nessas savanas ecotonais as relações florísticas apresentam-se misturadas, embora com elevada composição do componente lenhoso dos cerrados além de significativa substituição de espécies (Sousa e Castro, 2019). A presença da triangulação florística (norte-nordeste-centro), com o apoio de um maior número de dados das regiões setentrionais periféricas do Bioma, confirma interpretações dadas pelos autores citados (78 áreas [Castro e Martins, 1999] e 367 [Ratter et al., 2011] em comparação com 482 desta pesquisa).

Os grandes aglomerados dos CSAs do Planalto Central (C.CP) e do Nordeste (M.NE-N) e os níveis de compartilhamento de espécies com os outros subgrupos da UPGMA (Figuras 2 e 3) sugerem que estes sejam (ou já foram) um grande centro de diversificação e representam os mais importantes corredores florísticos para as demais metacomunidades e de transições florísticas com a Amazônia e Caatinga. No Nordeste, Silva e Souza (2018) especulam que as sub-regiões do Médio São Francisco e Depressão Cearense determinam a

barreira de distinção florística e disjunção fisionômica entre Cerrado e Caatinga. Análise parcial dessas sub-regiões, aqui representada principalmente pelo CSA M.NE-Ct, corrobora esse *hotspot* ecotonal. Os agrupamentos periféricos serão discutidos a seguir.

O posicionamento do CSA.C.PC-Ar difere nas análises de agrupamento (Figura 3) e indica que os resultados podem ser afetados pelo arranjo dos locais na matriz. Estudos com amplos bancos de dados com outros biomas (DRYFLOR, 2016; Silva e Souza, 2018), também apontam diferentes interpretações. Essa alteração mostra que as relações florísticas não foram bem resolvidas, possivelmente por tratar-se de um grupo geograficamente pequeno, mas de alta diversidade, relativo a um fragmento ecotonal, de posição incerta e que confirma a coesão espacial como subconjunto do Cerrado Central relatado anteriormente por Ratter et al. (2011), denominando-o de “um ‘*hotspot*’ na bacia dos rios Araguaia, Tocantins e Xingu”.

Fitodiversidade dos cerrados sinareais disjuntos do Norte (escudos guianense e amazônico)

O grupo florístico amazônico reflete uma região fitogeográfica neotropical distinta, de reduzido número de espécies ameaçadas, apesar do baixo endemismo (Costa-Neto et al., 2017; Mustin et al., 2017). Se divide em dois subconjuntos, possivelmente segregados dos demais pelos interflúvios do rio Amazonas e gerações de refúgios subúmidos (Silva e Bates, 2002; Silva, 2011) e pela barreira florestal amazônica: um situa-se ao norte de Humaitá-AM e, mesmo posicionado isolado, representa as metacomunidades do escudo amazônico brasileiro como grupo de transição entre o cerrado disjunto e o grupo central; o outro, formado por 54 áreas dispersas da floresta úmida ao norte do estado de Roraima, Amapá e Pará, está associado ao escudo guianense e segue uma fisionomia aberta e maior exposição do solo. Exibe um padrão fisionômico semelhante à do Cerrado do Brasil Central, mas como descrito por Silva e Oliveira (2018) nos “lavrados” roraimenses e fronteira da Guiana, Venezuela e Colômbia, a densidade do estrato gramíneo em contrabalanço ao lenhoso é variável, no geral em reflexo aos solos mais pobres em nutrientes (oligotróficos) e, portanto, inapropriados à agricultura em grande escala, similar às savanas do sul guianense (WWF, 2016).

Com reduzido número de espécies ameaçadas, invasoras e exóticas, e diversidade que geralmente responde à complexidade estrutural do habitat, as savanas floristicamente disjuntas do

Marajó-PA (cerrado típico de Cachoeira do Arari-PA, com 37 espécies), Humaitá-AM (savana ao noroeste, 31) e complexo do Amapá (savanas ao sul, 30), em comparação com as savanas amazônicas, apresentaram expressiva riqueza, de composição heterogênea em função de irradiações progressivas de espécies refugiadas nos limites dos ecossistemas costeiros e que podem assumir espaços estratégicos em conservação (Mustin et al., 2017). O preenchimento da lacuna de informações nessas áreas altera a premissa de Ratter et al. (2011), evidenciando maior riqueza lenhosa em algumas savanas amazônicas do que a estimada em pesquisas prévias. Este aspecto que pode estar associado à idade geológica mais recente dessas savanas disjuntas (Rossetti et al., 2010).

As savanas disjuntas, especialmente amazônicas, permanecem sub-reconhecidas como ecossistemas distintos, e são vistas como florestas degradadas ou descampadas destas, o que parece ser um legado histórico também em savanas extracontinentais, como notado por Ratnam et al. (2017), ao reconhecerem papéis funcionais na diversidade dos ecossistemas savânicos asiáticos que vão além da diversidade (papéis críticos do fogo, da regeneração e da herbivoria na manutenção do ecossistema). Uma diferença de imediata visibilidade em termos de estrutura é que estas são mais savanóides do que os demais grupos comparados e semelhanças edáficas, topográficas e climáticas parecem favorecer as planícies abertas (Costa-Neto et al., 2017), de baixa elevação, e que beneficiam a colonização por espécies de diferentes habitats (restingas, florestas), especialmente as generalistas. A “assincronia” entre hábitos de vida é destacável, uma vez que decréscimos (biomassa) na riqueza de espécies lenhosas são compensados por aumentos na produtividade de espécies herbáceo-subarbusivas (Gross et al., 2014), promovendo a estabilidade do ecossistema savanóide como consequência de interações interespecíficas.

Contudo, são baixas as semelhanças florísticas entre os fragmentos disjuntos de Roraima, Amapá, Marajó, Humaitá-AM e as mesorregiões paraenses do baixo Amazonas e do nordeste paraense, não atingindo 20% de similaridade (Costa-Neto et al., 2017). Nesta comparação, a amplitude da similaridade florística variou entre 6% e 33%. Os menores valores foram encontrados entre os pontos do baixo Amazonas-PA e Humaitá-AM (dissimilaridade média 0,66) e os maiores relacionados aos pontos mais ao norte de Roraima e Humaitá-AM (0,90), evidenciando a descontinuidade florística entre os escudos das Guianas e da Amazônia (Silva e Bates, 2002). Por

esta razão, em desacordo com os resultados de Ratter et al. (2011), as savanas ao sudeste de Humaitá-AM e do nordeste paraense (Alter do Chão), apesar de atualmente disjuntas, assemelham-se em composição, riqueza e estrutura ao grupo do cerrado central, sugerindo um dos eixos florísticos de conexão. Nesta pesquisa, o aspecto disjunto do cerrado amazônico foi comprovado pela fisionomia da paisagem e frequência de espécies típicas como *Curatella americana* L., *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Himatanthus articulatus* (Vahl) Woodson, *Byrsonima coccolobifolia* Kunth, *Psidium guineense* Sw., *Erythroxylum suberosum* A. St.-Hil., *Roupala montana* Aubl.

Fitodiversidade dos cerrados sinareais marginais e disjuntos do Nordeste

A base comparativa das amostras no Nordeste convergiu em um maior gradiente florístico resultando um padrão desagrupado de distribuição das áreas e, possivelmente o gradiente climático (umidade x temperatura) seja o principal influenciador, porém não isolado, na distribuição espacial das floras analisadas. Ampliando a base de dados em áreas litorâneas, esta consolidou a ligação dos cerrados marginais do Litoral (CS.M.NE-Lit) aos do Nordeste (CS.M.NE-N) e a individualização em relação aos dos cerrados centrais (Table S3), além de apoiar o grupo dos cerrados do litoral, um dos oito compartimentados por Castro e Martins (1999), pertencente ao supercentro de biodiversidade do Nordeste.

Uma distinção florística é destacada no maior grupo nordestino (M.NE-N), cujas causas são atribuídas à deficiência hídrica edáfica; às baixas altitudes e à adaptação de uma flora “areal” que responde a padrões lati-altitudinais associados com altos níveis de heterogeneidade espacial (Castro et al., 2010; Castro e Martins, 1999). Nessa faixa ecotonal de acumulação biológica (“*stress line*”) os cerrados são uma continuação fisionômica-estrutural dos cerrados contínuos (C.CP), mas uma expressiva rotatividade e substituição por espécies peculiares e ecotonais conferem-lhe ecossistemas conspícuos de alta diversidade. As fortes conexões entre as floras e a sobreposição do maior número de espécies entre todas as comparações pareadas, corrobora com Vieira et al. (2019) e Castro e Martins (1999) ao evidenciar regiões fito-oreádicas distintas, em que não há consistência sinareal para reuni-las, uma vez que a assembleia nordestina é bem apoiada pela alta riqueza de espécies típicas (“marginais”) exclusivas, ausentes e menos comum no Cerrado

Central reforçando a premissa de centro de biodiversidade de Castro e Martins (1999).

O aspecto marginal do Cerrado foi comprovado pela presença e relação populacional de espécies características da região Nordeste e ausentes na região central do Brasil. Castro et al. (2010) apontam como as mais importantes: *Curatella americana* L., *Stryphnodendron coriaceum* Benth., *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke, *Parkia platycephala* Benth., *Dimorphandra gardneriana* Tul., *Lafoesia vandelliana* Cham. & Schltldl., *Qualea grandiflora* Mart., *Qualea parviflora* Mart., embora estas duas ocorram em todo o Bioma e, entre as endêmicas citam *S. coriaceum*, *P. platycephala*, *D. gardneriana*, *Caryocar coriaceum* Wittm. e *Combretum mellifluum* Eichler (Vieira et al., 2019). Outras espécies indicadoras constantes são: *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Agonandra brasiliensis* Miers ex Benth. & Hook. f., *Anacardium occidentale* L., *Annona coriacea* Mart., *Hirtella ciliata* Mart. & Zucc., *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Magonia pubescens* A. St.-Hil., *Plathymenia reticulata* Benth., *Pouteria ramiflora* (Mart.) Radlk., *Byrsonima sericea* DC., *Salvertia convallariodora* A. St.-Hil., *Psidium myrsinites* DC., *Simarouba versicolor* A. St.-Hil. e *Terminalia fagifolia* Mart.

As maiores concentrações dos “cerrados do Nordeste” encontram-se nos estados do Piauí e do Maranhão (Castro e Martins, 1999). Constituem cerrados com baixas altitudes (elevação média inferior a 500m) e influenciados climaticamente pelo polígono das secas Castro et al. (2010). Comparações florísticas em escala nacional sugerem que os cerrados do sul da região Meio Norte (PI e MA), de média altitude, se assemelham aos da região central do Brasil, enquanto as regiões de altitude mais altas e mais baixas do Nordeste e mais áridas formam grupos claramente distintos. Nos cerrados mais arbóreos do Maranhão Silva-Moraes et al. (2018) reconheceram que, conforme a variação alti-latitudinal, as regiões nordeste e central do Estado são distintas da região sul e de seus subgrupos, se ajustando ao observado neste estudo. Nos fragmentos naturais conservados, estabelecem-se gradações de elementos florísticos de Cerrado de Cerrado, de florestas estacionais semidecíduais e de palmeirais (*Attalea speciosa* Mart. ex Spreng.). Áreas de “atenção especial”, os cerrados do Baixo Rio Parnaíba (PI e MA) configuram os “Cerrados do Litoral” (Castro et al., 2010; 2012), os quais mantêm os padrões florísticos dos cerrados brasileiros, embora a ausência de espécies características do Bioma e a substituição de espécies sejam marcantes e

justificadas por Sousa e Castro (2019) pelo distanciamento geográfico destes com a área de domínio do Bioma.

As savanas do Piauí, representando grande parte dos cerrados ocidentais do Nordeste, apresentam complexos ecotonais conspícuos. Em sua parte central depressionada, inundadas periodicamente por influências hidrográficas (rio Parnaíba e rio Longá), se estabelecem as savanas inundáveis (Complexo de Campo Maior-PI), cuja matriz vegetal de Cerrado é consorciada com domínio de carnaúbas (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore) (Barros et al., 2016). Diferente do padrão de distribuição no Ceará, que ocorre associada às matas ciliares de Caatinga, esta espécie no Piauí se distribui com um padrão “campos de várzea”, que são na verdade savanas inundadas sazonalmente (Castro et al., 2010; 2012). Ainda nessa fronteira interestadual (PI e CE), relevos residuais estabelecem formações rupestres de baixa altitude, cujas cotas altimétricas não ultrapassam 300m, marcadas pela mistura de espécies de ampla distribuição, juntamente com espécies de distribuição regional, influenciadas pelo ambiente rochoso (Costa e Castro, 2007; Castro et al., 2010; 2012; Oliveira et al., 2019a; b).

As floras disjuntas do Nordeste são constituídas por uma mistura de espécies típicas do Cerrado, Caatinga sedimentar e da Zona Costeira do Nordeste (restingas no litoral) e são adaptadas a solos arenosos sob influência marinha, mas que não ocorrem no Planalto Central (Moro et al., 2011). A separação da série das savanas disjuntas nordestina longitudinalmente oposta ao grupo amazônico relaciona-se com a redução da umidade e influência marinha, o qual inclui áreas do Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Bahia sobre tabuleiros arenosos que precedem a zona litorânea nordestina (Costa e Araújo, 2007). Dividem-se em dois *subclusters*, o primeiro por manchas de vegetação savânica pré-litorâneas da região costeira nordestina mais ao norte (CE, RN, PB e PE) e o segundo por encaves nos vales da Chapada Diamantina-BA. Na direção do Ceará, com exposição de rochividade ou de arenito no solo, a matriz de cerrado se mescla com plantas espinhosas e suculentas, exibindo fitofisionomia mais fechada (“carrasco”). Como se trata de uma área de tensão ecológica, enclaves de caatinga, de carrasco e de matas estacionais semidecíduais se interpenetram nessas fisionomias, conforme a umidade decresce na direção do sertão nordestino. Invariavelmente todas as expressões fitogeográficas supracitadas encontram-se sob ameaças recorrentes, que revezam localmente a

liderança do antropoevento (agricultura, pecuária, hidrelétrica, mineração).

Mesmo considerando apenas o estrato superior (espécies lenhosas), ainda são recorrentes as dificuldades de classificações de padrões e comparações fitogeográficas da flora dos cerrados brasileiros, dada sua história de expansões e *turnover* espacial das espécies. Ao tratar de comunidades abertas, sob condições naturais ambientais, as interfaces ecotonais são nítidas ao analisar o gradiente espacial de substituição de espécies, ratificado pelas análises de decomposição da riqueza total que demonstrou expressivos valores de *turnover* entre as áreas. Esse processo é mantido em escalas local e regional (Kortz e Magurran, 2019) e padrão semelhante é encontrado em outros biomas neotropicais, como averiguado nas sub-regiões biogeográficas da Caatinga por Silva e Souza (2018) e em macroescala (DRYFLOR, 2016).

No Brasil, os elementos biogeográficos com distribuição tropical contribuem com mais de 80% do total de espécies da flora, denotando que a flora oreádica tem proliferado em áreas naturais sem limitações climáticas significativas. Isto é evidenciado por uma grande sobreposição de espécies do Cerrado dentro e entre ecossistemas, em grande parte decorrente de complexos mosaicos que se formam nos ecótonos entre biomas. Na transição entre Cerrado e Floresta Amazônica, Marques et al. (2019) revelaram que as interpenetrações são três vezes maiores do que relatos prévios, tornando indefinidos os limites no terreno entre os dois vastos biomas sul-americanos. Contudo, sutis divergências florísticas entre áreas ecologicamente mais ou menos variáveis são notadas, concentrando populações com exigências ambientais análogas e formando floras sinareais. Isso implica que assembleias se formaram predominantemente pela combinação de espécies ecotonais advindas de outros tipos de vegetação, como nas floras sinareais Marginal do Nordeste-Central e Disjunta do Nordeste Meridional, confluentes com a Caatinga (Silva e Souza, 2018) ou os litorâneos do Nordeste, sob influência costeira, que levaram a considerar um maior número de subgrupos marginais e disjuntos.

Nenhuma espécie mostrou-se generalista ao nível de ocorrer em todos os grupos florísticos. Nas áreas amazônicas os principais táxons lenhosos encontrados também são comumente encontrados em outras savanas (da Amazônia e do Brasil), onde as poucas espécies endêmicas e/ou raras são herbáceas (Costa-Neto et al., 2017, Mustin et al., 2017). Quantificações de α e β -diversidade têm mostrado um processo de

homogeneização de uma matriz lenhosa comum em *hotspots* savânicos em resposta a impactos ecológicos locais (Kortz e Magurran, 2019), mas essa afirmação em mesoescala só se demonstra em áreas com antropizações recorrentes e/ou fragmentadas. No geral, evidenciam-se alterações nos parâmetros estruturais e populacionais entre vegetações savânicas. Grandes populações de espécies comuns no Cerrado Central são de menor tamanho nas savanas periféricas setentrionais, expressando-se raras ou com poucos indivíduos (Oliveira et al., 2019b; Vieira et. 2019; Castro et al., 2010; 2012).

Estudos atuais nos extremos norte e nordeste dos cerrados, alcunhados de última fronteira agrícola, relatam a intensificação do uso e modificação da cobertura da terra, ligadas à produção de grãos (soja), a partir de ações políticas de incentivo, que pautam suas estratégias no fortalecimento da agropecuária, e neste cenário, a conversão das savanas nas últimas décadas tornou-se estratégica ao processo produtivo, de forma semelhante ao ocorrido no Bioma no Brasil Central (Silva e Oliveira, 2018). Com o aumento do uso da terra, a erosão genética gradativamente se torna um risco eminente nos diferentes biomas e, apesar de casos de aumento da biomassa, este processo tem o potencial de diminuir a biodiversidade (Rosan et al., 2019). Dentro da complexidade da vegetação oreádica brasileira, gerada pela dinâmica histórica de retração e expansão de florestas e savanas em resposta às flutuações climáticas (Silva, 2011) e do elevado *turnover* existente entre as floras sinareais atestado neste estudo, é condição *sine qua non* reservar novas áreas de savanas brasileiras, adicionalmente marginais e disjuntas, levando em consideração não apenas aspectos da riqueza, e sim características biológicas mais amplas nas propostas de escolhas de áreas (Françoso et al., 2014; Gross et al., 2014) alvos de biodiversidade, de uso sustentável e de manutenção de processos.

Conclusão

O Cerrado não se limita à premissa de que suas expressões florísticas e fisionômicas são espacialmente lineares. Possivelmente originadas de diferentes matrizes paleoecológicas, existem pelo menos três supercomunidades de savanas brasileiras distintas: savanas tropicais subúmidas nordestina, savanas equatoriais úmidas amazônica e savanas tropicais subúmidas central, com reconhecidas ecologias funcionais distintas e consistentes com a confluência de comunidades guiadas por variações climáticas, topográficas e edáficas, aliadas à antropoeventos variáveis regionalmente.

Através da análise de agrupamentos de composições lenhosas em diferentes tipos de savanas brasileiras, categorizou-se nove floras sinareais, apesar do alto grau de sobreposição de espécies e atual homogeneização da fitodiversidade oreádica: cerrado contínuo (dois, com um grande grupo central), cerrado marginal (quatro grupos bordeando o anterior) e cerrado disjunto (quatro grupos fragmentados, afastados e encravados em biomas contíguos). As nove sub-regiões biogeográficas explicaram uma maior fração da variabilidade florística no Cerrado brasileiro.

Tal padrão revela mais heterogeneidade de concentrações florísticas no Cerrado do que anteriormente relatado na literatura e que em certas áreas as substituições dos táxons são gradativas, não permitindo definir os limites espaciais entre certas assembleias savânicas. Mesmo considerando apenas o estrato superior (espécies lenhosas), as informações ainda são insuficientes para gerar comparações fitogeográficas extensivas especialmente naqueles agrupamentos com sobreposições florísticas, em que as fronteiras entre as floras sinareais não podem ser definidas por uma linha simples, mas deve incluir uma faixa ecotonal.

Dada a miscelânea das paisagens e floras do Cerrado brasileiro, sua relevância ecológica supera apenas a abordagem pautada na biodiversidade e extrapola a percepção para um papel de regulador atuante no equilíbrio dos demais domínios, em função da sua posição geográfica e dos seus aspectos climáticos, edáficos, florísticos, faunísticos e geomorfológicos, estabelecendo vias de ligação com os demais domínios e constituindo verdadeiros corredores naturais, que proporcionam o fluxo migratório das espécies. Sendo assim, o Cerrado que conhecemos hoje é o saldo pressionado atual de um contexto histórico de atuações ambientais (paleoeventos) e humanas (antropoeventos) e dentro de uma perspectiva geobotânica, este estudo deu a sua contribuição.

Agradecimentos

Aos autores dos artigos citados que contribuíram com seus dados de composições de espécies e características das savanas brasileiras, especialmente aos bancos de dados do grupo J. A. Ratter e FLORACENE, do Programa de Biodiversidade do Trópico Ecotonal do Nordeste, coordenado por A.A.J.F.C. e à Leandro Tavares Vieira. Ao apoio financeiro do projeto “Caracterização dos Fatores Ambientais que Interferem na Conservação das Comunidades Vegetais dos Cerrados do Norte e Nordeste do

Referências

- Andrade, F.N., Lopes, J.B., Barros, R.F.M., Lopes, C.G.R., Sousa, H.S. 2019. Composição florística e estrutural de uma área de transição entre cerrado e caatinga em assentamento rural no município de Milton Brandão-PI, Brasil. *Sci. For.* 47, 203-215.
- APG. Angiosperm Phylogeny Group IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181, 1-20.
- Barros, J.S., Haridasan, M., Castro, A.A.J.F., Farias, R.R.S., Mendes, M.R.A. 2016. Uma visão geológica sobre a florística e fitossociologia de áreas ecotonais: complexo vegetacional de Campo Maior, Piauí. In: Almeida JR., E.B., Santos-Filho, F.S. (Orgs.). *Biodiversidade do Meio Norte do Brasil*. Curitiba: CRV, p.45-66.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeog.* 19, 134-143.
- BFG - The Brazil Flora Group. 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC), *Rodriguésia* 69, 1513-1527.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer.
- Bridgewater, S., Ratter, J. A., Ribeiro, J. F. 2004. Biogeographic patterns, β diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13, 2295-2318. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000047903.37608.4c>.
- Borcard, D., Legendre, P. 2012. Is the Mantel correlogram powerful enough to be useful in ecological analysis? A simulation study. *Ecology* 93, 1473-1481.
- Carlos-Junior, L.A., Spencer, M., Neves, D.M. et al. 2019. Rarity and beta diversity assessment as tools for guiding conservation strategies in marine tropical subtidal communities. *Divers. Distrib.* 1-15. <https://doi.org/10.1111/ddi.12896>.
- Castro, A.A.J.F., Martins, F.R. 1999. Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco* 7, 147-178.
- Castro, A.A.J.F., Barros, J.S., Costa, J.M., Santos, M.P.D., Pires, M.F.O., Mendes, M.R.A., Castro, N.M.C.F., Farias, R.R.S., Sousa, S.R. 2010. Cerrados marginais do Nordeste e ecótonos associados: Sítio 10 do PELD (Período 2001/2011). Teresina: EDUFPI/Gráfica do Povo.
- Castro, A.A.J.F., Castro, N.M.C.F., Castro, A.S.F., Leal, C.B., Martins, F.R., Sousa, G.M., Moura, I.O., Paranhos, J.D.N., Galvêncio, J.D., Vieira, L.T., Freitas, M.A.S.R., Torres, M.F.A., Silva, P.R.R., Farias, R.R.S., Sousa, S.R., Cavalcante, V.H.G.L., Sousa, W.A. 2012. Alvos da biodiversidade (espécies, ecossistemas e paisagens) nas áreas de influência do Parque Nacional de Sete Cidades (PN7C). *Ecossistemas* 28, 1-25.
- Costa, I.R., Araújo, F.S. 2007. Organização comunitária de um enclave de Cerrado *sensu stricto* no bioma Caatinga, Chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Botanica Brasilica* 21, 281-291.
- Costa, J.M., Castro, A.A.J.F. 2007. Flora e melissofauna associada de um cerrado rupestre da região setentrional do Piauí. In: LOPES, W. G. R. [et al.]. *Cerrado Piauiense: uma visão multidisciplinar*. Teresina: EDUFPI, 402 p.
- Costa-Neto, S.V., Miranda, I.S., Rocha, A.E.S. 2017. Flora das savanas do estado do Amapá. In: Bastos, A.M., Miranda-Junior, J.P., Silva, R.B.L. (eds.) *Conhecimento e manejo sustentável da biodiversidade amapaense*. São Paulo: Blucher, p.61-89. <https://doi.org/10.5151/9788580392197-04>.
- Durigan, G., Ratter, J.A., Bridgewater, S., Siqueira, M.F., Franco, G.A.D.C. 2003. Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea* 30, 39-51.
- Durigan, G., Ratter, J. A. 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53, 11-15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>.
- DRYFLOR. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353,1383-1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>.
- Felfili, J.M., Silva-Junior, M.C., Sevilha, A.C., Fagg, C.W., Walter, B.M.T., Nogueira, P.E., Rezende, A.V. 2004. Diversity, floristic and structural patterns of cerrado vegetation in Central Brazil. *Plant Ecology* 175, 37-46.
- Fernandes, G.W., Aguiar, L.M.S., Dos Anjos, A.F., Bustamante, M., Collevatti, R.G., Dianese, J.C., Diniz, S., Ferreira, G.B.,

- Ferreira, L.G., Ferreira, M. E., Franoso, R.D., Langeani, F., Machado, R.B., Marimon, B.S., Marimon, B.H.JR, Neves, A.C., Pedroni, F., Salmona, Y., Sanchez, M., Scariot, A.O., Silva, J.A., Silveira, L.F., Vasconcelos, H. L., Colli, G.R. 2016. Cerrado - um bioma rico e ameaado. In: Peixoto, A. L., Luz, J.R.P., Brito, M.A. (Eds) *Conhecendo a Biodiversidade*, p.68-83. Rio de Janeiro: Editora Vozes.
- Franoso, R.D., Haidar, R.F., Machado, R.B. 2016. Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. *Acta Botanica Brasilica* 30, 78-86. <https://doi.org/10.1590/0102-062015abb0244>.
- Franoso, R., Machado R. B., Brando, R. 2014. A framework for biological zoning of protected areas of the Brazilian Cerrado. *Neotropical Biology and Conservation* 9, 2-8. <https://doi:10.4013/nbc.2014.91.01>
- Guimares, M.A. 2014. Origem do cerrado: histrias evolutivas divergentes do formas distintas s savanas atuais e afetam possveis respostas a mudanas climticas. *Pesquisa FAPESP* 219, 50-53.
- Gross, K., Cardinale B.J., Fox, J.W., Gonzalez, A., Loreau, M., Polley, H.W., Reich, P.B., van Ruijven, J. 2014. Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments. *Am. Nat.* 183, 1-12. <https://doi:10.1086/673915>.
- IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de Biomas do Brasil, primeira aproximao. Rio de Janeiro. Online. Disponvel em: www.ibge.gov.br. Acesso em: 13 mai. 2019.
- IPBES - Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services - Science and Policy for People and Nature. 2019. Media Release: Nature’s Dangerous Decline ‘Unprecedented’; Species Extinction Rates ‘Accelerating’. Online. Disponvel em: <https://www.ipbes.net/news/Media-Release-Global-Assessment>. Acesso em: 7, mai. 2019.
- Kortz, A.R., Magurran, A.E. 2019. Increases in local richness (α -diversity) following invasion are offset by biotic homogenization in a biodiversity hotspot. *Biol. Lett.* 15, 33-56. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2019.0133>.
- Lenza, E. Abadia, A.C., Menegat, H., Lucio, N.W., Maracahipes-Santos, L., Mews, H.A., Santos, J.O., Martins, J. 2017. Does fire determine distinct floristic composition of two Cerrado savanna communities on different substrates? *Acta Botanica Brasilica* 31, 250-259.
- Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., et al. 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343, 548-52.
- Marques, E.Q., Marimon-Junior, B.H., Marimon, B.S., Matricardi, E.A.T., Mews, H.A., Colli, G.R. 2019. Redefining the Cerrado-Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and conservation* 28, 39-56.
- Mendona, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva-Junior, M.C., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S., Nogueira, P.E. 2008. Flora vascular do cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. (eds.) *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa Cerrados-CPAC. Planaltina, DF. v.2, p. 287- 556.
- Milan, E., Moro, R.S. 2016. O conceito biogeogrfico de ectono. *Terr@Plural* 10, 75-88. <https://doi:10.5212/TerraPlural.v.10i1.0006>.
- Miranda, I. S., Absy, M.L., Reblo, G.H. 2003. Community structure of woody plants of Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecology* 164, 109-123. <https://doi.org/10.1023/A:1021298328048>.
- Moro, M.F., Castro, A.S.F., Arajo, F.S. 2011. Composio florística e estrutura de um fragmento de vegetao savnica sobre os tabuleiros pr-itorneos na zona urbana de Fortaleza, Cear. *Rodrigusia* 62, 407-423.
- MMA. 2007. Ministrio do Meio Ambiente. Mapeamento de Cobertura Vegetal do Bioma Cerrado. *Relatrio tcnico*. Online. Disponvel em www.mma.gov.br/biomas/cerrado/mapa-de-cobertura-vegetal.html. Acesso em: 11 mai. 2007.
- MMA. 2019. Ministrio do Meio Ambiente. O Bioma Cerrado. Online. Disponvel em: www.mma.gov.br/biomas/cerrado. Acesso em: 4 mai. 2019.
- Mustin, K., Carvalho, W.D., Hilrio, R.R., Costa-Neto, S.V., Silva, C.R., Vasconcelos, I.M., Castro, I.J., Eilers, V., Kauano, E.E., Mendes-Junior, R.N.G., Funi, C., Fearnside, P.M., Silva, J.M.C., Euler, A.M.C., Toledo, J.J. 2017. Biodiversity, threats and conservation challenges in the Cerrado of Amap, an Amazonian savanna. *Nature Conservation* 22, 107-127. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.22.13823>.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity

- hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Oliveira, T.C.S., Silva, V.F., Sousa, V.F.S., Castro, A.A.J.F. 2019a. Diversidade taxonômica e funcional em áreas de cerrado rupestre de baixa altitude no complexo vegetacional de Campo Maior, Nordeste do Brasil. *Biota Amazônica* 9, 1-5. Disponível em: <http://periodicos.unifap.br/index.php/biota>.
- Oliveira, T.C.S., Sousa, V.F.S., Silva, V.F., Farias, R.R.S., Andrade, I.M., Castro, A.A.J.F. 2019b. Structure and use of a rocky Cerrado in Northeastern Brazil: Does the Ecological Appearance Hypothesis Explain this Relationship? *Journal of Experimental Agriculture International* 38, 1-10. Article no. JEA1.49793.
- Pinheiro, M.H.O., Monteiro, R. 2010. Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Braz. J. Biol.* 70, 1-14. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842010000100013>.
- R CORE TEAM. 2019. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. On line. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- Ratnam, J., Tomlinson, K.W., Rasquinha, D.N., Sankaran, M. 2017. Savannas of Asia: antiquity, biogeography, and an uncertain future. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371, 20150305. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0305>.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S., Ribeiro, J.F., Fonsêca-Filho, J., Rodrigues da Silva, M., Milliken, W., Pullan, M., Pott, A., Oliveira-Filho, A., Durigan, G., Pennington, R.T. 2011. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation IV: revision of the comparison of the woody vegetation of 367 areas and presentation of a revised database of 367 areas. Royal Botanic Garden Edinburgh. Disponível em <http://cerrado.rbge.org.uk>. Acesso em: jan. 2019.
- Rosan, T.M., Aragão, L.E.O.C., Oliveras, I., Phillips, O.L., Malhi, Y., Gloor, E., Wagner, F.H. 2019. Extensive 21st-Century Woody Encroachment in South America's Savanna. *Geophysical Research Letters* 46. <https://doi.org/10.1029/2019GL082327>.
- Rossetti, D.F., Almeida, S., Amaral, D.D., Lima, C.M., Pessenda, L.C.R. 2010. Coexistence of forest and savanna in an Amazonian area from a geological perspective. *Journal of Vegetation Science* 21, 120-132.
- Silva, A.C., Souza, A.F. 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *Plos One* 13, e0196130. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196130>.
- Silva, J., Bates, J. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52, 225-234. [https://doi.org/10.1641/00063568\(2002\)052\[0225:bpacit\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/00063568(2002)052[0225:bpacit]2.0.co;2).
- Silva, M.L. 2011. A dinâmica da expansão e retração de cerrados e caatingas no período quaternário: uma análise segundo a perspectiva da teoria dos refúgios e redutos florestais. *Revista Brasileira de Geografia Física* 1, 57-73.
- Silva, G.F.N., Oliveira, I.J. 2018. Reconfiguração da paisagem nas savanas da Amazônia. *Mercator* 17, 1-20.
- Silva-Moraes, H.G., Cordeiro, I., Figueiredo, N. 2018. Flora and floristic affinities of the cerrados of Maranhão state, Brazil. *Royal Botanic Garden Edinburgh* 13, 1-21. doi:10.1017/S0960428618000215.
- Souchie, F.F., Pinto, J.R.R., Lenza, E., Gomes, L., Maracahipes-Santos, L., Silvério, D.V. 2017. Post-fire resprouting strategies of woody vegetation in the Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica* 31, 260-266.
- Sousa, H.S., Castro, A.A.J.F. 2019. Flora, fitossociologia e comparações fitogeográficas de um cerrado litorâneo do nordeste do Maranhão. In: Conceição, M.A. et al. (Orgs.). *Fitodiversidade: ensino, pesquisa e extensão*, p.13-42.
- Vieira, L.T.A., Costa-Coutinho, J.M., Castro, A.A.J.F., Martins, F.R. 2019. A biogeographic and evolutionary analysis of the flora of the North-eastern cerrado, Brazil. *Plant Ecology & Diversity*. Doi:10.1080/17550874.2019.1649311
- World Wildlife Fund. 2016. Biodiversity of the Southern Rupununi Savannah. World Wildlife Fund and Global Wildlife Conservation, Guyana South America. Acesso em: 25 mai. 2019. <http://www.wwf.org/news/publications/?uNewsID=295251>.