Universidade do Estado de Mato Grosso
Campus de Nova Xavantina
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

DAIELLE CARRIJO GOMES

DETERMINANTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS DA COMPOSIÇÃO E DA DIVERSIDADE DE PLANTAS LENHOSAS DE FORMAÇÕES SAVÂNICAS DO CERRADO

Nova Xavantina-MT

2024

Universidade do Estado de Mato Grosso
Campus de Nova Xavantina
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

DAIELLE CARRIJO GOMES

DETERMINANTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS DA COMPOSIÇÃO E DA DIVERSIDADE DE PLANTAS LENHOSAS DE FORMAÇÕES SAVÂNICAS DO CERRADO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso, *Campus* de Nova Xavantina, com finalidade de receber o título de doutora.

Orientador: Prof. Dr. Eddie Lenza de Oliveira
Coorientadores: Profa. Dra. Simone Matias de Almeida Reis
Prof. Dr. Divino Vicente Silvério

Nova Xavantina, MT.

2024

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES).
This work was carried out with the support of the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel - Brazil (CAPES).

Ficha catalográfica elaborada pela Supervisão de Bibliotecas da UNEMATCatalogação de Publicação na Fonte
UNEMAT - Unidade padrão

Gomes, Daielle Carrijo.
Determinantes ambientais e espaciais da composição e da diversidade de plantas lenhosas de formações savânicas do Cerrado / Daielle Carrijo Gomes. - Nova Xavantina, 2024.
119 f.: il.

Universidade do Estado de Mato Grosso "Carlos Alberto Reyes Maldonado", Ecologia e Conservação/NVX-PPGEC - Nova Xavantina - Doutorado Acadêmico, Campus Universitário De Nova Xavantina.
Orientador: Dr. Eddie Lenza de Oliveira.
Coorientador: Dr. Divino Vicente Silverio.
Coorientadora: Dra. Simone Matias de Almeida Reis.

1. Ecologia Terrestre. 2. Biogeografia. 3. Cerrado. I. Oliveira, Eddie Lenza de, Dr. II. Silverio, Divino Vicente, Dr. III. Reis, Simone Matias de Almeida, Dra. IV. Título.

UNEMAT / MT-SCB CDU 574.4(213.14)

AGRADECIMENTOS

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação pela estrutura e apoio ao projeto. Estendo este agradecimento aos professores do PPGEC pela contribuição na minha formação profissional.

Ao meu orientador Eddie Lenza pelo apoio inenarrável durante a elaboração desta tese, pela amizade e pela compreensão ao longo desses anos. Muito Obrigada!

Aos 15 colaboradores que gentilmente cederam parte de seu trabalho para que eu pudesse construir o meu, obrigada.

Aos meus coorientadores: Divino Silvério e Simone Matias agradeço pelo apoio na construção e nas ideias desta tese e pelo apoio nas análises estatísticas.

À Leonardo Maracahipes e Ana Clara Abadia agradeço o apoio nas análises estatísticas.

Aos colegas de laboratório pelos papos e pela descontração durante esta jornada.

Aos amigos de todas as épocas por compreender ausências, por ouvirem minhas lamentações, muito obrigada. Em especial: Marluci, Carlos, Dysi, Cyro, Ana, Sandin, Letícia e Eddie.

A minha família pelo apoio incondicional de sempre. Amo vocês.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL 8
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 11
Capítulo 1: SEPARANDO OS EFEITOS DO SOLO, DO CLIMA E DO ESPAÇO SOBRE A COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES LENHOSAS DO BIOMA CERRADO 15
INTRODUÇÃO 16
MATERIAL E MÉTODOS 20
Área de estudo 20
Tipos de vegetação estudados 20
Coleta de dados 21
Triagem dos dados 22
Propriedades físicas e químicas dos solos 22
Dados ambientais e espaciais 22
Análise de dados 23
Programas e pacotes estatísticos empregados nas análises dos dados 24
RESULTADOS 25
Abundância de indivíduos e riqueza de espécies 25
Composição de espécies 25
Solos e clima 27
Relação entre solo, clima e composição de espécies 28
DISCUSSÃO 32
Padrões gerais 32
Florística 33
Diversidade regional 34
Efeitos do solo, do ambiente e do espaço sobre a composição de espécies 36
CONCLUSÃO 37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 38
Capítulo 2: Riqueza e diversidade de espécies lenhosas de formações savânicas do Cerrado 46
Introdução 47
Material e Métodos 51
Área de estudo 51
Dados florísticos 52

Dados de solos 53
Dados espaciais 54
Dados climáticos 54
Distância da Mata Atlântica e da Amazônia 54
Análise de dados 54
Programas e pacotes empregados 56
Resultados 56
Diversidade regional 56
Diversidade local 58
Discussão 61
Efeitos abióticos e bióticos sobre a riqueza de espécies 65
Implicações para conservação 66
Conclusão 67
Referência Bibliográficas 69

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos ecológicos sobre a distribuição da composição e da riqueza de espécies de plantas são desafiadores, particularmente em ecossistemas altamente heterogêneos, uma vez que os processos estruturadores das comunidades vegetais variam em relação às escalas nas quais atuam. As savanas são ecossistemas amplamente distribuídos nos trópicos (Mistry 2000) e possuem vegetação e condições ambientais variáveis entre (Staver 2011; Lehmann et al. 2014) e dentro (Silva et al. 2006; Sano et al. 2019) dos continentes nos quais ocorrem. A heterogeneidade dos ambientes savânicos em larga escala são explicadas por eventos históricos e ecológicos, como variações nas condições ambientais (Alvares et al. 2013), influência de ecossistemas adjacentes (Méio et al. 2003; Françoso et al. 2016) e distúrbios como o fogo (D'odorico et al. 2006; Higgins et al. 2012; Lehmann et al. 2014). De forma geral, as propriedades das comunidades de plantas das savanas são determinadas por eventos climáticos e ambientais (Simon et al. 2009; Bueno et al. 2018), mas essa relação não é ainda bem compreendida, principalmente o papel dos fatores ambientais locais e regionais sobre os padrões espaciais das comunidades de plantas. Assim, estudos que associam os efeitos do ambiente e do espaço em distintas escalas espaciais podem ser reveladores dos padrões que estruturam as comunidades vegetais das savanas mundiais (Staver 2011; 2017).

Além dos efeitos ambientais em distintas escalas espaciais e temporais (Skarpe 1992; Lehmann et al. 2011; Archibald et al. 2019), os biomas savânicos podem fazer transição com outros biomas, os quais servem como fonte de espécies e, por isso, influenciam na composição, na distribuição e na riqueza de espécies. A formação de gradientes de riqueza de espécies é um processo complexo de diversificação dentro de zonas ecológicas ancestrais, que combinadas com mudanças adaptativas ocasionais e associadas podem elevar a riqueza dessas áreas. Dessa maneira, espera-se que espécies que sejam mais bem adaptadas às condições ambientais na zona ecológica de origem de sua linhagem, pois transições para outras zonas ecológicas requerem mudanças evolutivas (Ricklefs 2006). Sendo assim, gradientes de diversidade produziram maior riqueza de espécies em ambientes mais antigos, mais difundidos ou menos estressantes (Ricklefs 2006; Simon et al. 2009). Assim, o intercâmbio florístico e as mudanças adaptativas das espécies nas zonas ecológicas de transição entre ecossistemas adjacentes podem desempenhar um papel importante na diversidade de espécies.

Este é o caso do Cerrado, a savana brasileira, onde os gradientes ambientais do bioma se formaram durante o processo evolutivo de expansão e retração no passado, período de grandes perturbações ecológicas, onde teria se adaptado a sua conformação atual (Werneck 2012). Isso faz com que a porção central do Bioma seja uma região de área de maior estabilidade climática do que as zonas ecológicas periféricas, que são influenciadas pelo clima e solos e pela flora dos biomas adjacentes (Simon et al. 2009; Werneck et al. 2012). Desse modo, a grande complexidade biológica e ambiental do Cerrado, a savana mais diversa (Mendonça et al. 2008) e cuja flora e vegetação são muito variáveis no espaço, representa um grande desafio ao entendimento dos padrões e processos que determinam a variação na distribuição da diversidade de espécies. Tais características levaram ao estabelecimento de ecorregiões (Sano et al. 2019) ou diferentes domínios fitogeográficos (Ratter et al. 2003) em escala regional, de unidades de paisagem e ecológica (Silva et al. 2006) em escala média e, fitofisionomias (Ribeiro e Walter, 2008) em escala local. A heterogeneidade ambiental nas mais variadas escalas promove elevada diversidade alfa e beta no Cerrado, pois as espécies respondem de maneira diferente aos fatores abióticos, bióticos e as interações entre eles (Bridgewater et al. 2004; Felfili et al. 2008, Silva et al. 2019).

Estas variações florísticas em diversas escalas são responsáveis pela alta riqueza de espécies do Cerrado, que seria resultante de processos evolutivos e adaptativos e de interações deste com os demais biomas adjacentes (Simon et al. 2009; Werneck et al. 2011). Segundo Mendonça et al. (2008), existem aproximadamente 12.356 espécies vasculares, das quais 44% são endêmicas do Cerrado (Klink e Machado 2005). Outro fator determinante para explicar a alta riqueza de espécies do Cerrado é variação ambiental do Bioma, que é composto por 14 fitofisionomias (Ribeiro e Walter 2008), as quais apresentam variação na estrutura e composição de espécies, contribuindo para aumentar a riqueza florística. Em termos de estrutura e funcionamento da vegetação, Ribeiro e Walter (2008) e Oliveira-Filho e Ratter (2002) classificam a vegetação do Cerrado em formações savânicas, campestres e florestais. Dentre as formações savânicas, o Cerrado *stricto sensu* ocupa a maior parte do bioma (66% da área total), com a flora mais rica e distinguíveis principalmente em função da densidade e altura das plantas e substrato (Ribeiro e Walter 2008; Mendonça et al. 2008).

Outro ponto determinante para a notável riqueza do Cerrado é a posição geográfica, que faz fronteira com outros quatro biomas brasileiros (Mata Atlântica,

Amazônia, Caatinga e Pantanal). Acredita-se que a composição e a riqueza florística do Cerrado, ao longo de sua formação, seja influenciada diretamente pelo intercâmbio florístico com esses biomas vizinhos (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Méio et al. 2003; Simon et al. 2009), uma vez que a estrutura das comunidades é variável e dependente da proximidade das zonas de transição (Menke 2003; Lloyd et al. 2012). Estudos apontam que a flora do Cerrado é influenciada principalmente pela Mata Atlântica e pela Amazônia (Meio et al. 2003; Françoso et al. 2016). Desse modo, a influência histórica e a proximidade desses biomas desempenharam um papel crucial para aumentar a riqueza/composição de espécies do Cerrado (Simon et al. 2009) e explicaria a maior similaridade entre o Cerrado e os demais biomas tipicamente florestais da América do Sul do que entre o Cerrado e as savanas de outros continentes (Simon et al. 2009; Dexter et al. 2015).

Diante do exposto, é necessário a realização de estudos sobre as variações estruturais da vegetação, da composição e riqueza de espécies de distintas fisionomias do Cerrado. Neste sentido, os resultados deste estudo visam contribuir para a compreensão de como a variabilidade ambiental local é modulada pelos processos históricos e de clima para afetar a distribuição e diversidade das espécies lenhosas do Cerrado, além de contribuir na tomadas de decisões sobre conservação e propor ações mitigatórias para a manutenção da flora do bioma Cerrado, que já perdeu cerca de 50% de área nativa e encontra-se fragmentado em pequenos remanescentes de vegetação nativa (Strassburg et al. 2017; Sano et al. 2019). Esta tese tem como objetivo comparar a composição e a riqueza de espécies de comunidades lenhosas de duas fisionomias de formações savânicas do Cerrado: Cerrado Típico e Rupestre. Para isso, será dividida em dois capítulos: no primeiro testaremos o efeito do espaço e do ambiente sobre a composição e a distribuição das espécies em sítios espalhados por todo o bioma; no segundo capítulo testaremos os efeitos das mesmas variáveis sobre a riqueza de espécies destas fisionomias.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologist. Zeitschrift, 22:711-728.

Archibald S, Bond WJ, Hoffmann W, Lehmann C, Staver C, Stevens N (2019) Distribution and Determinants of Savannas. In Savanna Woody Plants and Large Herbivores (eds P.F. Scogings and M. Sankaran).

Bridgewater S, Ratter JA, Felipe Ribeiro J (2004) Biogeographical patterns, β-diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. Biodiversity and Conservation. 13, 2295–2317.

Bueno ML, Dexter KG, Pennington RT, Pontara V, Neves DM, Ratter JA, Oliveira-Filho AT (2018) The environmental triangle of the Cerrado domain: ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. J Ecol 106(5):2109-2120.

Dexter KG, Smart B, Baldauf C, Baker, TR, Balinga MPB, Brienen RJW, Fauset S, Feldpausch TR, Silva LFD, Muledi JI, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Marimon-Junior BH, Marimon BS, Meerts P, Page N, Parthasarathy N, Phillips OL, Sunderland TCH, Pennington RT (2015) Floristics and biogeography of vegetation in seasonally dry tropical regions. International Forest Review., 17:10-32.

D'Odorico P, Laio F, Ridolfi L (2006) A Probabilistic Analysis of Fire-Induced Tree-Grass Coexistence in Savannas. The American Naturalist, 167: 80-87.

Felfili MJ, Felifili MC, Nogueira PE, Silva JF, Fariñas MR, Nunes M, Silva-Júnior MC, Rezende AV, Fagg CW (2008) Padrões fitogeográficos e sua relação com sistemas de terra no bioma Cerrado. Pp. 215-228. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (Eds.). Cerrado: ecologia e flora v.1. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.

Françoso RD, Haidar RF, Machado RB (2016) Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. Acta Botanica Brasil. 30:78-86.

Higgins SI, O'Hara RB, Bykova O, Cramer MD, Chuine I, Gerstner EM, Hickler T, Morin X, Kearney MR, Midgley GF and Scheiter S (2012) A physiological analogy of

the niche for projecting the potential distribution of plants. Journal of Biogeography, 39: 2132-2145.

Klink CA, Machado R (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. Conservation Biology, 19-3: 707-713.

Lehmann CE, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA, Hanan NP, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili J, Hutley LB, Ratnan J, Jose JS, Montes R, Franklin D, Russel-Smith J, Ryan CM, Durigan G, Hiernaux P, Haidar R, Bowman DM, Bond WJ (2014) Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. Science, 343:548-552.

Lloyd H, Sevillano-Ríos S, Marsden, Sj, Valdés-Velásquez, A (2012) Bird community composition across an Andean tree-line ecotone. Austral Ecology, 37:470-478.

Méio BB, Freitas CV, Jatobá L, Silva EF, Ribeiro JF, Raimundo PB (2003) Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. Brazil. Journal of Botany, 26: 437-444.

Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Junior, MC, Rezende AV, Filgueiras TS, Nogueira PE, Fagg CW (2008) Flora Vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. Pp.421-1279. In Sano, S.M.; Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (orgs). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina.

Menke SB (2003) Lizard community structure across a grassland - creosote bush ecotone in the Chihuahuan Desert. Canad. Jour. of Zool., 81:1829-1838.

Mistry J (2000) World savannas: ecology and human use. Great Britain: Pearson Education Limited, Prentice Hall. 344p.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome pp. 91-120. In Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York.

Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. Edinb. Jour. of Bot., 60: 57-109.

Ribeiro JF, Walter BMT (2008) Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S., Ribeiro, J P. & Almeida, SP. (eds.). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina. Pp. 151-199.

Ricklefs, RE. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. Ecology 87(Supplement): S3–S13.

Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettiol GM, Bustamante MMC, Bezerra AS, Couto Junior AF, Vasconcelos V, SchuleR J, Bolfe EL (2019) Cerrado ecoregions: a spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. Journal of Environmental Management. 232:818-828.

Silva JF, Fariñas MR, Felfili JM (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the Cerrado region of Brazil. Journal of Biogeography, 33: 536-548.

Skarpe C (1992) Dynamics of savanna ecosystems. Journal of Vegetation Science, 3:293-300.

Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106: 20359–20364

Staver AC, Botha J. Hedin, L (2017) Soils and fire jointly determine the vegetation structure in an African savanna. New Phytologist, 216: 1151-1160.

Staver AC, Archibald S, Levin S (2011) The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States.; Science, v. 334, pp. 230-232. Strassburg BBN, Brooks T, Feltran-Barbieri R, et al. 2017. Moment of truth for the Cerrado hotspot. Nature Ecology Evolution, 1:1–3.

Strassburg, BBN, Brooks, T, Feltran-Barbieri, R (2017) Moment of truth for the Cerrado hotspot. Nature Ecology Evolution v.1; p. 1–3.

Werneck FP. (2011) The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. Science Quarterly Review, 30, 1630-1648.

Werneck FP, Nogueira C, Colli GR, Sites JW, Costa GC (2012) Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American

savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. Journal of Biogeography 39: 1695-1706.

Capítulo 1: SEPARANDO OS EFEITOS DO SOLO, DO CLIMA E DO ESPAÇO SOBRE A COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES LENHOSAS DO BIOMA CERRADO

Esse Capítulo será submetido e está formatado nas regras da Revista Plant and Soil

https://www.springer.com/journal/11104/submission-guidelines

Autores: Daielle Carrijo[1], José Roberto Rodrigues Pinto[2], Simone Matias Reis[1, 3], Divino Silvério[4], Ricardo Flores Haidar[5], Sabrina do Couto de Miranda[6], Renata Françoso[7], Helena Lara Lemos[8], Ionai Ossami de Moura[9], Silvia da Luz Lima Mota[10], Iris Roitman[2], Evandro Luiz Mendonça Machado[11], Frederico Augusto Guimarães Guilherme[12], Jamir Prado[13], Carlos de Melo e Silva Neto, Tamiel Jacobson[2], Galiana S. Lindoso[15], Leonardo Maracahipes-Santos[16], Ana Clara Abadia[1], Henrique Augusto Mews[17], Paulo Sérgio Morandi[1], Arthur Aires[1], Eddie Lenza[1].

Instituições:
1- Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade do Estado de Mato Grosso, *Campus* de Nova Xavantina - MT.
2- Universidade de Brasília, Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais / Centro de Referência em Conservação da Natureza e Recuperação de Áreas Degradadas, Campus Universitário Darcy Ribeiro, CEP 70910-900. Brasília - DF, Brasil.
3- Universidade Federal do Acre, Rio Branco - AC.
4- Universidade Federal Rural do Amazonas, Capitão Poço - PA.
5- Universidade Federal do Tocantins, Palmas - TO.
6- Universidade Estadual de Goiás, Unidade Universitária de Palmeiras de Goiás - GO.
7- Universidade Federal de Lavras, Lavras - MG.
8- Tikré Brasil Soluções Ambientais, Brasília - DF.
9- Ministério do Meio Ambiente, Secretaria da Amazônia e Serviços Ambientais, Brasília - DF.
10- Universidade Federal de Mato Grosso, *Campus* Cuiabá - MT.
11- Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri - *Campus* JK, Faculdade de Ciências Agrárias, Diamantina - MG.
12- Universidade Federal de Jataí, Unidade de Ciências Biológicas, Jataí - GO.
13- Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia - MG.
14- Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Goiás - Cidade de Goiás – GO.
15-
16- Instituto de Pesquisas da Amazônia, Canarana - MT.
17- Universidade Federal de Rondonópolis, Rondonópolis - MT.

Resumo:

Introdução e objetivos. O entendimento da contribuição dos fatores determinísticos e estocásticos como processos estruturadores de comunidades de plantas em grande

escala, dependem da compilação de metadados das condições ambientais, espaciais e bióticas. Aqui nós utilizamos extensa base de dados com o objetivo de quantificar e separar a influência de processos determinísticos (ambiente) e estocásticos (espaço) na composição de espécies lenhosas na maior e mais biodiversa savana Neotropical.

Métodos. Compilamos dados de 128 sítios amplamente distribuídos no Cerrado brasileiro e amostrados com metodologia padronizada. Esses sítios ocorrem em condições ambientais distintas e representam majoritariamente a vegetação savânica do Cerrado: sítios em solos profundos e relevo plano a suavemente ondulado – Cerrado Típico (CT, n = 95) e sítios em solos rasos, com afloramentos rochosos e relevo acidentado – Cerrado Rupestre (CR, n = 33). Empregamos PCoA para avaliar a dissimilaridade da composição de espécies entre CR e CT; LCBD para determinar quais dos sítios CR e CT contribuem mais com a diversidade beta; RDA para investigar a relação entre condições ambientais, distribuição espacial e a composição de espécies; GDM para modelar os efeitos do solo, do clima e do espaço na composição de espécies nos dois ambientes.

Resultados. As condições climáticas foram semelhantes entre CR e CT, mas a textura, o conteúdo de matéria orgânica e a acidez dos solos diferiram entre os ambientes, com maiores valores no CR. Os dois primeiros eixos da RDA explicaram, respectivamente, 40% e 23% da variação na composição de espécies que foi associada principalmente às propriedades dos solos. Cinco sítios CR e 10 sítios CT, localizados principalmente na porção central do bioma, foram aqueles que mais contribuíram para a diversidade regional de espécies. As condições edáficas e climáticas explicaram melhor a diversidade beta do que a distribuição espacial dos sítios.

Conclusão. As condições climáticas e principalmente edáficas (processos determinísticos) explicam melhor a diversidade beta em comunidades lenhosas do Cerrado brasileiro, do que a influência do espaço (processo estocástico). Assim as mudanças antrópicas nos ambientes de Cerrado podem alterar a distribuição da flora desse Bioma.

INTRODUÇÃO

Entender se os padrões da diversidade beta de espécies vegetais são determinados por processos determinísticos (Clements 1916) ou estocásticos (Gleason

1926) tem sido uma das grandes questões em ecologia. Nos últimos 100 anos, o debate sobre esse tema tem se intensificado e várias teorias e métodos têm sido propostos para ajudar a responder esta questão (Hutchinson 1957; Hubbel 2001; Chase e Leibold 2003). Apesar disso, as relações entre os padrões e os processos estruturadores das comunidades são pouco entendidos e por isso são consideradas verdadeiras "*caixas pretas*" por Vellend (2010). Isso porque, a ligação entre os padrões observados nas comunidades, dependem da escala geográfica de análise (Hubbel 2001; Chase e Leibold 2003) e podem ser determinadas por múltiplos fatores, sejam determinísticos ou estocásticos (Vellend 2010). Essa dificuldade de ligação causal entre padrões e processos é ainda maior em ecossistemas com grande abrangência geográfica e nos quais a estrutura da vegetação e composição de espécies são muito heterogêneas nas diversas escalas espaciais (Silva et al. 2006; Ribeiro e Walter 2008). Esse é o caso do bioma Cerrado, a maior savana Neotropical (Cole 1986), e que abriga a maior diversidade de plantas entre todas as savanas mundiais (Mendonça et al. 2008).

Desde a década de 70 do século passado a composição de espécies lenhosas do Cerrado tem sido amplamente estudada (Askew et al. 1971; Eiten 1972; Ratter et al. 2003). Entretanto, a maioria dos trabalhos em grande escala geográfica se limitaram a descrever os padrões fitogeográficos (Ratter et al. 1996; Felfili et al. 2004; Felfili et al. 2008; Françoso et al. 2016) ou a relação entre o ambiente e os tipos de vegetação do Cerrado (Silva et al. 2006; Amorim e Batalha 2007). Sendo que as avaliações dos efeitos do espaço e do ambiente sobre a composição florística são, em geral, mais restritos a região central e leste do Cerrado (Torello-Raventos et al. 2013; Mews et al. 2016; Abadia et al. 2018; Menegat et al. 2019) ou a comunidades locais (Felfili et al. 2002; Amaral e Munhoz 2006; Maracahipes-Santos et al. 2015). Considerando que o Cerrado é extenso (cerca de 2.000.000 de km^2), apresenta consideráveis variações morfoclimáticas (Alvares et al. 2013) e edáfica (Reatto et al. 2008), além de possuir grande heterogeneidade na estrutura da vegetação, na composição da flora (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Silva et al. 2006; Ribeiro e Walter 2008; Françoso et al. 2016), ele se torna um bom modelo para se investigar o papel do solos e do clima (processos determinísticos) e do espaço (processo estocástico) sobre a estruturação das comunidades vegetais, em distintas escalas espaciais.

Em escala geográfica ampla, os ecossistemas do Cerrado têm sido classificados em ecorregiões associadas ao clima, à geomorfologia, à composição de espécies e ao tipo de vegetação dominante (Ratter et al. 2003; Arruda et al. 2008; Françoso et al.

2016; Sano et al. 2019). Em escala local, a vegetação tem sido classificada em fitofisionomias ou tipos de vegetação, como proposto por Ribeiro e Walter (2008), os quais classificaram o Cerrado em três formações vegetais (savânicas, florestais e campestres) subdivididas em 14 tipos vegetacionais, caracterizados principalmente por particularidades na estrutura da vegetação, na composição florística e nas propriedades dos substratos (propriedades físicas e químicas dos substratos e relevo). Segundo os autores, ao longo do bioma Cerrado há predomínio de fisionomias savânicas, tratadas em conjunto como "*Cerrado sentido restrito*" e, que representam 66% da vegetação original do Bioma. Três desses tipos de vegetação savânica do Cerrado são associadas a solos oligotróficos, profundos, bem drenados e com relevo plano a suavemente ondulados (Cerrado Denso, Cerrado Típico e Cerrado Ralo). O quarto tipo de vegetação (Cerrado Rupestre) ocorre sobre solos também oligotróficos, mas sobre substrato com afloramentos rochosos e rasos, e com relevo acidentado. Desse modo, qualquer que seja a escala geográfica analisada, parece haver uma relação causal entre o meio físico e a estrutura da vegetação e a composição de espécies do Cerrado, uma vez que as classificações históricas desse bioma sempre levaram em consideração as propriedades do clima, dos substratos e relevo, mas pouco trataram da distância geográfica como fator estruturador.

Apenas a partir da primeira década deste século foram desenvolvidos estudos sistemáticos e comparativos da flora entre os cerrados sobre relevo plano e solos profundos (Cerrado típico) e os Cerrados rochosos sobre relevo acidentado e solos rasos (Cerrado Rupestre). Alguns desses estudos mostraram que a distinção entre esses dois tipos de vegetação não se restringe apenas às propriedades do relevo e das características físicas e químicas dos substratos. Por exemplo, Lenza et al. (2011), sugeriram que há espécies especialistas de solos rochosos. Ainda, em um estudo no planalto central brasileiro, Mews et al. (2016) mostraram que os tamanhos populacionais das espécies lenhosas comuns aos dois tipos de vegetação variam amplamente entre elas e concluíram que o Cerrado Típico e o Cerrado Rupestre possuem flora complementar. Abadia et al. (2018) foram os primeiros autores a testar e comparar o efeito do ambiente e do espaço sobre a flora lenhosa do Cerrado Típico e do Cerrado Rupestre, realizado na transição Cerrado-Amazônia. Esses autores evidenciaram distinção florística entre os dois tipos de vegetação, determinada principalmente pelo efeito sinérgico entre o ambiente e o espaço, mas tanto o efeito

puro do ambiente quanto o efeito do ambiente espacialmente estruturado foram maiores no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre.

Apesar da contribuição dos estudos, conduzidos nas últimas décadas sobre a flora savânica do Cerrado, ainda existem lacunas sobre a compreensão do papel do ambiente e do espaço sobre a distribuição e a composição de espécies lenhosas. Desse modo, a condução de estudos relacionando a flora, os solos, o clima e a distância geográfica entre sítios pode separar os efeitos de processso determinísticos ou estocásticos sobre a estruturação das comunidades lenhosas. Esses estudos podem ainda revelar os efeitos desses processos diferem entre os ambientes de solos profundos e relevo plano a suavemente ondulado e de solos rasos, com afloramentos rochosos e relevo acidentado.

Assim, nós investigamos a flora lenhosa, as propriedades físicas e disponibilidade de nutrientes nos solos, a altitude e as variáveis climáticas (amplitude térmica e precipitação) em sítios de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre para responder a três questões: 1**)** Como os solos, o clima e a distâmcia geográfica atuam sobre a composição da flora lenhosa do Cerrado sentido restrito? As hipóteses propostas são: I. As variáveis edáficas explicam melhor a composição de espécies do que as variáveis climáticas, uma vez que os solos tendem a ser mais variáveis que o clima ao longo do Cerrado; II. A heterogeneidade edáfica e climática, ao longo do Cerrado, promove ampla variação na composição de espécies, tanto entre os tipos de vegetação (diversidade beta) quanto dentro da mesma vegetação (diversidade alfa). 2) O solo, o clima e a distância geográfica exercem efeitos similares sobre a composição das espécies lenhosas de Cerrado Rupestra e Cerrado Típico? Nossa hipótese é que o ambiente (solo e clima) exerce maior efeito sobre a diversidade beta da composição florística do Cerrado Rupestre do que do Cerrado Típico, uma vez que o Cerrado Rupestre se estabelece sobre afloramentos rochosos e solos rasos, condições ambientais limitantes ao estabelecimento de plantas lenhosas, estando assim sob mais forte controle ambiental. 3) Qual tipo de ambiente contribui mais para a diversidade beta de espécies lenhosas do Cerrado? Nossa hipótese é que o ambiente rupestre contribui mais para a diversidade beta do Cerrado, uma vez que a flora do Cerrado Rupestre é mais heterogênea (Abadia et al. 2018) e apresenta muitas espécies endêmicas (Colli-Silva et al. 2019) e especialistas em habitats com solos rochosos (Lenza et al. 2011, Mews et al. 2014).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo no bioma Cerrado, que é a maior savana Neotropical e o segundo maior bioma da América do Sul (Ribeiro e Walter 2008). O Cerrado está localizado predominantemente na parte central do Brasil e ocupa 23% do território nacional (Ribeiro e Walter 2008). O Cerrado é formado por um complexo e intrincado mosaico vegetacional composto, principalmente, por vegetação savânica, mas também por vegetação campestre e florestal. Apesar da grande extensão do Cerrado (com cerca de 2.000.000 de km^2), o clima na maior parte do bioma é do tipo Aw de Köppen, com período seco (abril a outubro) e chuvoso (novembro a março) bem definidos (Silva et al. 2008). Os solos são predominantemente do tipo Latossolo Vermelho e Latossolo Vermelho Amarelo e Neossolos Litólicos (Reatto et al. 2008).

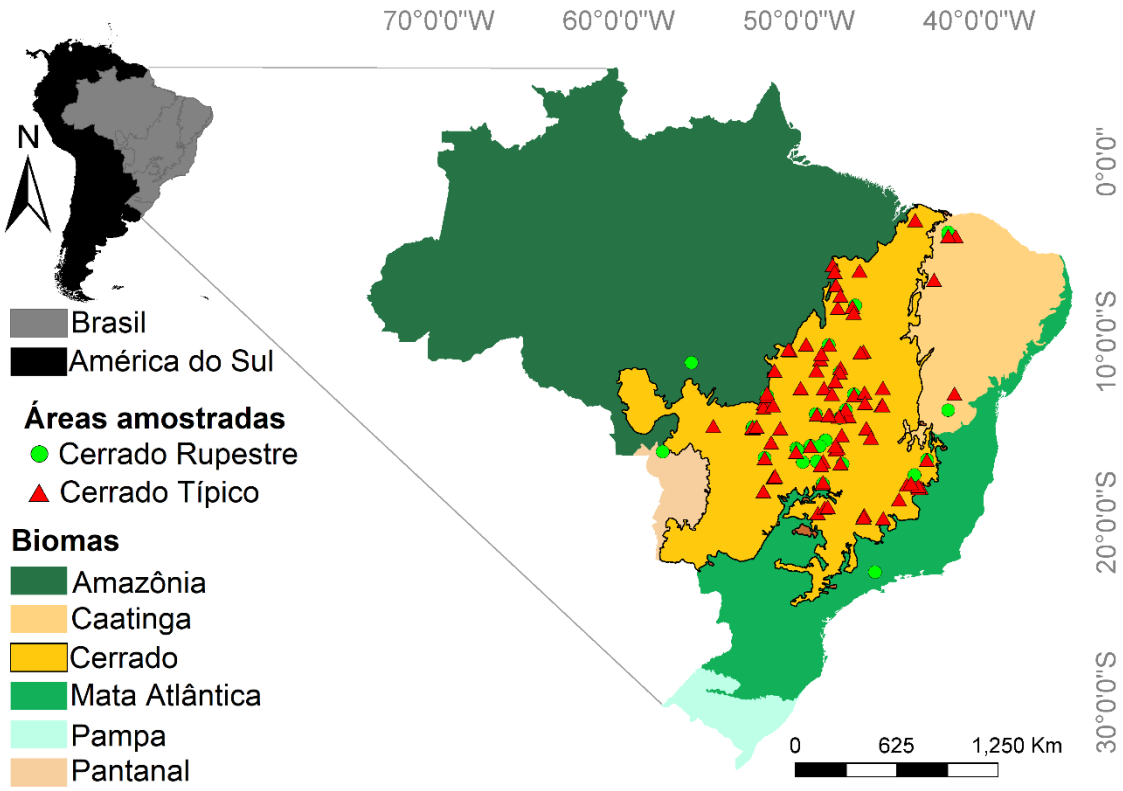


Figura 1. Localização geográfica dos 128 sítios de Cerrado sentido restrito amostrados ao longo do bioma Cerrado, Brasil.

Tipos de vegetação estudados

O Cerrado sentido restrito representa 66% da vegetação original do Brazilian savana e é dividido em quatro subtipos de vegetação (Ribeiro e Walter 2008). O Cerrado Denso,

Cerrado Típico e Cerrado Ralo são vegetações associadas a solos oligotróficos, profundos, bem drenados e com relevo plano a suavemente ondulados, sendo diferenciadas entre si pela densidade e porte do estrato lenhoso da vegetação (Ribeiro e Walter 2008). Ao passo o quarto subtipo, o Cerrado Rupestre também ocorre em solos oligotróficos, mas sobre substrato com afloramentos rochosos e rasos, e com relevo acidentado. Para este estudo nós consideramos apenas os subtipos Cerrado Típico e Cerrado Rupestre, pois representam majoritariamente a maior extensão do Cerrado sentido restrito (Reatto et al. 2008).



Figura 2: Visão panorâmica da vegetação e das condições ambientais do Cerrado Rupestre (CR) e do Cerrado Típico (CT).

Coleta de dados

Compilamos dados de estudos que amostraram a flora lenhosa em 128 sítios, sendo 33 sítios de Cerrado Rupestre e 95 de Cerrado Típico (Figura 1). Esses dados foram obtidos por meio de parcerias com 15 colaboradores que utilizaram metodologia de amostragem padronizada (Material Suplementar 1). Assim, todos os sítios foram amostrados empregando método de parcelas, com área amostral mínima de 1,0 hectare e adotando como critério de inclusão o diâmetro medido a 30 cm do solo - Db30 > 5 cm,

conforme preconizado no Manual para o Monitoramento de Parcelas Permanentes nos Biomas Cerrado e Pantanal (Felfili et al. 2005).

Triagem dos dados

Os dados de todos os sítios passaram por um rigoroso processo de conferência e padronização da nomenclatura botânica utilizando o site da Flora do Brasil (https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil). Foram incluidos neste estudo sítios nos quais não havia sinais recentes de fogo, presença ou pisoteio intenso de gado ou sinais de exploração de madeira. O processo detalhado de triagem, conferência e correção dos dados está descrito no Material Suplementar 5.

Propriedades físicas e químicas dos solos

Dos 128 sítios selecionados nós obtivemos dados de solos de 65 sítios, sendo 30 de Cerrado Rupestre e 35 de Cerrado Típico. Utilizamos os valores médios das propriedades físico-químicas dos solos por sítio, independentemente do número de unidades amostrais por sítio (que variou de 1 a 26). Em seguida, padronizamos as unidades de medida e calculamos algumas variáveis faltantes em alguns sítios possíveis de cálculo a partir das variáveis existentes (e.g. Soma de Bases e Saturação de Bases). Após esses procedimentos, nós obtivemos 16 variáveis para os 65 sítios amostrais. Posteriormente fizemos as seleções das variáveis através dos seguintes critérios: primeiro, excluímos as variáveis que compunham os cálculos de saturação de bases (Soma de Bases, Ca, Mg, K, CTC e Al) para eliminar a redundância de informação; segundo excluímos o micronutriente Ferro; terceiro realizamos análise de Fator de inflação da variância (*Variance Inflation Fator* – VIF), nível de corte 3 (Stine 2012) com as variáveis restantes (pH, Matéria Orgânica, Saturação de Bases, Argila, Areia, Silte, Na, P e S) o que levou a exclusão de quatro variáveis. Após esses procedimentos, restaram as variáveis Saturação de Bases, Matéria Orgânica, acidez (pH), teor de Argila e de Areia.

Dados ambientais e espaciais

Adquirimos as variáveis climáticas de cada sítio da base de dados do *WorldClim* 2.0 (Fick e Hijmans 2017), utilizando o pacote Raster do Programa *R Core Team* (2023) (Hijmans 2022) que lê, escreve, manipula, analisa e modela dados espaciais e o pacote

sp (Bivand et al. 2013) que utiliza classes e métodos para dados espaciais. No pacote *sp*, as classes informam onde residem as informações de localização para dados em duas e três dimensões espaciais (Bivand et al. 2013). No total obtivemos 19 variáveis climáticas disponíveis na plataforma, das quais optamos por utilizar somente duas (Precipitação e Amplitude térmica anual), além da altitude, uma vez que essa variáveis são as únicas que influenciam significativamente a composição de espécies no Cerrado sentido restrito (Abadia et al. 2018). Para carcaterização espacial utilizamos a coordenada geográfica da parcela mais central de cada sítio.

Para carcaterização espacial utilizamos a coordenada geográfica da parcela mais central de cada sítio. Recebemos as coordenadas geográficas em distintos formatos (e.g. UTM, graus, minutos e segundos), por isso padronizamos todas as coordenadas em graus decimais utilizando o conversor automático do site *species link* (http://splink.cria.org.br/conversor). Após a conversão dos dados, utilizamos o Google Earth apenas para verificar possíveis erros de localização dos sítios e quando isso ocorreu contactamos os colaboradores para conferência e correção da localização dos sítios.

Análise de dados

Empregamos a Análise de Componentes Principais (PCoA) para avaliar possíveis discrepâncias nos resultados sob três condições: 1: Analisamos a PCoA incluindo apenas táxons identificados em nível de espécie; 2: Analisamos a PCoA considerando todos os táxons não identificados como uma única espécie e 3: Analisamos a PCoA utilizando todos os táxons não identificados como espécies distintas. Essas três análises são descritas com mais detalhes no Material Suplementar 5. Como os resultados das três situações foram semelhantes (Material Suplementar 6). Com essa decisão, nós removemos 3.745 indivíduos das análises, cerca de 2% do total de 163.444 amostrados em todos os sítios.

Para avaliarmos a dissimilaridade da composição de espécies entre os sítios empregamos a Análise de Coordenadas Principais (PCoA, Gower 2015). Posteriormente, usamos Análise de similaridades (ANOSIM, Clarke 1993) para verificar se a dissimilaridade dos grupos foi significativa, com nível de significância de 5%.

Para investigar a contribuição individual de cada sítio na diversidade beta utilizamos a Análise de Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD – *Local Contributions to Beta Diversity*, Legendre 2014). Assumindo que sítios com altos índices de LCBD são aqueles que possuem combinações incomuns de espécies e por isso tem alto valor de conservação (Legendre 2014).

Para comparar as variáveis edáficas (saturação de bases, matéria orgânica, pH, areia e argila) e as variáveis ambientais (amplitude térmica anual, altitude e precipitação) entre os ambientes, empregamos o teste não paramétrico de Mann-Whitney (Mann e Whitney 1947). Para esta análise usamos valores médios da variável em cada sítio.

Avaliamos as relações entre as variáveis edáficas e a composição florística usando Análise de Redundância Canônica (RDA, Rao 1964~~)~~ Para esta análise, utilizamos apenas os sítios dos quais dispúnhamos de informações sobre solos. Aplicamos a transformação de Hellinger (Legendre e Gallagher 2001) à matriz de composição florística, indicada para análise com dados de abundância de espécies (Legendre e Gallagher 2001). Padronizamos a matriz edáfica (média = 0 e desvio padrão = 1) para lidar com a grande variação dos dados e corrigir as diferenças entre as unidades de medida das variáveis edáficas. Para confirmar a significância dos grupos formados pela RDA, realizamos teste de permutação de Monte Carlo com 9.999 repetições conforme sugerido por Hope (1968).

Para analisarmos os efeitos ambientais (variáveis climáticas e edáficas) e do espaço (distância geográfica entre sítios) sobre a composição de espécies, nós empregamos Modelos de Dissimilaridade Generalizados (GDM - *Generalized Dissimilarity Modeling*, Legendre 2014). Para gerar os modelos, nós usamos as variáveis ambientais (altitude, precipitação e Amplitude Térmica Anual), solo (saturação de bases, matéria orgânica, pH, areia e argila), distância geográfica (latitude e longitude) e ambiente (Cerrado Rupestre e Cerrado Típico) como preditoras e, as abundâncias das espécies como variáveis respostas e os sítios como variáveis aleatórias.

Programas e pacotes estatísticos empregados nas análises dos dados

Todas as análises de dados foram realizadas no programa *R Core Team* (2023). Para realizar a PCoA, utilizamos os pacotes: *Vegan* (Oksanen et al. 2023), *stringi* (Gagolewski 2023) e *ggplot2* (Wickham 2023). Para o teste de Mann-Whitney, funções

do R base e para a plotagem dos resultados deste teste o pacote *ggplot2* (Wickham 2023). Na RDA utilizamos os seguintes pacotes: *packfor* (Legendre e Blanchet 2016), *adespatial* (Dray et al. 2022), s*pacemakeR* (Dray 2013), *ggvegan* (Simpson 2019) e *Vegan* (Oksanen et al. 2023). E no GDM utilizamos: *gdm* (Fitzpatrick et al. 2023) e *ggplot2* (Wickham 2022). Para o LCBD utilizamos *Vegan* (Oksanen et al. 2023) e *adespatial* (Dray et al. 2023). Realizamos edições adicionais nas imagens no programa GIMP 2.1.

RESULTADOS

Abundância de indivíduos e riqueza de espécies

Nos 128 sítios registramos 163.444 plantas lenhosas distribuídas em 81 famílias, 248 gêneros e 548 espécies. Os 33 sítios CR apresentaram menores números de indivíduos (35.955), famílias (62), gêneros (161) e espécies (334) em relação aos 95 sítios CT 127.489 indivíduos, 78 famílias, 208 gêneros e 474 espécies (Material Suplementar 9).

Composição de espécies

Nós registramos pequeno número de espécies exclusivas no CR (n = 77; 14% do total), mas considerável número de espécies exclusivas no CT (n = 214; 39% do total) e de espécies comuns aos dois ambientes (n = 260; 47% do total). Isso pode ter ocorrido uma vez que a composição de espécies na maioria dos sítios CR ser predominantemente aquela do CT, apesar da composição de espécies em muitos sítios de CR diferir daquela dos CT (Figura 3). Por isso, a composição de espécies entre os ambientes foi dissimilar (Figura 3), resultado confirmado pela análise de similaridade (ANOSIM - R = 0,30; p = 0,001), mas a proporção da variância na abundância de espécies capturadas pelos dois primeiros eixos da PCoA foi baixa (~20%).

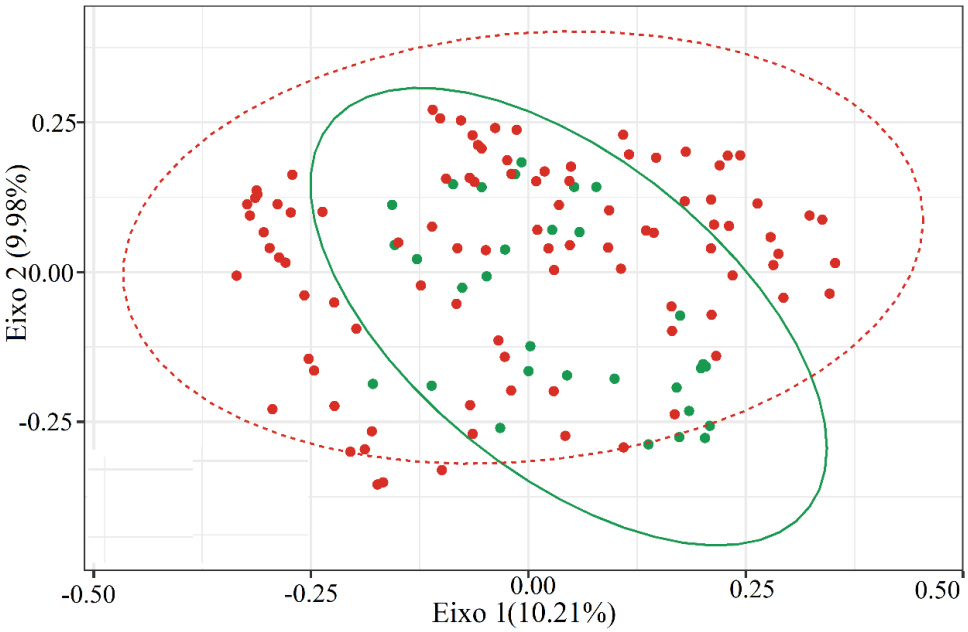


Figura 3: Ordenação (PCoA) da composição de espécies e abundância de plantas lenhosas amostradas em 33 sítios de Cerrado Rupestre (verde) e 95 sítios de Cerrado Típico (vermelho) amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Apenas 15 dos 128 sítios amostrados (≅ 12% do total) contribuíram significativamente para a diversidade regional. Cinco destes sítios são CR (15% do total de sítios desse ambiente) e 10 são CT (11%, Tabela 1). Os 15 sítios estão localizados principalmente na porção central do Cerrado e nas zonas de transição entre o Cerrado e a Caatinga, ao Nordeste, e com a Amazônia, ao Norte. Quatro dos cinco sítios CR estão localizados no Planalto Central e apenas um a oeste do Brazilian savana, enquanto os 11 sítios CT estão situados na porção central (n = 4), leste (n = 2) e norte (n = 2) do bioma (Figura 4, Material Suplementar 7 e 8).

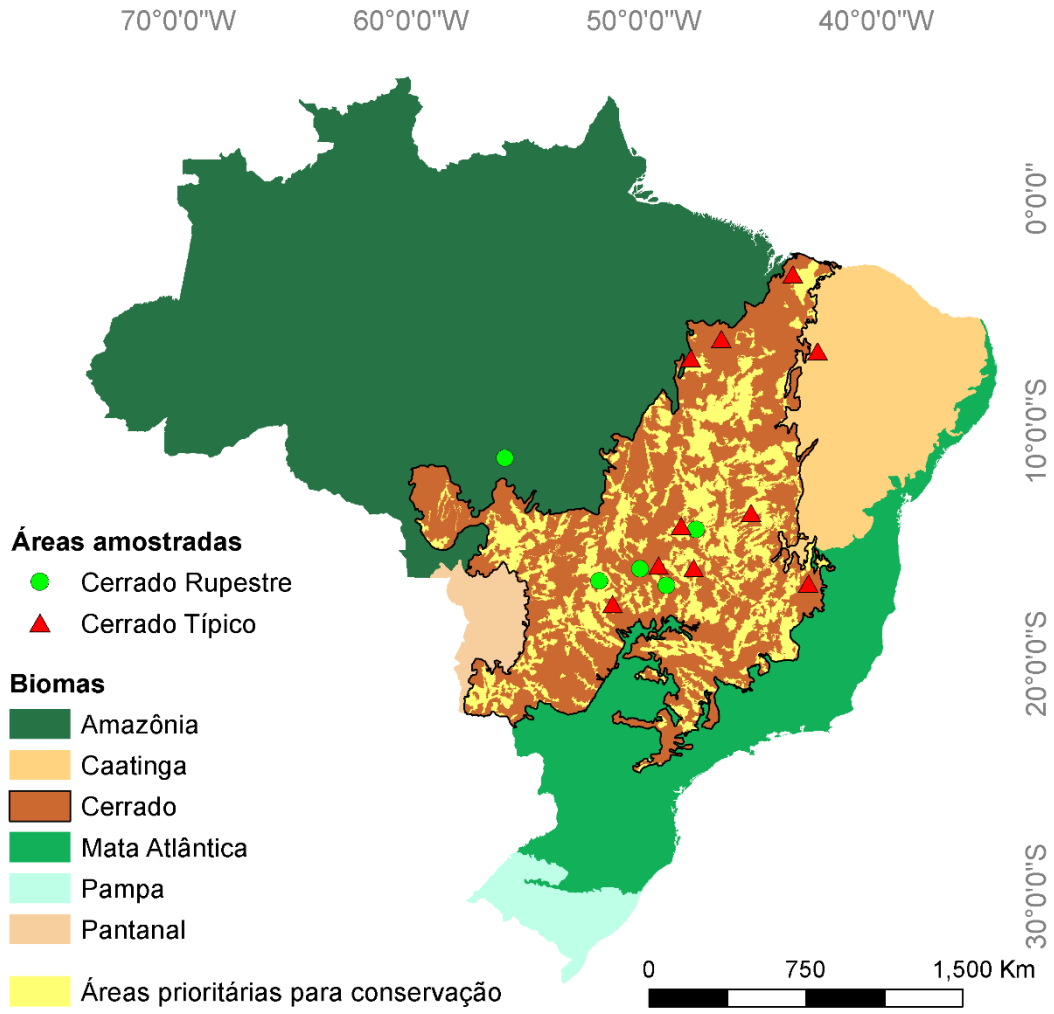


Figura 4:Contribuição local para a Diversidade Beta (LCBD - Local Contributions to Beta Diversity), indicando os cinco sítios de Cerrado Rupestre (verde) e os 10 de Cerrado Típico (vermelho) que contribuíram significativamente para diversidade regional ao longo do bioma Cerrado, Brasil. Em amarelo as áreas prioritárias para conservação no bioma Cerrado (MMA 2016).

Solos e clima

Os solos do RS têm maior teor de matéria orgânica e são mais ácidos do que os solos do DS (Figura 5). No entanto, os solos dos dois ambientes não diferiram em teor de areia, argila e fertilidade (saturação de bases). A precipitação foi diferente entre os ambientes CR e CT, mas não houve diferenças significativas na altitude e amplitude térmica (Figura 10).

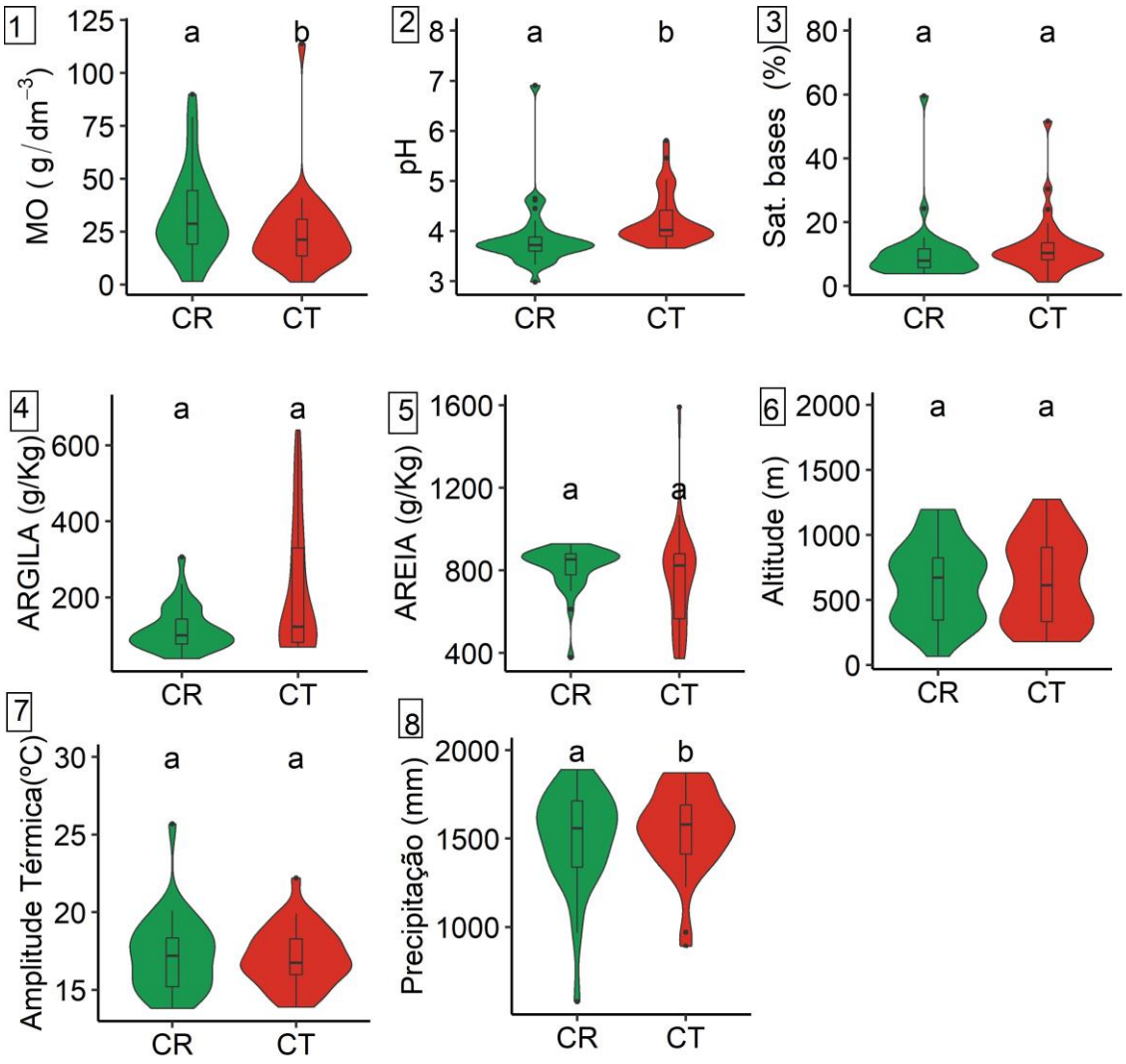


Figura 5: Comparações das variáveis edáficas (1 a 5), altitude (6) e climáticas (7 e 8) entre os ambientes de Cerrado Rupestre (CR) e de Cerrado Típico (CT) ao longo do bioma Cerrado, Brasil. Letras iguais não diferem pelo teste de Mann-Whitney, a 5%.

Relação entre solo, clima e composição de espécies

Verificamos clara relação entre as variáveis climáticas, as propriedades físico-químicas dos solos e a composição e a abundância das espécies lenhosas nos ambientes CR e CT ($F_{9,34}$ = 1,18; $p < 0,01$; Figura 6). Os dois primeiros eixos da RDA explicaram, respectivamente, 40% e 23% da variação na composição florística em relação às propriedades do solo. O primeiro eixo representou o gradiente de textura (relacionado aos teores de argila), matéria orgânica, altitude e precipitação. Ao passo que o segundo eixo evidenciou o gradiente de textura (relacionado aos teores de areia e argila), acidez e saturação de bases.

Em conjunto, os dois primeiros eixos capturaram mais da metade da relação entre ambiente e flora (63%), indicando que a flora do CR se estabelece sobre solos com

textura mais grossa, maior teor de matéria orgânica e acidez e menos férteis em relação ao CT (Figura 6). Por outro lado, a flora do CT tende a se estabelecer, preferencialmente, em locais mais chuvosos, com maiores altitudes e menor amplitude térmica. Notamos ainda tendência de maior dispersão dos sítios CR em relação à composição florística e as propriedades edáficas e climáticas, fato que sugere maior heterogeneidade ambiental (Figura 6).

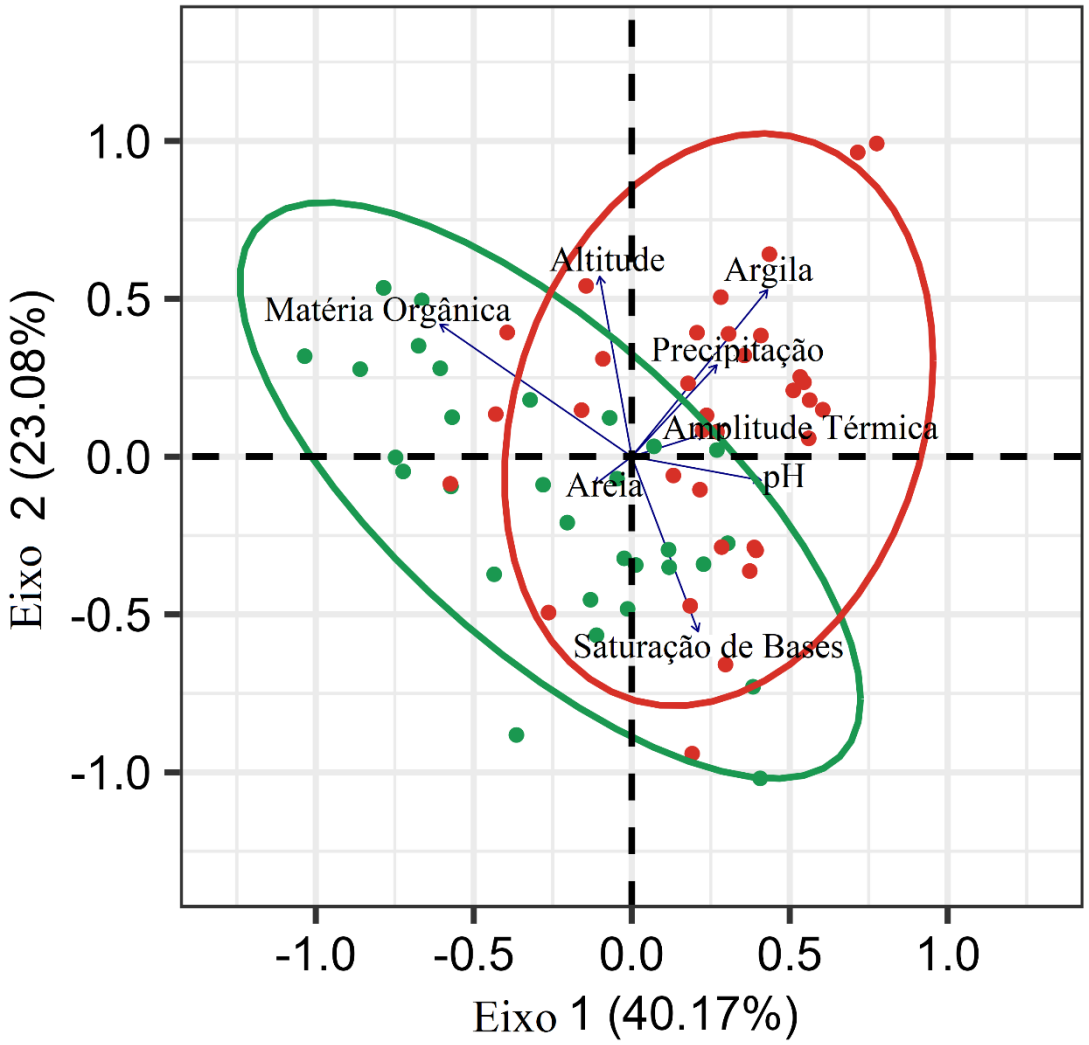


Figura 6: Análise de Redundância das associações entre as propriedades físico-químicas dos solos, variáveis ambientais e a composição e a abundância de espécies em 30 sítios de Cerrado Rupestre (verde) e 35 sítios de Cerrado Típico (vermelho) ao longo do bioma Cerrado, Brasil.

Observamos evidentes efeitos das variáveis edáficas e climáticas sobre a substituição de espécies lenhosas ao longo do gradiente ambiental, tanto no CR quanto no CT (Figura 7A). No entanto, a dissimilaridade florística aumentou linearmente ao longo do gradiente ambiental no CR e atingiu valores máximos em torno 90%, enquanto

no CT a dissimilaridade florística aumentou não linearmente e tendeu à assíntota em valores de dissimilaridade inferiores 70%. Além disso, a distância ecológica máxima total, ou seja, considerando todas as variáveis climáticas, edáficas e a distância espacial, foi maior no CR (valor = 2,0) do que CT (valor = 1,2). Assim, podemos afirmar que a substituição de espécies no gradiente ambiental é maior entre os sítios de Cerrado Rupestre do que entre os sítios de Cerrado Típico (Figura 7A).

Quando analisamos os efeitos das variáveis ecológicas sobre o *turnover* de espécies para os dois ambientes, por meio do modelo de dissimilaridade generalizado (GDM), encontramos que seis das sete variáveis determinantes da substituição de espécies foram as mesmas no CR e CT (pH, altitude, amplitude térmica, precipitação, matéria orgânica, distância geográfica). Outra semelhança entre os ambientes é que três das variáveis preditoras mais importantes contribuíram para valores parciais máximos de dissimilaridade entre sítios superiores a 15% em ambos os ambientes (pH, altitude e amplitude térmica). Por outro lado, o teor de areia foi determinante da dissimilaridade florística apenas no CR (dissimilaridade máxima cerca de 60%), enquanto a saturação de base foi importante para a substituição de espécies apenas no CT (dissimilaridade máxima cerca de 40%). A variável distância geográfica exerceu forte efeito para a dissimilaridade florística entre os sítios CR (dissimilaridade máxima cerca de 40%), mas teve fraco efeito sobre dissimilaridade florística no CT (dissimilaridade máxima cerca de 6%).

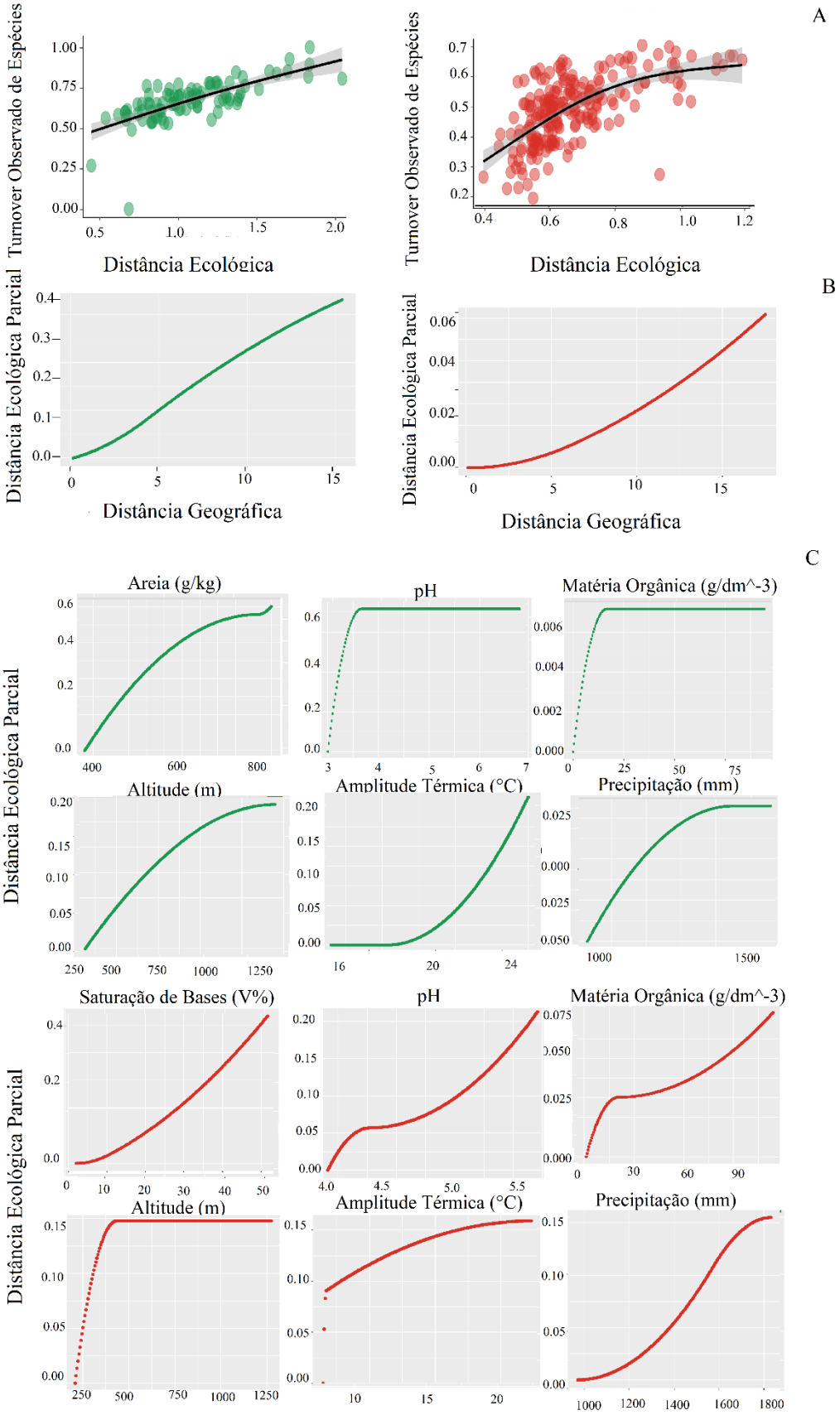

A
Turnover Observado de Espécies
Distância Ecológica
Turnover Observado de Espécies
Distância Ecológica
B
Distância Ecológica Parcial
Distância Geográfica
Distância Ecológica Parcial
Distância Geográfica
C
Distância Ecológica Parcial
Areia (g/kg)
pH
Matéria Orgânica (g/dm^-3)
Altitude (m)
Amplitude Térmica (°C)
Precipitação (mm)
Distância Ecológica Parcial
Saturação de Bases (V%)
pH
Matéria Orgânica (g/dm^-3)
Altitude (m)
Amplitude Térmica (°C)
Precipitação (mm)

Figura 7: Efeitos das variáveis edáficas, climáticas e espaciais sobre a dissimilaridade florística entre 30 sítios de Cerrado Rupestre (verde) e 35 sítios de Cerrado Típico (vermelho) do bioma Cerrado, Brasil, com base no Modelos de Dissimilaridade Generalizado (GDM). A = efeitos de todas as variáveis analisadas (distância ecológica) e a dissimilaridade entre sítios; B = efeito do espaço sobre a dissimilaridade; C = Efeito de cada variável edáfica e climática separadamente. Notar diferentes escalas e amplitudes de valores nos distintos gráficos.

Os resultados do GDM foram confirmados pela Partição de Variância (Figura 8). Primeiro, a proporção da variância explicada exclusivamente pelo espaço foi maior no CR (18%) do que no CT (0,4%). Segundo, a explicação exclusiva do ambiente (clima e solos) no CT foi cerca de duas vezes maior (98,4%) do que no CR (45,7%). Terceiro, a variância explicada pelo ambiente estruturado no espaço foi maior no CR (36,3%) do que no CT (1,2%).

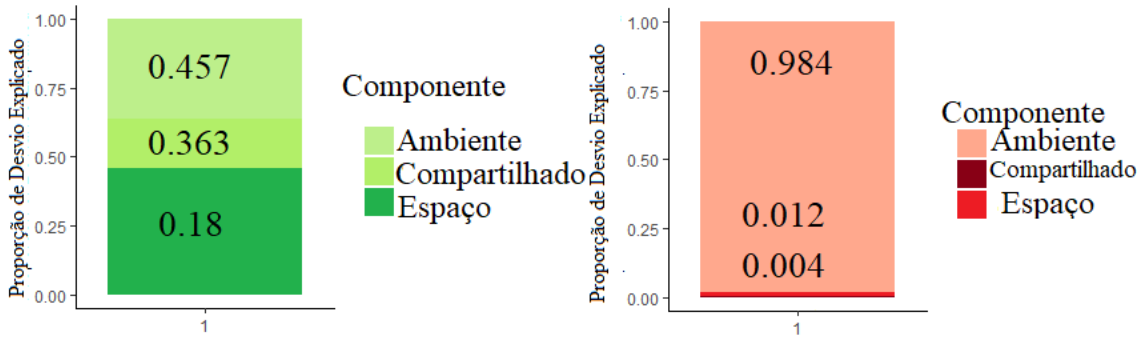


Figura 8: Partição de Variância realizada pós-GDM, mostrando a proporção de explicação de cada componente nos 30 sítios amostrados de Cerrado Rupestre (verde) e 35 de Cerrado Típico (vermelho) do bioma Cerrado, Brasil.

DISCUSSÃO

Padrões gerais

Identificamos na escala de bioma três importantes padrões de distribuição da flora lenhosa ao longo do Cerrado, a partir das comparações da composição e da abundância de espécies entre o Cerrado Rupestre e Cerrado Típico. Primeiro, das 548 espécies registradas, cerca da metade (n = 260) foi compartilhada entre os dois ambientes, mas o número de espécies exclusivas do Cerrado Rupestre foi cerca de três

vezes menor do que aquele de espécies exclusivas do Cerrado Típico. Segundo, a flora lenhosa do Cerrado Rupestre é composta, predominantemente, por um subconjunto de espécies do Cerrado Típico. Terceiro, há maior contribuição dos sítios de Cerrado Típico (10) do que de Cerrado Rupestre (5) para a diversidade regional. Os sítios de Cerrado Rupestre da porção Central foram aqueles que mais contribuíram para diversidade regional, enquanto no Cerrado Típico, os sítios ocorreram tanto na porção central quanto nas regiões de transição com a Amazônia ao norte e a Caatinga ao oeste.

Revelamos quatro padrões de relação entre a composição de espécies e as características dos solos, do ambiente e do espaço. Primeiro, os solos do Cerrado Rupestre são menos argilosos, com maior teor de matéria orgânica e acidez que os do Cerrado Típico, mas não registramos diferenças nas variáveis climáticas entre os dois ambientes. Segundo, há evidente efeito das propriedades físicas (areia e argila) e químicas (matéria orgânica, pH e saturação de bases) dos solos e das condições climáticas (altitude e amplitude térmica) sobre a composição de espécies lenhosas. Terceiro, o espaço exerce maiores efeitos sobre a dissimilaridade de espécies no Cerrado Rupestre, enquanto as condições climáticas e altitudinais são mais determinantes de dissimilaridade de espécies no Cerrado Típico. Quarto, em ambos os ambientes os efeitos edáficos, são maiores do que os efeitos climáticos e altitudinais sobre a composição de espécies.

Alguns dos padrões que nós identificamos são inéditos, outros confirmam ou divergem de estudos que compararam o ambiente e a flora desses dois tipos de vegetação em escala geográfica local (Lenza et al. 2011) ou regional (Mews et al. 2016; Abadia et al. 2018). Essas novidades, assim como as concordâncias e discrepâncias com outros estudos serão discutidas em detalhe a seguir, tendo como pano de fundo, a importância da relação entre a composição de espécies lenhosas com as variações no solo, altitude, clima e as distância geográfica para a conservação da biodiversidade e, consequentemente, dos diversos serviços ecossistêmicos do bioma Cerrado.

Florística

A dissimilaridade na composição de espécies entre o Cerrado Rupestre e o Típico na escala do bioma Cerrado, também já havia sido apontada por outros estudos em escala regional (Mews et al. 2016; Abadia et al. 2018). Mostramos aqui, pela primeira vez, que essa dissimilaridade é determinada pelo fato de que o Cerrado

Rupestre abriga uma parcela da flora lenhosa que ocorre no Cerrado Típico. Em menor escala geográfica, ou seja, considerando apenas na porção central do Cerrado, a flora lenhosa nesses dois ambientes é considerada como complementar (Mews et al. 2016). Também para a porção central do Cerrado, outros autores têm destacado a importância de espécies especialistas de Cerrados Rupestres (Pinto et al. 2009; Lenza et al. 2011). Em conjunto, esses resultados mostram que além das particularidades do substrato (Abadia et al. 2018) e da geomorfologia (Mews et al. 2016) do Cerrado Rupestre e do Cerrado Típico, esses dois tipos de vegetação também possuem singularidades florísticas. Primeiro, o Cerrado Rupestre abriga espécies de ampla ocorrência das formações savânicas (*Qualea grandiflora, Caryocar brasiliense, Tabebuia aurea*), quanto aquelas exclusivas ou especialistas de Cerrado Rupestre (e.g. *Tibouchina papyrus, Macairea radula, Miconia pepericarpa, Schwartzia adamantium, Wunderlichia mirabilis, W. cruelsiana*) (Ribeiro e Walter 2008; Lenza et al. 2011). Segundo, cerca de 40% das espécies registradas no Cerrado Típico não ocorreram no Cerrado Rupestre. Assim, nós reforçamos a ideia de que o Cerrado Rupestre atua como um refúgio de espécies lenhosas de formações savânicas do Cerrado (Pinto et al. 2009), enquanto o Cerrado Típico contribui com maior número de espécies para o *pool* regional de espécies das formações savânicas do Cerrado. Assim, a complementaridade e a singularidade florística do Cerrado Rupestre e do Cerrado Típico são determinadas pelas propriedades dos solos em escala local (ver Mews et al. 2016; Abadia et al. 2018) e justificam a conservação desses dois ambientes para a manutenção da flora lenhosa do bioma Cerrado, conforme discutido em detalhes adiante.

Diversidade regional

A elevada riqueza da flora lenhosa savânica do Cerrado (Mendonça et al. 2008) e a heterogeneidade espacial que determina a distribuição dessa flora (Silva et al. 2006, Silva et al. 2019) foram capturadas em nossas análises da contribuição individual de cada sítio. Adicionalmente, nós mostramos que há certa regionalização entre os sítios que foram mais dissimilares, uma vez que os que mais contribuíram para a diversidade beta estão localizados, preferencialmente, tanto na porção central quanto na periferia do bioma. Esse padrão pode resultar de processos distintos: primeiro, ser consequência do fato de que a porção central do Cerrado é vista como um centro de endemismo e de diversidade da flora (teoria Centro Periferia, Kark e van Rensburg 2006), o que pode

explicar sítios mais dissimilares nesta região. Segundo, é que nas bordas do Cerrado nas regiões de ecótonos com os biomas adjacentes pode haver intercâmbio florístico (Françoso et al. 2016; Morandi et al. 2018), o que explicaria a presença de sítios importantes para a diversidade beta nesta região.

Observamos certa incongruência quanto à distribuição espacial dos sítios de Cerrado Rupestre e de Cerrado Típico que mais contribuíram para a diversidade regional do Cerrado. Isso porque os sítios de Cerrado Rupestre estão localizados, predominantemente, no Planalto Central brasileiro e os de Cerrado Típico se distribuíram ao longo da porção central, leste e norte do Cerrado. O Planalto Central brasileiro é reconhecido como centro de dispersão e endemismo da flora lenhosa do Cerrado por diferentes autores (Simon et al. 2009). Desse modo, esse fenômeno se aplica tanto ao Cerrado Rupestre quanto ao Cerrado Típico. No entanto, a grande contribuição dos sítios de Cerrado Típico localizados mais na periferia do Cerrado sugere que há influência dos biomas adjacentes na flora na periferia do Cerrado. Outros autores se referiram ao intercâmbio florístico nas zonas de transição como fator determinante das particularidades florísticas dos Cerrados mais periféricos (Meio et al. 2003; Françoso et al. 2016; Morandi et al. 2018).

Quanto à particularidade do sítio de Cerrado Rupestre ao leste do Cerrado é possível afirmar que isso se deve ao isolamento geográfico desse sítio e a influência da flora da Amazônia. Pessoa et al. (2021) amostraram esse sítio (o qual chamaram de savana amazônica rochosa) e já haviam destacado a peculiaridade florística desse sítio, dada pelo isolamento geográfico e pela influência florística da flora amazônica, em comparação com outras savanas rochosas próximas da Transição Cerrado-Mata Atlântica. Assim, nós propomos que as particularidades florísticas aqui evidenciadas parecem decorrer de fatores históricos, associados principalmente aos centros de origem das espécies da flora lenhosa, além da influência florística dos biomas adjacentes e do isolamento geográfico.

A regionalização da distribuição dos sítios com maior contribuição para a diversidade regional tem importantes consequências à conservação da flora do Cerrado. Alguns desses sítios estão localizados em região com franco avanço da agropecuária (e.g. Arco do Desmatamento, MATOPIBA e sudoeste goiano - Figura 9, Alencar et al. 2020), onde não há unidades de conservação (Oliveira et al. 2017). Ainda, as porções periféricas do Cerrado (e.g. Mato Grosso do Sul, sul de Goiás) são aquelas nas quais há menos estudos sobre a composição florística do Cerrado (Françoso et al. 2016) e

deveriam ser mais bem amostradas. Mesmo com grande número de sítios que compilamos aqui, ainda existem lacunas amostrais em pontos estratégicos do Cerrado e que agregariam muito para o conhecimento da flora lenhosa do Cerrado. Ademais, a conservação dos dois ambientes aqui avaliados é de suma importância para a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos do Cerrado. Afinal, o Cerrado sentido restrito é uma das fisionomias mais degradadas do Bioma Cerrado (Sano et al. 2018; Alencar et al. 2020) e, que neste trabalho mostrou maiores peculiaridades que o Cerrado Rupestre. Entretanto, o Cerrado Rupestre é uma das fisionomias mais raras do Cerrado (e possui alto grau de endemismo de sua flora (Ribeiro e Walter 2008; Colli-Silva et al. 2022). Dessa maneira, sugerimos que mais Unidades de Conservação sejam criadas abrangendo estas duas fisionomias tão importantes e ameaçadas do Cerrado.

Efeitos do solo, do ambiente e do espaço sobre a composição de espécies

Ao analisarmos conjuntamente os resultados do GDM e da Partição de variância das variáveis edáficas, climáticas e espaciais (Figuras 12 e 13), podemos afirmar que: 1. a distância geográfica explica melhor a dissimilaridade de espécies entre os sítios de Cerrado Rupestre, enquanto a dissimilaridade florística entre os sítios de Cerrado Típico é mais bem explicada pelas condições edáficas e climáticas; 2. os efeitos das propriedades dos solos são mais determinantes da dissimilaridade florística entre os sítios de Cerrado Rupestre e entre os sítios de Cerrado Típico do que os efeitos do clima; 3. embora sejam secundários, os evidentes efeitos da altitude e da amplitude térmica sobre a composição florística e a substituição de espécies dos dois tipos de vegetação (dissimilaridade parcial sempre superior a 15% na Figura 12) são significativos e não podem ser negligenciados.

Em nosso estudo, conduzido em escala do bioma Cerrado, encontramos maior efeito de variáveis de solo (e.g. textura, acidez e fertilidade) sobre a composição de espécies do que das variáveis climáticas (e.g. amplitude térmica e precipitação) e altitudinais. Esses resultados diferem daqueles conduzidos em escala mais regional (Abadia et al. 2018, 2023) que apontaram um maior efeito da altitude do que do clima e dos solos. Isto pode ocorrer aqui porque os efeitos dos solos nos dois ambientes são bem mais evidentes e distintos entre estas do que os das variáveis ambientais (altitude, precipitação e amplitude térmica). Outro fator determinante para o baixo efeito dessas

variáveis é a distância geográfica que atua claramente na maior substituição de espécies de Cerrado Rupestre e promove maior dissimilaridade florística entre os sítios desse tipo de vegetação. Isso é confirmado pelas análises de GDM que mostraram que o *turnover* de espécies aumenta associado a distância geográfica e a altitude para os Cerrados Rupestres, aqui estudados. Na América do Sul, as savanas rochosas, incluído o Cerrado Rupestre, ocorrem em afloramentos rochosos muitas vezes descontínuos e circundados por uma matriz savânica ou campestre sobre solos planos e profundos, por isso são chamadas de *Inselberg* (Porembski 2007). Esse isolamento na paisagem pode justificar o maior efeito do espaço sobre a composição florística do Cerrado Rupestre, uma vez que estes ambientes seriam refúgios ecológicos para a flora do bioma Cerrado (Veloso 1991; Pinto et al. 2009). Soma-se a isso o fato de que os solos do Cerrado Rupestre apresentaram maior concentração de Matéria Orgânica, o que pode ser explicado pela maior deciduidade das plantas e pela menor taxa de decomposição da matéria orgânica gerada (Silvério e Lenza 2010; Benites et al. 2012). Ainda, os solos de Cerrado Rupestre são mais ácidos e exercem um importante fator de controle da vegetação (Benites et al. 2012). A acidez elevada é comum em ambientes que sofrem com processos de lixiviação constante, uma vez que as bases permutáveis são lavadas neste processo (Brady 1989). A associação desses dois fatores explicaria o maior teor de matéria orgânica e menor pH nos solos do Cerrado Rupestre quando comparado aos solos de Cerrado Típico.

CONCLUSÃO

Nós fornecemos aqui informações úteis para cobrir lacunas ainda existentes acerca da composição de espécies, dos solos e do clima do Cerrado Rupestre e do Cerrado Típico e dos efeitos isolados e integrados do ambiente e da distância geográfica sobre a estruturação das comunidades lenhosas do Cerrado. Este inédito estudo compara dois tipos de ambientes do bioma Cerrado em escala de paisagem e mostra que a flora lenhosa do Cerrado Rupestre e do Cerrado Típico são de fato complementares, também quando analisados na escala de bioma. No entanto, essa complementaridade ocorre porque a flora lenhosa do Cerrado Rupestre representa um subconjunto de espécies do Cerrado Típico, já que muitas espécies que ocorreram no Cerrado Rupestre não foram amostradas no Cerrado Típico. Em relação aos efeitos ambientais, nós mostramos que as condições climáticas foram semelhantes entre os dois ambientes, mas que a textura, o

conteúdo matéria orgânica e a acidez dos solos diferem entre as duas fitofisionomias. Essas e outras variáveis dos solos (e.g. saturação de bases) e climáticas (e.g. altitude e amplitude térmica) estão relacionadas à composição de espécies. Assim, os solos exerceram efeito maior do que o clima na substituição de espécies nas duas fitofisionomias. Primeiro, porque o Cerrado Típico abriga muitas espécies exclusivas e cuja ocorrência depende das condições do ambiente. Assim, a conversão preferencial das vegetações dos Cerrados Típicos (devido a facilidade de mecanização) para outros usos como pastagens e monoculturas e as mudanças climáticas já vigentes no Cerrado podem ameaçar a diversidade dessa fitofisionomia. Segundo, a presença de espécies especialistas de habitats de Cerrado Rupestre e o inerente isolamento geográfico dos sítios dessa fitofisionomia os tornam sensíveis a processos estocásticos como a limitação da dispersão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abadia, AC, Lenza E, Mews HA, Maracahipes-Santos L, Winck N, Pessoa MJG (2018) Savannas on two different substrates in Brazil have a similar species diversity, but distinct edaphic conditions and species composition. Brazilian Journal of Botany, 41(1), 57-64.

Abadia AC, Mews HA, Maracahipes-Santos L, Winck N, Lenza E (2018) The intrinsic effects of environment and space on the composition of woody plant species vary between Brazilian savannas growing on distinct types of substrates. Folia Geobotanica, 53(4), 377-387.

Abadia AC, Mews HA, Pinto JRR, Vieira TB, Maracahipes-Santos L, Lenza E (2022) Ecological thresholds in Brazilian savanna: environmental conditions modulating the composition of woody species in different substrates. Flora, 152210.

Amaral AG, Pereira FFO, Munhoz CBR (2006) Fitossociologia de uma área de cerrado rupestre na Fazenda Sucupira, Brasília-DF. Cerne, 12(4), 350-359.

Amorim PK, Batalha MA (2007) Soil-vegetation relationships in hyperseasonal cerrado, seasonal cerrado, and wet grassland in Emas National Park (central Brazil). Acta Oecologica, 32(3), 319-327.

Arruda MB, Proença CEB, Rodrigues SC, Campos RN, Martins RC, Martins ES (2008) Ecorregiões, unidades de conservação e representatividade ecológica do bioma cerrado. Cerrado: ecologia e flora, 1, 230-272.

Askew GP, Moffatt DJ, Montgomery RF, Searl PL (1971) Soils and soil moisture as factors influencing the distribution of the vegetation formations of the Serra do Roncador, Mato Grosso. In III (Ie Terceiro) Simposio sobre o Cerrado**.**

Benites VDM, Caiafa AN, Mendonça EDS, Schaefer CE, Ker JC (2012) Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. Floresta e ambiente, 10(1), 76-85.

Bivand RS, Edzer P, Gomez-Rubio V (2013) Applied spatial data analysis with R, Second edition. Springer, NY. https://asdar-book.org/

Brady, NC (1989) Natureza e propriedades dos solos. F. Bastos.

Cayuela L, la Cerda ÍG, Albuquerque F., Golicher D (2012) taxonstand: An r package for species names standardisation in vegetation databases. Methods in Ecology and Evolution 3-6:1078-1083.

Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological Niches. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aus. J. Ecol. 18, 117– 43.

Clements, FE (1916) The development and structure of biotic communities. J. Ecol, 5, 12-21.

Cole, MM (1986) The savannas: biogeography and geobotany. London, Academic Press.

Colli-Silva M, Vasconcelos TN, Pirani JR (2019) Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. Journal of Biogeography, 46(8), 1723-1733.

De Caceres, M., Legendre, P. (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology, URL http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/

Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner HH (2023) _adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis_. R package version 0.3-20, <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>.

Dray S (2013) _spacemakeR: Spatial modelling_. R package version 0.0-5/r113, <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.

Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological monographs, 67(3), 345-366.

Eiten, G. (1972). The cerrado vegetation of Brazil. The Botanical Review, 38, 201-341.

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: novas superfícies climáticas de resolução espacial de 1 km para áreas terrestres globais. International Journal of Climatology 37- 12: 4302-4315.

Felfili JM, Haridasan M, Mendonça RC, Filgueiras TS, Silva-Júnior MC, Rezende AV (1994) Projeto biogeografia do bioma Cerrado: vegetação e solo. Caderno de Geociências 12: 75-166.

Felfili, JM. et al. Diversity, floristic and structural patterns of cerrado vegetation in Central Brazil. Plant Ecology formerly `Vegetation', v. 175, n. 1, p. 37–46, 2004.

Felfili, J. M. et al. Padrões fitogeográficos e sua relação com sistemas de terra no bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (Eds.). Cerrado: ecologia e flora. 1. ed. Brasília, DF.: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 213–228.

Felfili JM, Nogueira PE, Silva Júnior MCD, Marimon BS, Delitti WBC (2002) Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa-MT. Acta botanica brasilica, 16, 103-112.

Fitzpatrick M, Mokany K, Manion G, Nieto-Lugilde D, Ferrier S (2023). _gdm: Generalized Dissimilarity Modeling_. R package version 1.5.0-3, <https://CRAN.R-project.org/package=gdm>.

Françoso RD, Haidar RF, Machado RB (2016) Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. Acta Botanica Brasilica, 30:78-86.

Gagolewski M (2023) “stringi: Fast and portable character string processing in R.” _Journal of Statistical Software_, *103*(2), 1-59.

Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53, 7-26.

Gomes L, Lenza E, Maracahipes L, Marimon BS, Oliveira EAD (2011) Comparações florísticas e estruturais entre duas comunidades lenhosas de cerrado típico e cerrado rupestre, Mato Grosso, Brasil. Acta Botanica Brasilica, 25, 865-875.

Gower, J.C. (2015). Principal Coordinates Analysis. In Wiley StatsRef: Statistics Reference Online (eds N. Balakrishnan, T. Colton, B. Everitt, W. Piegorsch, F. Ruggeri and J.L. Teugels). https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat05670.pub2

Gröger A, Barthlott W (1996) Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. Biodiversity. Lett. 3:165-179.

Hijmans RJ (2022) raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.5-15. https://CRAN.R-project.org/package=raster

Hope AC (1968) A simplified Monte Carlo significance test procedure. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological), 30(3), 582-598.

Hubbell, SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Hutchinson, GE (1957) Concluding remarks. Population Studies: Animal Ecology and Demography. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 22, 415–457.

Kark, S, van Rensburg, B (2006) Ecotones: Marginal or Central Areas of Transition? Israel Journal of Ecology & Evolution, 52(1), 29–53. doi:10.1560/ijee.52.1.29

Legendre P, Blanchet G (2016) _packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46) _. R package version 0.0-8/r136, <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.

Legendre P, Gallagher E (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data.Oecologia 129: 271-280.

Legendre P, Legendre L (2012) Numerical Ecology, 3.ed. Elsevier, Oxford.

Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography 23: 1324-1334.

Lenza E, Pinto JRR, Pinto ADS, Maracahipes L, Bruziguessi EP (2011) Comparação da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de cerrado rupestre na Chapada dos Veadeiros, Goiás, e áreas de cerrado sentido restrito do Bioma Cerrado. Brazilian Journal of Botany, 34, 247-259.

Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. Annals of Mathematical Statistics, 18, 50– 60.

Maracahipes Santos L, Lenza E, dos Santos JO, Marimon BS, Eisenlohr PV, Marimon Junior BH, Feldpausch TR (2015) Diversity, floristic composition, and structure of the woody vegetation of the Cerrado in the Cerrado–Amazon transition zone in Mato Grosso, Brazil. Brazilian Journal of Botany, 38(4), 877-887.

Méio BB, Freitas CV, Jatobá L, Silva EF, Ribeiro JF, Henrique-Raimundo PB (2003) Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. Brazil. Jour. of Bot., 26: 437-444.

Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Junior, MC, Rezende AV, Filgueiras TS, Nogueira PE, Fagg CW (2008) Flora Vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. Pp.421-1279. In Sano, S.M.; Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (orgs). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina.

Menegat H, Silvério DV, Mews HA, Colli GR, Abadia AC, Maracahipes-Santos L, Lenza E (2019) Effects of environmental conditions and space on species turnover for three plant functional groups in Brazilian savannas. Journal of Plant Ecology, v. 12, n. 6, p. 1047-1058.

Mews HA, Pinto JRR, Eisenlohr PV, Lenza E (2014) Does size matter? Conservation implications of differing woody population sizes with equivalent occurrence and diversity of species for threatened savanna habitats. Biodiversity and conservation, 23(5), 1119-1131.

Mews HA, Pinto JRR, Eisenlohr PV, Lenza E (2016) No evidence of intrinsic spatial processes driving Neotropical savanna vegetation on different substrates. Biotropica 48:433–442.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome pp. 91-120. In Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York.

Oliveira, U., Soares-Filho, B.S., Paglia, A.P. et al. Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. Sci Rep 7, 9141 (2017). https://doi.org/10.1038/s41598-017-08707-2

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlinn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2023) _vegan: Community Ecology Package_. R package version 2.6-2, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Parmentier, I (2003) Study of the vegetation composition in three inselbergs from continental Equatorial Guinea (western central Africa): effects of site, soil factors and position relative to forest fringe. Belg. Journal of Botanical. 136 (1): 63-72.

Pessoa MJG, Maracahipes-Santos L, Abadia AC, Oliveira BD, Silva IVD, Lenza E (2021) Floristic composition, diversity and edaphic effects in two rocky savanna communities in the Amazon and Cerrado, Brazil. Ciência Florestal, 31, 1383-1406.

Pinto JRR, Lenza E, Pinto ADS (2009) Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. Brazilian Journal of Botany, 32, 1-10.

Porembski S (2007) Inselbergs tropicais: tipos de habitat, estratégias adaptativas e padrões de diversidade. Revista Brasileira de Botânica, 30, 579-586.

R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R

Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Rao, C.R. (1964) The use and interpretation of principal component analysis in applied research. Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series A, 26, 329– 358.

Ratter JA, Richards PW, Argent G, Gifford DR (1973) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition area. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences, 266(880), 449-492.

Ratter JA, Bridgewater S, Atkinson R, Ribeiro JF (1996) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. Edind. Jour. of Bot., 53(2), 153-180.

Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. Edind. Jour. of Bot, 60: 57-109.

REFLORA - Flora do Brasil 2020 - Algas, Fungos e Plantas. (2023) Disponível em: http://floradobrasil.jbrj.gov.br.

Ribeiro JF, Walter BMT (2008) Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S., Ribeiro, J P. & Almeida, SP. (eds.*).* Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina. Pp. 151-199.

Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES, Bettiol GM, Bustamante MMC, Bezerra AS, Couto Junior AF, Vasconcelos V, SchuleR J, Bolfe EL (2019) Cerrado ecoregions: a spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. Journal of Environmental Management. 232:818-828.

Silva JF, Fariñas MR, Felfili JM, et. al. (2006) Spatial heterogeneity, land use and

conservation in the Cerrado region of Brazil. Journal of Biogeography, 33: 536-548.

Silva FAM, ED Assad, BA Evangelista (2008) Caracterização Climática do Bioma Cerrado. In S. M. Sano, S. P. Almeida, and J. F. Ribeiro (Eds.). Cerrado: ecologia e flora, pp. 69– 88. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília.

Silva GE, Guilherme FAG, Carneiro SES., Pinheiro MHO Ferreira WC (2019) Heterogeneidade ambiental e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em três áreas de cerrado sentido restrito no sudoeste goiano. Ciência Florestal 29(2): 924-940.

Silvério DV, Lenza E (2010) Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. Biota Neotropica, 10, 205-216.

Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106: 20359–20364

Simpson G (2019) _ggvegan: 'ggplot2' Plots for the 'vegan' Package_. R package version 0.1-0.

Torello-Raventos M, Feldpausch TR, Veenendaal E, Schrodt F, Saiz G, Domingues TF, Lloyd J (2013) On the delineation of tropical vegetation types with an emphasis on forest/savanna transitions. Plant Ecology & Diversity, 6(1), 101-137.

Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. The Quart. Rev. of biol., 85(2), 183-206.

Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Ibge.

Wickham H (2016) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.

Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. The Quart. Rev. of biol., 85(2), 183-206.

Capítulo 2: Riqueza e diversidade de espécies lenhosas de formações savânicas do Cerrado

Este capítulo será submetido e está formatado nas normas da revista *Plant Diversity*

https://www.sciencedirect.com/journal/plant-diversity

Autores: Daielle Carrijo[1], José Roberto Rodrigues Pinto[2], Simone Matias Reis [1, 3], Divino Silvério[4], Ricardo Haidar[5], Sabrina Miranda[6], Renata Françoso[7], Helena Lara Lemos[8], Ionai Moura[9], Silvia Motta [10], Iris Roitman[2], Evandro Machado[11], Frederico Augusto Guimarães Guilherme[12], Jamir Prado[13], Carlos Melo[14], Tamiel Jacobson[2], Galiana Lindoso[15], Leonardo Maracahipes-Santos[16], Ana Clara Abadia[1], Henrique Augusto Mews[17], Paulo Sérgio Morandi[1], Eddie Lenza[1].

Resumo: A vegetação das formações savânicas do Cerrado (uma savana neotropical) ocorre sob clima variável e sobre substratos muito heterogêneos, tornando desafiador entender os efeitos do ambiente climático e edáfico sobre a diversidade de plantas. Compilamos dados da vegetação lenhosa de 95 sítios de Cerrado Típico (sobre solos profundos e relevo suave) e 33 sítios de Cerrado Rupestre (sobre solos rasos e rochosos e relevo acidentado) com o objetivo de investigar os padrões e os processos determinantes da riqueza e diversidade de espécies lenhosas dos dois ambientes. Empregamos técnica de rarefação para comparar as riquezas entre Cerrado Típico e Cerrado Rupestre. Comparamos os índices de diversidade de Shannon, Simpson e de Equabilidade de Pielou entre os dois ambientes. Empregamos GLM para avaliar quais variáveis ambientais mais influenciam a riqueza de espécies. Registramos 167.188 plantas lenhosas distribuídas em 81 famílias, 254 gêneros e 853 espécies. A riqueza amostrada de espécies variou amplamente entre sítios (entre 40 e 133 no Cerrado Típico e entre 35 e 94 no Cerrado Rupestre). A riqueza estimada também foi muito variável

(entre 46 e 145 no Cerrado Típico e entre 36 e 124 no Cerrado Rupestre). As riquezas estimadas por intrapolação e extrapolação foram maiores no Cerrado Típico. No entanto, a diversidade de espécies, estimada pelos índices de Shannon e de Simpson e a equabilidade, estimada pelo índice de Pielou, não diferiram entre os dois tipos de Cerrado. A riqueza de espécies lenhosas dos dois ambientes foi maior em sítios mais próximos da Amazônia e da Mata atlântica, sobre solos mais arenosos e ácidos e maiores e maior volume de chuvas. Mostramos aqui que há ampla variação regional na riqueza de espécies entre sítios de formações savânicas do Cerrado sobre distintos substratos. Concluímos que a riqueza de espécies é determinada pela influência da Amazônia e da Mata Atlântica, pela textura e acidez dos solos e pela precipitação e que, por isso, a relação entre diversidade e fatores bióticos e abióticos deve ser incluída em ações de conservação da flora lenhosa das formações savânicas do Cerrado.

Palavras-chave: Heterogeneidade ambiental; savana brasileira; conservação da biodiversidade.

Introdução

Os padrões de distribuição da riqueza e da diversidade de espécies e os processos subjacentes a esses padrões têm despertado grande interesse entre ecólogos e biogeógrafos (Gaston e Blackburn, 2000), particularmente em grandes ecossistemas com elevada heterogeneidade de habitats nas distintas escalas espaciais (Ricklefs, 2004; Stein et al., 2014), como é o caso do Cerrado (Silva et al., 2006, Sano et al., 2019), a maior savana Neotropical (Oliveira e Marquis, 2002) e aquela com maior diversidade da flora (Mendonça et al., 2008). No entanto, entender os processos determinantes dessa elevada riqueza depende de análises florísticas em escala de bioma e de coleta de dados da flora, da vegetação, do clima e das propriedades dos substratos (Mews et al., 2016; Abadia et al., 2018). Isso ocorre porque, no Cerrado, é sabido que há uma estreita

relação entre a composição e diversidade de espécies, as características do substrato e as propriedades físicas e químicas dos solos, em escala local (Medeiros e Walter, 2012; Finger e Filho, 2014; Torres et al., 2017) e regional (Mews et al., 2016; Abadia et al., 2018). No entanto, fatores estruturadores das comunidades savânicas do Cerrado podem variar, dependendo da escala de análise (Abadia et al., 2023) e isso representa um grande desafio ao entendimento das relações de causa e efeito entre o ambiente e diversidade florística do Cerrado.

Em estudos com savanas pelo mundo, o clima é sempre apontado como um determinador da mudança evolutiva e da biodiversidade de espécies (Williams et al., 2009; Werneck et al., 2012; Maciel et al., 2021). Por exemplo, a hipótese de estabilidade histórica do clima afirma que as espécies podem ser perdidas de áreas onde há grandes flutuações climáticas, enquanto a permanência e a especiação são favorecidas pela estabilidade do clima em escalas de tempo geológicas (Jablonski et al., 2006). Assim, regiões com clima mais estável possuem maior diversidade e endemismo de espécies (Graham et al., 2006) quando comparada a regiões de clima instável. Portanto, é necessário entender qual seria o papel do clima na riqueza de espécies ao longo do Cerrado, uma vez que este exerceria grande influência na biodiversidade do Bioma.

Ao longo do Cerrado, há ainda grandes variações na textura, profundidade, fertilidade e capacidade de drenagem dos solos em escala regional (Furley e Ratter 1988, Sano et al., 2019) e local (Marimon-Junior e Haridasan, 2005; Mendes et al., 2012). Por isso, as propriedades físicas e químicas dos solos têm também sido apontadas como importantes promotoras na composição e riqueza de espécies vegetais e da estrutura da vegetação no Cerrado (Ribeiro e Walter, 2008, Reatto et al., 2008; Silva et al., 2019). Desse modo, os solos atuam como importante filtro ambiental em escala

fina nas comunidades vegetais do Bioma, já que diferenças nas propriedades do solo podem contribuir para a distribuição de espécies no Cerrado (Dantas e Batalha 2011). Ao longo das cinco últimas décadas, diferentes estudos analisaram a distribuição da riqueza de espécies lenhosas das formações savânicas ao longo do Cerrado, mas não consideraram os efeitos sinérgicos do ambiente climático e edáfico sobre as distintas formas de diversidade das plantas. Ainda a grande maioria desses estudos avaliou as relações locais entre solos e diversidade (Ferreira et al., 2009; Silva et al., 2019), ou considerou um número restrito de sítios (Morandi et al., 2018). Desta maneira, compreender o papel do clima e dos solos sobre a diversidade de plantas pode diminuir lacunas do conhecimento sobre as causas da mais alta diversidade vegetal do Cerrado entre todas as savanas mundiais.

A compreensão da relação entre a riqueza de espécies das formações savânicas do Cerrado se tornam ainda mais desafiadora, uma vez que a vegetação lenhosa dessas savanas pode se estabelecer sobre substratos com diferentes profundidades de relevo. Esse é o caso do Cerrado Rupestre e do Cerrado Típico (Ribeiro e Walter 2008; Reatto et al., 2008). Por um lado, o Cerrado Típico que se estabelece sobre solos planos a ondulados, bem drenados e profundos. Por outro lado, o Cerrado Rupestre se estabelece em substratos com afloramentos rochosos e rasos e apresenta relevo acidentado. Quanto a composição de espécies, já é sabido as propriedades edáficas e climáticas explicam melhor a composição de espécies do que a distância entre os sítios (Abadia et al., 2018; Ver capítulo 1). Assim, apesar de já sabermos que flora do Cerrado é a mais rica do mundo (Mendonça et al., 2008) ainda não sabemos como o solo e o clima podem modular os padrões de riqueza de espécies do Cerrado e como essas variáveis atuam sobre as comunidades savânicas sobre substratos distintos como o Cerrado Típico e o Cerrado Rupestre.

A variação na distribuição da diversidade vegetal do Cerrado pode também ser determinada por fatores bióticos e históricos. Por exemplo, áreas de transição, como aquelas com a Amazônia e Mata Atlântica, compartilham espécies de plantas com esses dos biomas, influenciando a riqueza de espécies destas localidades, como demonstrado em diferentes estudos (Rizzini 1963; Françoso et al., 2016). No Cerrado, este compartilhamento de espécies ocorre principalmente com biomas predominantemente florestais brasileiros (Méio et al., 2003; Bridgewater et al., 2004; Marimon et al., 2006). Entretanto, a influência do compartilhamento de espécies da Mata Atlântica na composição e riqueza de espécies do Cerrado é maior que a da Amazônia (Rizzini, 1963; Méio et al., 2003; Françoso et al., 2016), pois as espécies deste bioma têm uma tolerância maior as baixas temperaturas e ao clima seco que ocorre no Cerrado (Méio et al., 2003). Françoso et al. (2016), por exemplo, descreveram que a maioria das espécies arbóreas do Cerrado são compartilhadas com a Mata Atlântica (44%), seguida pela Floresta Amazônia (15%), Caatinga (9%) e Pantanal (1%). Historicamente, a influência da Floresta Amazônica e da Mata Atlântica promove a existência de padrões de distribuição disjunta em várias espécies, evidenciando uma conexão entre esses biomas, no passado, através do Cerrado (Rizzini 1963; Prance, 1982).

Por isso, nosso objetivo aqui é descrever e comparar a riqueza e a diversidade para sítios de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico distribuídos ao longo do Cerrado e avaliar a influência do ambiente (clima, solos, altitude) e da proximidade com a Mata Atlântica e Amazônia sobre a riqueza e a diversidade das espécies de plantas lenhosas Cerrado Rupestre e Típico do Bioma Cerrado. Nós perguntamos como fatores ambientais (e.g. clima, solos e altitude) e a proximidade com a Mata Atlântica e Amazônia podem determinar a ampla variação na riqueza e distribuição das espécies de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico? Nossas hipóteses para essa questão são: 1) O

ambiente pode sim influenciar na riqueza e na distribuição das espécies de Cerrado Rupestre e de Cerrado Típico ao longo do Cerrado, pois a grande extensão do Bioma promove ampla variação ambiental e permite o contato com outros quatro biomas brasileiros (Françoso et al., 2016), levando ao estabelecimento de distintas ecorregiões, com clima, solos e altitudes variáveis ao longo do Cerrado (Sano et al., 2019) influenciando diretamente na riqueza e distribuição dessas espécies; e 2) A ampla variação dos preditores ambientais ao longo do bioma podem determinar a distribuição das espécies do Cerrado (Mews et al., 2016), pois tanto o clima da região central do Cerrado, área de clima mais estável (Werneck et al., 2012), quanto os demais preditores se distinguirão entre os sítios à medida que se distanciarão da área *core* do bioma, formando comunidades lenhosas diferentes ao longo do Cerrado.

Material e Métodos

Área de estudo

Conduzimos esse estudo com formação savânicas (*sensu* Ribeiro e Walter (2008) nos limites do Bioma Cerrado de acordo com a classificação do IBGE (2019) com algumas tomadas de decisão. Primeiro, decidimos incluir apenas sítios de duas fitofisionomias tipicamente savânicas do Bioma Cerrado, por saber que apesar da estrutura da vegetação (e.g. densidade e altura das plantas) ser semelhante, os substratos são claramente distintos, uma vez que os solos de Cerrado Rupestre são oligotróficos, rasos e com afloramentos rochosos e os de Cerrado Típico também são oligotróficos, porém apresentam relevo plano, suavemente ondulado e são bem drenados. Segundo, mantivemos alguns dos sítios que estavam próximos, mas fora dos limites do Cerrado estabelecidos pelo IBGE, uma vez que em amostragem em campo ou as informações

fornecidas pelos colaboradores nos permitiu identificar inequivocamente identificar cada um dos dois ambientes e a resolução do mapa do IBGE (1:250.000) pode não ter capturado as variações mais finas da vegetação nas zonas de transição com outros biomas.

Dados florísticos

Os dados de flora foram obtidos através de uma parceria com 15 colaboradores (ver capítulo 1), dos quais obtivemos informações de 128 sítios que seguiram metodologia padronizada de um hectare de área amostral e diâmetro de inclusão > 5cm a 30 cm do solo. Destes, 33 são sítios de Cerrado Rupestre e 95 sítios de Cerrado Típico (Figura 1). Optamos por utilizar todas as pseudoespécies que compõe a nossa lista de espécies pois a retirada destas subestimaria a riqueza de espécies por sítio e as demais estimativas de diversidade. A descrição do processo de compilação, curadoria e triagem dos dados está detalhada no capítulo 1.

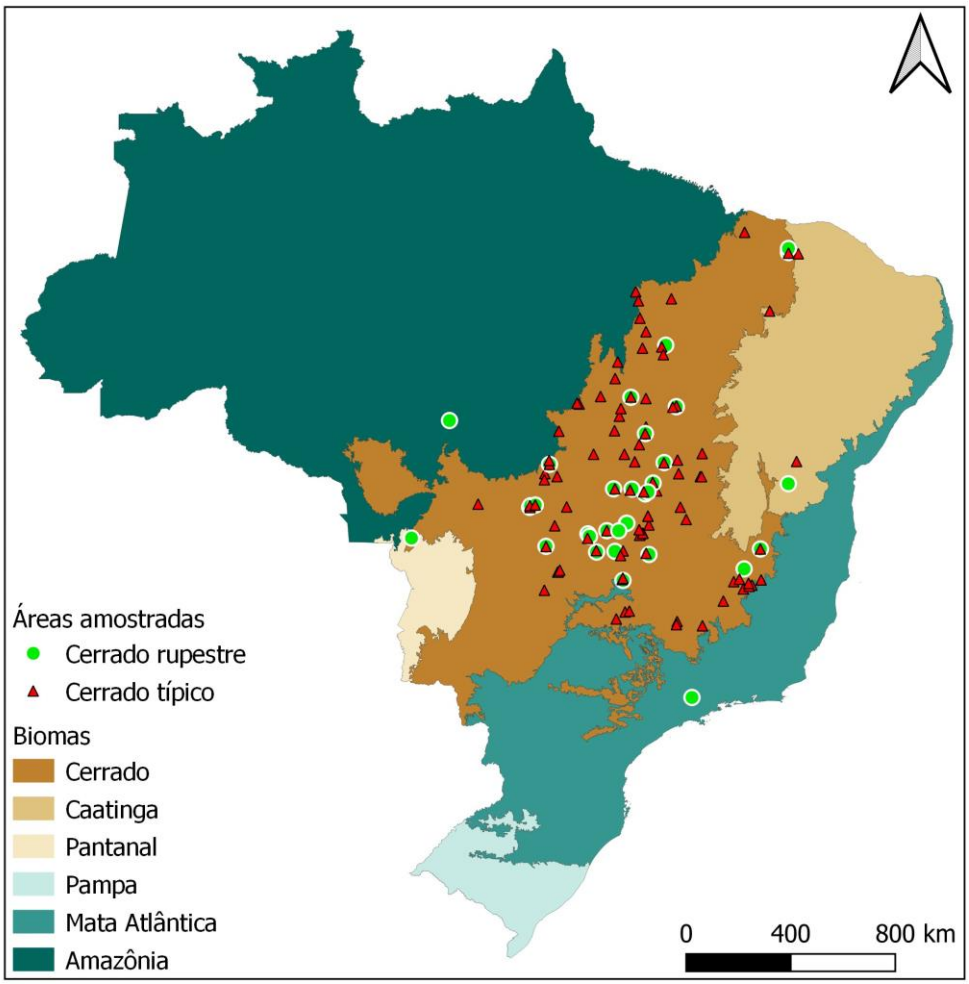


Figura 1: Mapa com a localização dos 95 sítios de Cerrado Típico e de 33 sítios de Cerrado Rupestre amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Dados de solos

Dos 128 sítios selecionados para análises da flora, obtivemos dados dos solos para 65 sítios, sendo 30 de Cerrado Rupestre e 35 de Cerrado Típico, uma vez que nem todos os colaboradores amostraram solos. Ainda, alguns destes colaboradores adotaram procedimentos diferentes de coleta e análise dos solos. Por exemplo, o número de amostras por sítio, as propriedades físico-químicas analisadas e as unidades de medidas distintas foram variáveis. Portanto, nós padronizamos as variáveis conforme descrito no Capítulo 1 e utilizamos aqui as mesmas variáveis utilizadas naquele capítulo: areia, argila, pH, saturação de bases e matéria orgânica.

Dados espaciais

Obtivemos as coordenadas geográficas para cada um dos colaboradores durante a amostragem da vegetação. Recebemos estes dados em diversos formatos e os convertemos através do site http://splink.cria.org.br/conversor para graus decimais. Todas as dúvidas surgidas durante a compilação e padronização dos dados foram sanadas diretamente com os colaboradores.

Dados climáticos

Adquirimos as variáveis climáticas de cada sítio amostral da base de dados do *WorldClim 2.0* (Fick e Hijmans, 2017), utilizando Programa *R Core Team* (2023). No total obtivemos 19 variáveis climáticas históricas disponíveis na plataforma, das quais optamos por utilizar somente duas (Precipitação anual e Amplitude térmica anual) e Altitude. Para mais detalhes sobre como realizamos a triagem dos dados e como estes foram obtidos ver Capítulo 1.

Distância da Mata Atlântica e da Amazônia

Esses dados foram obtidos em ambiente R, onde optamos por medir a distância em quilômetros, de cada um dos sítios amostrais até a margem do bioma Mata Atlântica e do bioma Amazônia. Para isso, utilizamos os pacotes rgdal (Bivand et al., 2022), maptools (Bivand e Lewin-Koh, 2022), rgeos (Bivand e Rundel, 2021) e tidyverse (Wickham et al., 2019). O produto desta etapa foi uma planilha que contém os dados com a distância em km de cada uma das unidades amostrais até a margem de cada um dos biomas supracitados.

Análise de dados

Utilizamos a Curva de Rarefação que permite comparar o número de espécies entre comunidades quando o tamanho da amostra, o esforço amostral ou o número de

indivíduos não são iguais. A rarefação calcula o número esperado de espécies em cada comunidade tendo como base comparativa um valor em que todas as amostras atinjam um tamanho padrão. Para avaliar a diversidade de espécies utilizamos o Índice de Simpson, que quantifica a probabilidade de dois indivíduos retirados ao acaso da comunidade pertencerem a uma mesma espécie. Este índice também é uma medida de dominância. Também empregamos o Índice de Shannon-Wiener, que mede a incerteza associada em predizer a identidade de uma espécie dado o número de espécies e a distribuição de abundância para cada espécie. Este índice é mais sensível às mudanças nas espécies raras da comunidade. Empregamos a Equabilidade de Pielou que é uma métrica derivada do índice de Shannon-Wiener que descreve o padrão de distribuição da abundância relativa das espécies na comunidade. Para comparar os valores médios da riqueza estimada, riqueza observada e dos índices de diversidade, empregamos o teste não paramétrico de Mann-Whitney. Para complementar e facilitar a visualização dos resultados dos índices de Shannon, Simpson e Pielou, elaboramos mapas de distribuição de pontos para os índices de diversidade e equabilidade, assim como para riqueza observada e a riqueza estimada para cada sítio.

Para avaliar a relação entre a riqueza de espécies e as variáveis ambientais (solo, clima) e a distância entre a Mata Atlântica e a Floresta Amazônica utilizamos um 0 que são uma classe de modelos de regressão que podem ser usados para modelar uma ampla variedade de relações entre uma variável resposta e uma ou mais variáveis preditoras. Ao contrário dos modelos de regressão lineares tradicionais, que assumem uma relação linear entre as variáveis resposta e preditoras, o GLM permitem relações não lineares mais flexíveis usando uma distribuição estatística subjacente e ajustada a distribuição dos dados.

Programas e pacotes empregados

Todas as análises foram realizadas em ambiente R. Para os índices de diversidade utilizamos os pacotes iNEXT (Hsieh et al., 2022) e Vegan (Oksanen et al., 2022), para a curva de rarefação utilizamos os pacotes iNEXT (Hsieh et al., 2022) e ggplot2 (Wickham, 2016). Para o teste Mann-Whitney utilizamos funções do R base. Para a os gráficos de violino utilizamos o pacote ggplot2 (Wickham, 2016). Para a elaboração dos mapas de pontos baseados nos índices de diversidade, equabilidade, riqueza estimada e observada usamos os pacotes tidyverse (Wickham et al., 2019), rgdal (Bivand et al., 2022), sf (Pebesma, 2019), dplyr (Wickham et al., 2023), tidyr (Wickham et al., 2023) e raster (Hijmans 2022). Já para o GLM usamos os pacotes tidyverse (Wickham et al., 2019) e lubridate (Grolemund e Wickham 2011). Edições adicionais nas imagens foram realizadas no programa GIMP 2.1.

Resultados

Diversidade regional

Nos 128 sítios amostrais, registramos 167.188 plantas lenhosas (média de 1306 indivíduos por sítio) distribuídas em 81 famílias, 254 gêneros e 853 espécies. Nos 33 sítios de Cerrado Rupestre amostramos 37.020 indivíduos (média de 1122 indivíduos por sítio), 62 famílias, 175 gêneros e 418 espécies. Já nos 95 sítios de Cerrado Típico amostramos 130.172 indivíduos, 73 famílias, 233 gêneros e 689 espécies. A riqueza de famílias variou entre 21 e 38 para os sítios de CR e variou entre 18 e 47 para o CT; enquanto a riqueza de gêneros entre 30 e 71 para os sítios de CR e entre 31 e 95 para o CT (Material Suplementar 3 e 4). Quando estimamos a riqueza de espécies regional, ou seja, para todos os 33 sítios de CR e para todos os 95 sítios de CT e ajustamos o esforço amostral em termos do número de indivíduos, nós mostramos que o CR apresentou menor riqueza interpolada (índice de Chao 380 para o CR e de 586 para CT) e total

estimada (extrapolada) (Índice de Chao de 443 para o CR e de 757 para o CT) (Figura 02). A riqueza regional observada nos sítios CR e de CT, representa, respectivamente, 94,4% e 91,0% da riqueza regional total estimada.

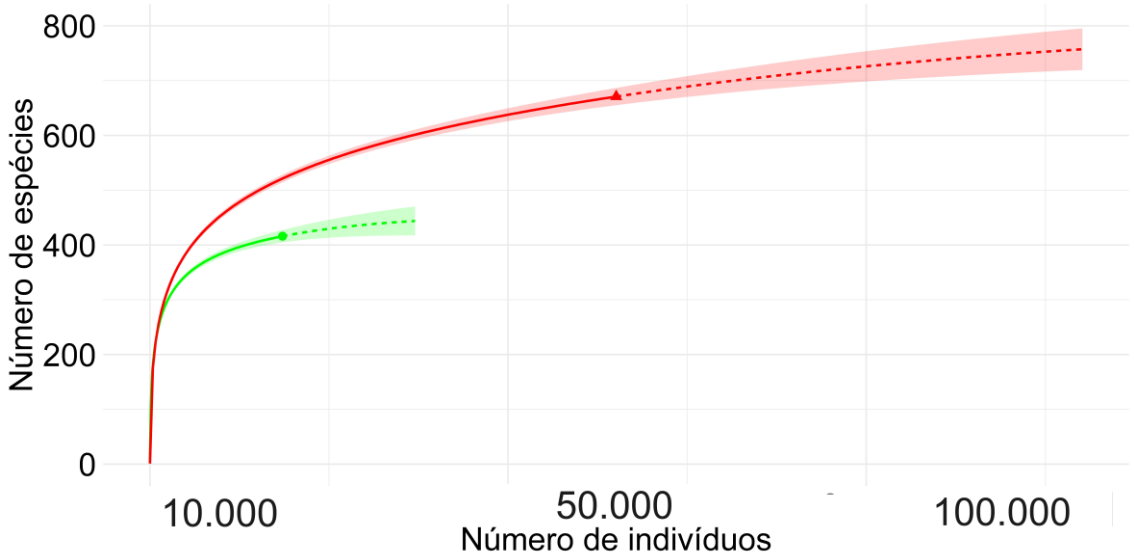


Figura 2: Curva de rarefação para a riqueza estimada (Série de diversidade de Hill) de plantas lenhosas para 33 sítios de Cerrado Rupestre e 95 sítios de Cerrado Típico, amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Para o Cerrado Rupestre, nós notamos uma tendência de maior riqueza medida e estimada, bem como maiores índices de diversidade (Shannon e Simpson) e equabilidade naqueles sítios localizados na região centro-sul do Cerrado. Para o Cerrado Típico, não notamos um padrão claro de regiões com maiores valores das métricas de riqueza e diversidade descritas acima. No entanto, os sítios de Cerrado Rupestre e de Cerrado Típico no extremo norte e no nordeste do Cerrado tenderam a apresentar menor riqueza e diversidade de espécies (Figura 03).

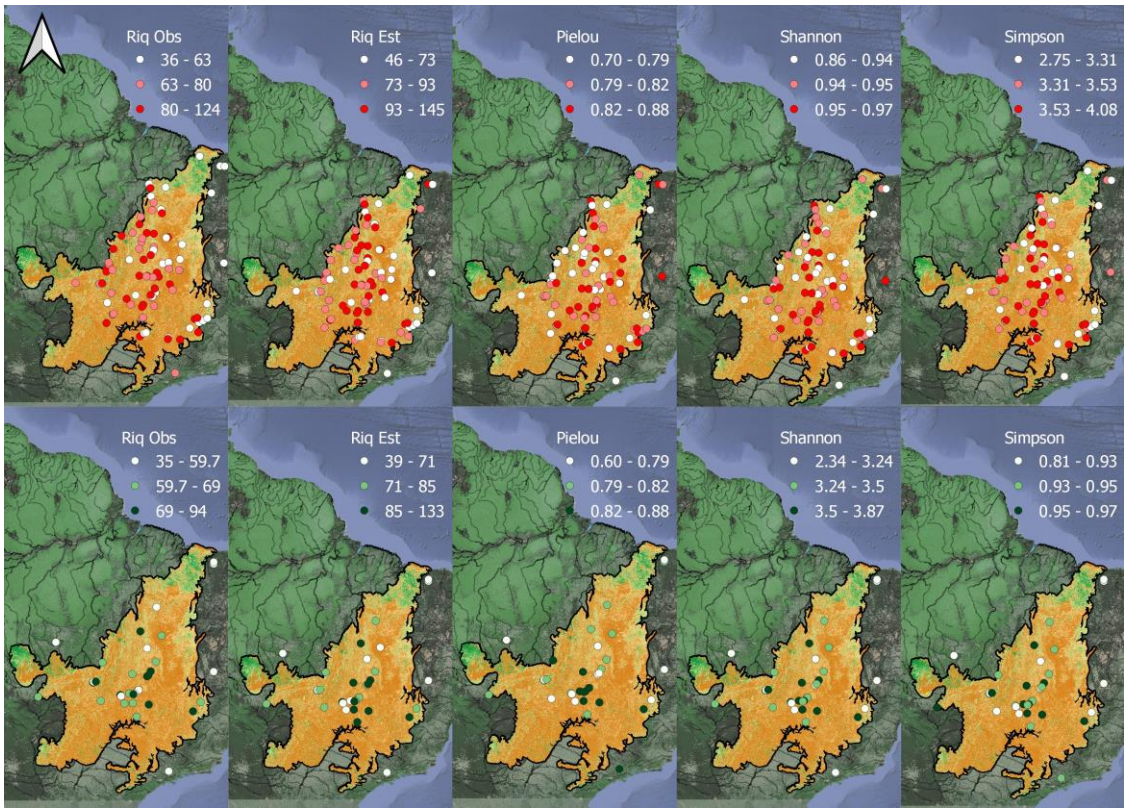


Figura 3: mapas com valores médios para riqueza observada e estimada, índices de diversidade e equabilidade para os 95 sítios de Cerrado Típico (em vermelho) e 33 de Cerrado Rupestre (em verde), amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Diversidade local

No CR a riqueza local amostrada variou de 35 e 94 e enquanto a riqueza local estimada variou de 40 a 133. No CT as riquezas locais amostrada e estimada variaram entre 36 e 124 e entre 46 e 145, respectivamente (Figura 03).

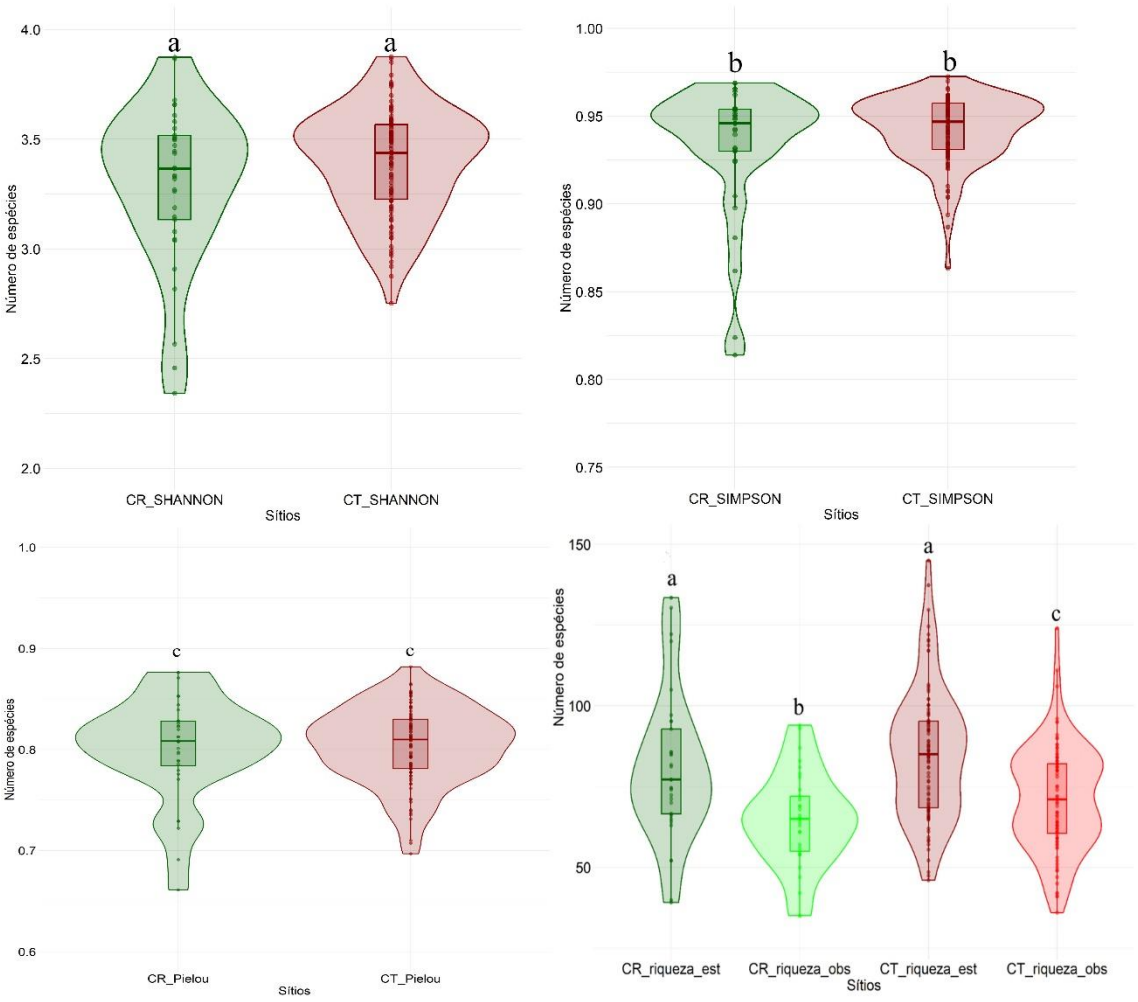


Figura 4: Gráficos de violino mostrando os valores de riqueza observada e estimada por sítio e dos índices de diversidade e equabilidade, baseado nos valores médios de cada tipo de vegetação, de 33 sítios de Cerrado Rupestre e 95 de Cerrado Típico amostrados ao do bioma Cerrado, Brasil.

A diversidade de espécies, estimada pelos índices de Shannon & Simpson e a equabilidade, estimada pelo índice de Pielou, não diferiram entre o Cerrado Rupestre o Cerrado Típico (Figura 04). Os sítios de Cerrado Rupestre de maior diversidade e equabilidade foram Sempre Viva – MG e Cristalina – GO, já os sítios com menor diversidade e equabilidade foram Chapada Diamantina – BA e Sete Cidades – PI (Material Suplementar 05). Os sítios de Cerrado Típico os sítios de maior diversidade e

equabilidade foram Silvânia 1 – GO e o sítio localizado as margens da BR 153 – MG, enquanto os sítios com menor diversidade e equabilidade foram Arraial do Pontal -TO e Itamarandiba – MG (Material Suplementar 06).

3.3- Efeito do ambiente sobe a diversidade. Nossa análise de modelos mostrou que cinco das 13 variáveis incluídas exerceram efeito significativo sobre a riqueza observada de espécies (Figura 05). Mostramos que quanto maior a proximidade da Amazônia e da Mata Atlântica, os teores de areia, a acidez dos solos e a precipitação maior é a riqueza de espécies nos dois ambientes. De modo geral, os efeitos das cinco variáveis selecionadas foram muito semelhantes entre o Cerrado Rupestre e o Cerrado Típico.

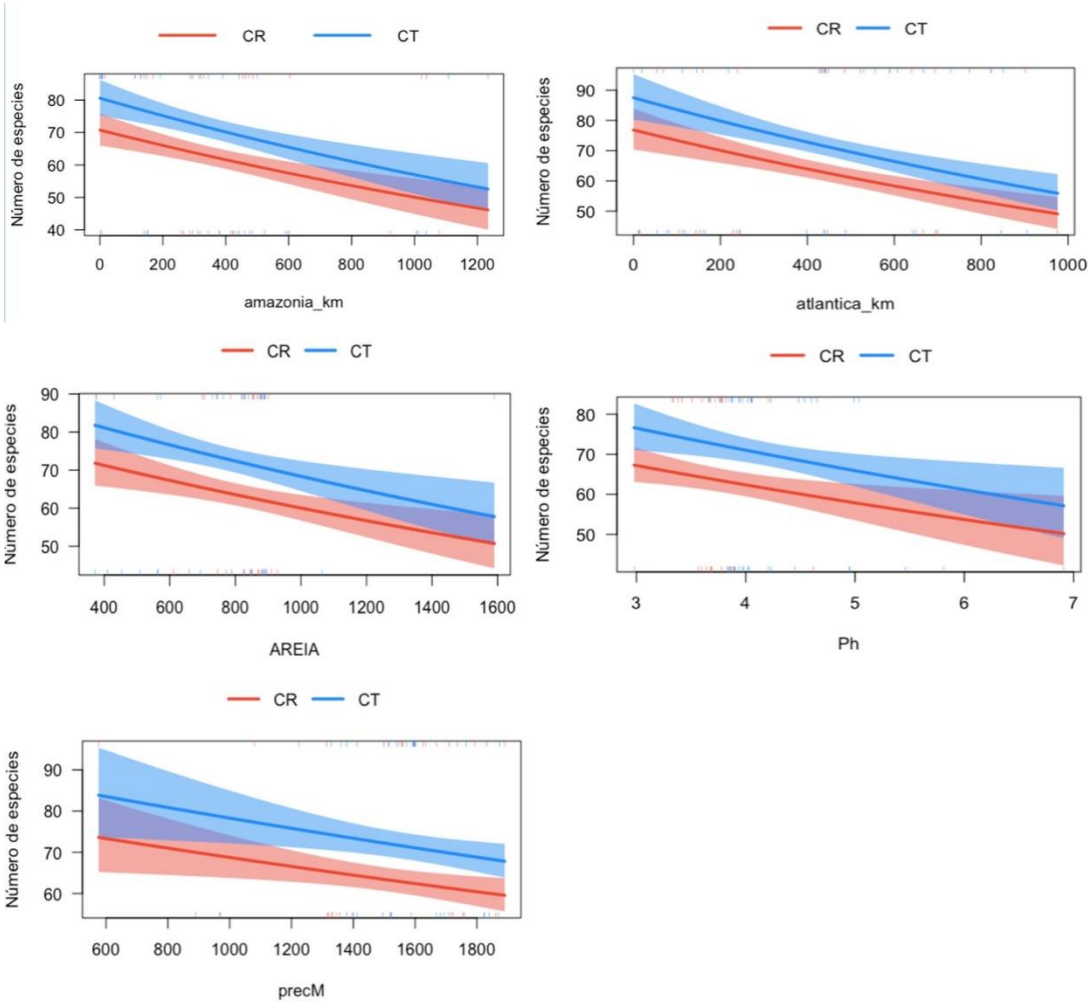


Figura 9: Resultado do GLM em função da riqueza de espécies observada ao longo de 30 sítios de Cerrado Rupestre e 35 sítios de Cerrado Típico, amostrados ao longo do bioma Cerrado, Brasil.

Discussão

Nosso estudo é o primeiro a comparar a riqueza (regional e local) da flora lenhosa e a investigar os efeitos do ambiente sobre a diversidade de espécies de duas importantes fitofisionomias savânicas em escala do bioma Cerrado; o Cerrado Típico e o Cerrado Rupestre que, juntos, ocupavam originalmente área equivalente a 70% de todo o bioma (senso Ribeiro e Walter 2008). De modo geral, mostramos que a riqueza regional de espécies (diversidade gama) do Cerrado Típico (n=689) é cerca de 65% maior do Cerrado Rupestre (n=418). Essa maior riqueza regional de espécies no Cerrado Típico deve ser interpretada com cautela, pois pode ser consequência de alguns fenômenos biogeográficos. Primeiro, a maior área geográfica do Cerrado Típico em relação ao Cerrado Rupestre, com 66% e 7% da área total do bioma Cerrado, segundo Reatto et al., (2008). Segundo a distribuição geográfica mais ampla do Cerrado Típico, que ocorre ao longo de todo bioma e a distribuição geográfica mais restrita do Cerrado Rupestre, que se concentra predominantemente na porção central e sul do Cerrado (dos Santos et al., 2012 e Mews et al., 2014), com áreas disjuntas e isoladas ao norte (Lemos e Pinto, 2017), leste (Rapini et al., 2008) e nordeste (Moura e Pinto, 2010) do bioma. Esses dois fenômenos implicam em um terceiro, ou seja, o número quase três vezes maior de sítios amostrados de Cerrado Típico (n=95) em relação ao Cerrado Rupestre (n=33). No entanto, quando ajustamos, por meio de técnica de rarefação, a riqueza regional de espécies dos dois ambientes em termos do esforção amostral (número de indivíduos), ainda assim a riqueza regional estimada de espécies no Cerrado Típico foi superior àquela estimada no Cerrado Rupestre. Pelos motivos explicados acima a

riqueza regional de espécies lenhosas do Cerrado Típico e do Cerrado Rupestre representam, respectivamente 81% e 49% da riqueza total amostradas em todos os 128 sítios amostrais. Esses dois últimos números têm implicações diretas para a conservação da flora lenhosa, assunto discutido mais adiante.

Nossos resultados do reservatório regional de espécies (diversidade gama) das duas fitofisionomias podem mascarar importantes padrões da diversidade de cada sítio (diversidade alfa). Primeiro, notamos ampla variação na riqueza local (medida e estimada) entre sítios, tanto de Cerrado Típico, quanto de Cerrado Rupestre. Por exemplo, essas duas medidas de riqueza variaram de valores mínimos inferiores a 50 espécies a valores máximos quase sempre superiores a 100 espécies. Segundo, quando comparamos os valores médios de riqueza medida entre o Cerrado Rupestre e o Cerrado Típico, mostramos maior riqueza local no segundo tipo de vegetação, mas ao compararmos a riqueza estimada essa não diferiu entre o Cerrado Rupestre e o Cerrado Típico. Terceiro, os valores médios dos dois índices de diversidade (Shannon e Simpson) e do índice de equabilidade de Pielou, também não diferiram entre os dois tipos de vegetação. Tomados em conjunto, esses resultados indicam que a diversidade dentro dos sítios (diversidade alfa) não difere entre os tipos de vegetação.

Desse modo, o fato de o Cerrado Típico apresentar maior diversidade regional, mas diversidade local semelhante àquela do Cerrado Rupestre, nos permite concluir que há maior substituição de espécies, ou seja, maior diversidade beta, entre os sítios de Cerrado Típico do que entre os sítios de Cerrado Rupestre. Acreditamos que esse fenômeno seja consequência da maior área geográfica e de ocorrência do Cerrado Típico do que do Cerrado Rupestre, como discutido acima. Essa maior área de ocupação e de distribuição do Cerrado Típico implicaria em uma maior variação no ambiente climático e edáfico e na influência dos biomas adjacentes (conforme discutido a seguir)

ao longo do bioma Cerrado. De fato, há grande heterogeneidade regional no ambiente (Mews et al., 2014; Abadia et al., 2023) e na flora do Cerrado (Mendonça et al., 2008), que levou distintos autores a propor Ecorregiões (Arruda et al., 2008; Sano et al., 2019), domínios (Ab' Sáber, 2003), ou províncias do Cerrado (Françoso et al., 2016), fato que sustenta nossa proposta de maior diversidade beta no Cerrado Típico. Ainda, é sabido que vegetação savânica do Cerrado Típico, pode ocorrer sobre pelo menos sete classes de solos, enquanto a vegetação do Cerrado Rupestre se estabelece sobre Neossolos Litólicos (Reatto et al., 2008) com três rochas de origem (arenito, quartzito e granito) (Benites et al., 2003; 2007). Assim acreditamos que a maior heterogeneidade dos substratos do Cerrado Típico poderia determinar a maior substituição es espécies entre os sítios desse tipo de vegetação, elevando a diversidade beta.

Quando olhamos para o padrão regional de distribuição da diversidade de espécies nós notamos que os sítios mais diversos de Cerrado Rupestre se se concentram nas áreas centrais do Cerrado, enquanto não notamos para o Cerrado Típico regiões com maior diversidade de espécies. Dois fatores podem explicar esses resultados, o primeiro é o clima da porção central ser mais estável que o clima das regiões de transição. Werneck et al., (2012) e Terrible et al., (2012) descreveram uma maior estabilidade climática da porção central quando comparado as áreas marginais do bioma e sua relação com a riqueza de lagartos e árvores, respectivamente e este padrão pode influenciar uma maior diversidade e riqueza de espécies nestes locais. Segundo, há ampla variação na classe de solos com distintas classes de textura, profundidade, fertilidade e capacidade de drenagem, esses fatores em conjunto moldam as comunidades lenhosas de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico, quanto a riqueza e a diversidade de espécies. É sabido que a região central do Cerrado é conhecida por ser o centro endemismo devido a estas diferenças nesses fatores do solo sobre a vegetação,

quando comparado as zonas de transição, tanto que o cerrado é dividido por alguns autores em ecorregiões (Arruda et al., 2008; Sano et al.,2018). Os solos também atuam como filtro ambiental na seleção de espécies tanto de Cerrado Típico quanto de Cerrado Rupestre, podendo aumentar a riqueza e a diversidade de espécies desses tipos de vegetação.

Notamos também, para os dois tipos de vegetação, um evidente padrão de menor riqueza e diversidade de espécies no Norte e Nordeste do Cerrado. Nós esperávamos que os sítios de transição com a Mata Atlântica e a Amazônia concentrassem maior riqueza e diversidade uma vez que alguns autores descreveram isso em seus estudos (Françoso et al., 2016; Morandi et al., 2018). Essa menor riqueza e diversidade condiz, entretanto com estudos de Silva-Moraes et al., (2018) e Castro et al., (1988) que mostraram que para a região Nordeste a riqueza varia de 150 a 307, seguindo os padrões de Cerrado Típico.

A maior riqueza e diversidade da porção centro sul (planalto central) era de certa forma esperada para o tipo de vegetação Cerrado Rupestre, uma vez que alguns há autores que descrevem esta região como um centro de diversidade e endemismo de espécies (Simon e Proença 2000). É sabido que nesta região há elevada riqueza e diversidade de espécies quando comparada a outras áreas de Cerrado Rupestre (Lenza et al., 2011) padrão que foi confirmado de acordo com nossos resultados. Mostramos aqui que a região centro sul possui maior riqueza e diversidade de espécies quando comparado as demais regiões que amostramos neste trabalho. Sendo assim, sugerimos maneiras distintas de conservação para estes dois tipos de vegetação, como descrito mais à frente.

Efeitos abióticos e bióticos sobre a riqueza de espécies

Nossos modelos testando as relações entre o ambiente e riqueza de espécie lenhosas de vegetação savânica do Cerrado, revelaram um efeito integrado entre fatores abióticos (textura e acidez dos solos e precipitação) e bióticos (influência florística da Amazônia e da Mata Atlântica). De modo geral, nós mostramos, em escala do bioma Cerrado, que sítios com maiores teores de areia possuem menor riqueza de espécies do que sítios com maiores teores de areia. Outros estudos em escala mais local (Abadia et al., 2018) ou regional (Mews et al., 2014) mostraram que os solos de Cerrado Rupestre tendem a ter solos mais arenosos do que solos de Cerrado Típico. Isso poderia explicar em nosso modelo a relação positiva entre Cerrado Típico e a riqueza de espécies lenhosas.

Na seção anterior, nós mostramos um padrão consistente de menor riqueza dos sítios de Cerrado Típico e Rupestre na região de transição com a Caatinga. Uma provável explicação para esse padrão pode ser o fato de nessa região também são registrados os menores volumes de chuvas para o Cerrado (Alvares et al., 2013). Assim podemos supor que os menores teores de água disponível para as plantas, devido aos menores índices pluviométricos na região parece ter atuado como filtro ambiental e limitado a riqueza de espécies naquela região. Outros estudos florísticos e fitogeográficos no Cerrado têm também destacado a menor riqueza de espécies na transição com a Caatinga (Neves et al., 2016; Ferraz et al., 2020), mas não determinaram diretamente suas causas.

As relações mais relevantes em nossos modelos foram aquelas que evidenciaram efeitos negativos da distância da Amazônia e da Mata Atlântica sobre a riqueza de espécies. Em outras palavras, sítios de formações savânicas do bioma Cerrado mais próximos desses dois outros biomas florestais possuem maior riqueza de espécies lenhosas. Esses nossos resultados são condizentes com estudos históricos e

biogeográficos sobre a origem da flora do Cerrado (Simon et al., 2009). Segundo Simon (2009) a flora lenhosa atual do Bioma Cerrado, que se estabeleceu há cerca de 9,8 milhões de anos é derivada da flora das florestas tropicais da América do Sul. Assim, essa influência florística poderia explicar, ao menos em parte, a maior riqueza florística dos sítios de Cerrado mais próximos e da Mata Atlântica.

No entanto, os resultados dos nossos modelos, bem como da distribuição da riqueza de espécies ganham mais sentido se analisar conjuntamente os efeitos abióticos (aqui teor de areia) e bióticos (aqui proximidade e influência florística da Mata Atlântica e Amazônia. Por exemplo, sítios adjacentes à caatinga possuem menor riqueza de espécies lenhosas não apenas por se estabeleceram em locais com menor disponibilidade hídrica para as plantas (como descrito anteriormente), mas também por estarem distantes das fontes históricas de espécies. Outro exemplo notável, é o fato de sítios de cerrados sobre solos predominantemente arenosos na região de contato com a Amazônia abrigarem elevada riqueza de espécies arbóreas (Maracahipes-Santos, et al., 2015).

Implicações para conservação

A conversão das paisagens naturais do Cerrado em grandes frentes de agronegócio é uma realidade crescente nos dias de hoje, uma vez que cerca de 50,14% de sua área é utilizada para agropecuária (MAPBIOMAS, 2022). As atuais ameaças a diversidade de espécies e integridade dos ecossistemas naturais do Cerrado, que nas últimas décadas, foi bastante convertido para a agricultura, pecuária e pelo crescimento demográfico (Klink e Machado, 2005; Miziara e Ferreira, 2008; Sano et al., 2019), sendo o segundo bioma mais rapidamente convertido na história recente (Latrubesse et al., 2009), afeta diretamente suas comunidades vegetais. Em contrapartida, apenas uma pequena fração de áreas de Cerrado estão protegidas por Unidades de Conservação (Arruda et al.,

2008). Baseado em nossos resultados, nós mostramos aqui maior complexidade da flora de Cerrado Típico quando comparado ao Cerrado Rupestre e isto nos mostra alguns pontos relevantes para a conservação destes dois tipos de vegetação. Primeiro, estes não podem ser tratados como ambientes iguais por possuir flora complementar em políticas conservacionistas, uma vez que por si só já são ambientes distintos tanto no relevo quanto na composição de espécies (ver Capítulo 1). Segundo, o tamanho da área de cada ambiente e o estado de conservação atual destes também é um ponto relevante nesse cenário, uma vez que o Cerrado Típico é o tipo de vegetação mais convertido dentro do bioma, justamente por ocupar a maior parte da área do bioma Cerrado e pela facilidade de conversão por este tipo de vegetação apresentar relevo plano. Terceiro, o Cerrado Rupestre abriga um número maior de espécies endêmicas, espécies habitat especialistas e formam ilhas de vegetação na porção central do bioma, região altamente convertida para agropecuária atualmente (Sano et al., 2019). Por último, sugerimos planos de manejo diferentes para conservar separadamente Cerrado Rupestre e Cerrado Típico, já que os resultados apresentados nesse trabalho, onde mostramos que a flora de Cerrado Típico é 65% maior que a de Cerrado Rupestre, o que acarreta numa perda maior da diversidade de espécies à medida que estas áreas vão sendo mais modificadas que as de Cerrado Rupestre. Sendo assim, sugerimos que pela relevância de cada tipo de vegetação separadamente, que sejam criadas políticas conservacionistas distintas para conservação de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico, visto que o último é mais facilmente modificado em paisagens agropastoris devido a facilidade de conversão deste tipo de vegetação e por compor a maior parte do bioma Cerrado.

Conclusão

Mostramos aqui, neste que é o primeiro estudo a comparar a riqueza entre Cerrado Típico e Cerrado Rupestre em escala de bioma, que a diversidade gama de

Cerrado Tipico é 65% maior que a de Cerrado Rupestre. Mesmo com ajustes, a riqueza de Cerrado Típico continua sendo maior que a de Cerrado Rupestre (rarefação). Já a diversidade não diferiu entre Cerrado Típico e Cerrado Rupestre, uma vez que há maior diversidade beta entre os sítios de Cerrado Típico que os sítios de Cerrado Rupestre.

Concluímos ainda que, a diversidade dos dois tipos de vegetação efeito é determinada tanto de fatores bióticos e históricos quanto de fatores abióticos e regionais, ou seja, há um efeito multifatorial e em distintas escalas temporais e espaciais, promovendo a elevada diversidade e riqueza de espécies dos dois tipos de vegetação. Aqui, nós mostramos que a notável riqueza e a diversidade dessa flora são distintas e por isso merecem políticas conservacionistas diferentes nas ações mitigatórias ou preventivas nas práticas de conservação do Cerrado Brasileiro.

Referência Bibliográficas

Abadia, AC., Lenza E., Mews HA., et al., 2018. Savannas on two different substrates in Brazil have a similar species diversity, but distinct edaphic conditions and species composition. Brazilian Journal of Botany, 41(1), 57-64. https://doi.org/10.1007/s40415-017-0424-x

Abadia AC., Mews HA., Maracahipes-Santos L., et al., 2018. The intrinsic effects of environment and space on the composition of woody plant species vary between Brazilian savannas growing on distinct types of substrates. Folia Geobotanica, 53(4), 377-387.https://doi.org/10.1007/s12224-018-9327-2

Abadia AC., Mews HA., Pinto JRR., et al., 2023. Ecological thresholds in Brazilian savanna: environmental conditions modulating the composition of woody species in different substrates. Flora, 152210. https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152210

Ab'Sáber, AN., 2003. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas (Vol. 1). Ateliê editorial.

Alvares CA., Stape JL., Sentelhas PC., et al., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologist. Zeitschrift, 22:711-728.

Arruda MB., Proença CEB., Rodrigues SC., et al., 2008. Ecorregiões, unidades de conservação e representatividade ecológica do bioma cerrado. Cerrado: ecologia e flora, 1, 230-272.

Benites, VM., Caiafa, AN., Mendonça, ES., et al., 2003. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. Floresta e Ambiente 10: 76-85. https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000400013

Benites, VM., Schaefer, CEGR., Simas., FNB., et al., 2007. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. Revista

Brasileira de Botânica 30: 569-577. https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000300002

Bivand R., Rundel C., 2021. _rgeos: Interface to Geometry Engine -Open Source ('GEOS'). R package version 0.5-9, <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos

Bivand R., Keitt T., Rowlingson B., 2022. _rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library_. R package version 1.5-32, https://CRAN.Rproject.org/package=rgdal

Bivand R., Lewin-Koh N., 2022. _maptools: Tools for Handling Spatial Objects_. R package version 1.1-4, https://CRAN.R-project.org/package=maptools

Bridgewater S., Ratter JA., Ribeiro JF., 2004. Biogeographic, beta-diversity and dominance patterns in the cerrado biome of Brazil. Biodiversity and Conservation 13: 2295-2318

Castro, AAJF., Martins, FR., Fernandes, AG., 1998. The woody flora of cerrado vegetation in the state of Piauí, northeastern Brazil. Edinburgh Journal of Botany, 55(3), 455-472.

Dantas, V., Batalha, MA., 2011. Vegetation structure: fine scale relationships with soil in a cerrado site. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 206(4), 341-346. https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.003

Dos Santos, TRR., Pinto, JRR., Lenza, E., et al., 2012. The tree-shrub vegetation in rocky outcrop cerrado areas in Goiás State, Brazil. Brazilian Journal of Botany, 35, 281-294. https://doi.org/10.1590/S0100-84042012000300007

Ferreira, JN., Bustamante, MMdC., Davidson, EA., 2009. Linking woody species diversity with plant available water at a landscape scale in a Brazilian savanna.

Journal of Vegetation Science, 20: 826-835. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01076.x

Ferraz, TM., Saraiva, RVC., Leonel, LV., et al., 2020. Cerrado physiognomies in Chapada das Mesas National Park (Maranhão, Brazil) revealed by patterns of floristic similarity and relationships in a transition zone. Anais Da Academia Brasileira De Ciências, 92(2), e20181109. https://doi.org/10.1590/0001-3765202020181109

Finger, Z., Oestreich Filho, E., 2014. Efeitos do solo e da altitude sobre a distribuição de espécies arbóreas em remanescentes de cerrado sensu stricto. Advances in Forestry Science, 1(1), 27-33. 10.34062/afs.v1i1.1226

Françoso RD., Haidar RF., Machado, RB., 2016. Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. Acta Botanica Brasilica, 30(1), 78-86. https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0244

Fick SE., Hijmans RJ., 2017. WorldClim 2: novas superfícies climáticas de resolução espacial de 1 km para áreas terrestres globais. International Journal of Climatology 37- 12: 4302-4315.

Furley, PA., Ratter, JA., 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. Journal of Biogeography, 97-108.

Garrett Grolemund, Hadley Wickham (2011). Dates and Times Made Easy with lubridate. Journal of Statistical Software, 40(3), 1-25. URL https://www.jstatsoft.org/v40/i03/.

Gaston, KJ., Blackburn, TM. 2000. Pattern and process in macroecology. Wiley.

Graham, CH., Moritz, C., Williams, SE., 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(3), 632-636. https://doi.org/10.1073/pnas.0505754103

Garrett G., Wickham H., 2011. Dates and Times Made Easy with lubridate. Journal of Statistical Software, 40(3), 1-25. URL https://www.jstatsoft.org/v40/i03 .

Hijmans R., 2022. _raster: Geographic Data Analysis and Modeling_. R package version 3.6-3, <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.

Hsieh TC., Ma KH., Chao A., 2022. iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. R package version 3.0.0, http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2019. Disponível em: https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/vegetacao/15842-biomas.html Acessado em novembro de 2023.

Jablonski, D., Roy, K., Valentine, JW., 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. Science, 314(5796), 102-106. DOI: 10.1126/science.113088

Klink, CA., Machado, R., 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. Conservation Biology, 19-3: 707-713.

Latrubesse, EM., Amsler, ML., Morais, RP., et al. 2009. The geomorphologic response of a large pristine alluvial river to tremendous deforestation in the South American tropics: The case of the Araguaia River. Geomorphology, v. 113, n. 3-4, p. 239–252.

Lemos, HL., Pinto, JRR., 2018. Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins.

Lenza E., Pinto JRR., Pinto ADS., et al., 2011. Comparação da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de cerrado rupestre na Chapada dos Veadeiros, Goiás, e áreas de cerrado sentido restrito do Bioma Cerrado. Brazilian Journal of Botany, 34, 247-259.

Maciel, EA., Martins, VF., de Paula, MD., et al., 2021. Defaunation and changes in climate and fire frequency have synergistic effects on aboveground biomass loss in the brazilian savanna. Ecological Modelling, 454, 109628. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109628

Maracahipes-Santos, L., Lenza, E., dos Santos, JO., et al., 2015. Diversity, floristic composition, and structure of the woody vegetation of the Cerrado in the Cerrado–Amazon transition zone in Mato Grosso, Brazil. Brazilian Journal of Botany, 38(4), 877-887. https://doi.org/10.1007/s40415-015-0186-2

MAPBIOMAS 2022. Dsiponível em: https://brasil.mapbiomas.org/. Último acesso: dezembro de 2023.

Marimon-Junior, BH., Haridasan, M., 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. Acta botânica brasílica, 19, 913-926. https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026

Marimon BS., Lima ES., Duarte TG., et al., 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV.An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. Edinburgh Journal of Botany 63: 323-341 https://doi.org/10.1017/S0960428606000576

Medeiros, MBD., Walter, BMT. 2012. Composição e estrutura de comunidades arbóreas de cerrado stricto sensu no norte do Tocantins e sul do Maranhão. Revista Árvore, 36, 673-683.

Méio BB., Freitas CV., Jatobá L., et al., 2003. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. Revista Brasileira de Botânica 26: 437-444. https://doi.org/10.1590/S0100-84042003000400002

Mendes, MRDA., Munhoz, CBR., Silva Júnior, MCD., et al., 2012. Relação entre a vegetação e as propriedades do solo em áreas de campo limpo úmido no Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. Rodriguésia, 63, 971-984. https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000400014

Mendonça RC., Felfili JM., Walter BMT., et al., 2008. Flora Vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. Pp.421-1279. In Sano, S.M.; Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (orgs). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina.

Mews HA., Pinto JRR., Eisenlohr PV., et al., 2014. Does size matter? Conservation implications of differing woody population sizes with equivalent occurrence and diversity of species for threatened savanna habitats. Biodiversity and conservation, 23(5), 1119-1131.

Mews HA., Pinto JRR., Eisenlohr PV., et al., 2016. No evidence of intrinsic spatial processes driving Neotropical savanna vegetation on different substrates. Biotropica 48:433–442.

Miziara, F., Ferreira, NC., 2008. Expansão da fronteira agrícola e evolução da ocupação e uso do espaço no Estado de Goiás: subsídios à política ambiental. In: LG. Ferreira Júnior (Org.). A encruzilhada socioambiental: biodiversidade, economia e sustentabilidade no cerrado. pp. 107-125. Goiânia: Editora UFG, 223p

Morandi, PS., Marimon, BS., Marimon-Junior, BH., et al., 2020. Tree diversity and above-ground biomass in the South America Cerrado biome and their conservation implications. Biodiversity and Conservation, 29, 1519-1536. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1589-8

Moura, IOD., Pinto, JRR., 2010. Fitogeografia do cerrado rupestre: relações florístico-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas.

Neves, SPS., Funch, R., Conceição, AA., et al., 2016. What are the most important factors determining different vegetation types in the Chapada Diamantina, Brazil? Brazilian Journal of Biology, 76, 315-333.

Rapini, A., Ribeiro, PL., Lambert, S. et al., 2008. A flora dos campos rupestres da Cadeia do espinhaço. Megadiversidade 4:16-24.

Reatto, A. Correia, JR., Spera, ST. et al., 2008. Solos do Bioma Cerrado: aspectos pedológicos. Pp. 107-134. In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.P. Ribeiro (Eds.). Cerrado: ecologia e flora. Planaltina, Embrapa.

Ribeiro JF., Walter BMT., 2008 Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S., Ribeiro, J P. & Almeida, SP. (eds.). Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina. Pp. 151-199

Ricklefs, RE., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters, 7, 1– 15.

Rizzini, CT., 1963. A flora do cerrado, análise florística das savanas Centrais. In: Simpósio Sobre o Cerrado. São Paulo: Universidade de São Paulo/ Edgard Blücher, 1963. p.125-177.

Oliveira, PS., Marquis, RJ., (2002). The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press.

Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., et al., 2022. _vegan: Community Ecology Package_. R package version 2.6-4, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Pebesma, E., 2018. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. The R Journal 10 (1), 439-446, https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009

Prance GT., 1987. Biogeography of neotropical plants. In Biogeography and quaternary history in tropical America (TC. Whitmore & GT. Prance, eds.). Claredon Press, Oxford, p.46-65.

R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing. R

Rapini, A., Ribeiro, P.L., Lambert, S. & Pirani, J.R. 2008. A flora dos campos rupestres da Cadeia do espinhaço. Megadiversidade 4:16-24.

Sano, EE., Rodrigues, AA., Martins, ES., et al., 2019. Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. Journal of environmental management, 232, 818-828. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108

Silva JF, Fariñas MR, Felfili JM, et. al. (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the Cerrado region of Brazil. Journal of Biogeography, 33: 536-548. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01422.x

Silva-Moraes, HG., Cordeiro, I., Figueiredo, N., 2019. Flora and floristic affinities of the Cerrados of Maranhão State, Brazil. Edinburgh journal of botany, 76(1), 1-21.

Silva, GE., Guilherme, FAG., Carneiro, SES., et al., 2019. Heterogeneidade ambiental e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em três áreas de Cerrado sentido restrito

no Sudoeste goiano. Ciência Florestal, 29(2), 924–940. https://doi.org/10.5902/1980509823788

Simon, MF., Proença, C., 2000. Phytogeographic patterns of Mimosa (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism? Biological conservation, 96(3), 279-296.

Simon, MF., Grether, R., Queiroz, LP., et al., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106: 20359–20364 https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106

Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecology letters, 17(7), 866-880. https://doi.org/10.1111/ele.12277

Terrible LC., Lima-Ribeiro MS., Araújo M., et al., 2012. Areas of climate stability of species ranges in the Brazilian Cerrado: disentangling uncertainties through time. Nat Conserv 10:152–159. https://doi.org/10.4322/natcon.2012.025

Torres, DM., Fontes, MAL., Samsonas, HDP., 2017. Relações solo-vegetação na estruturação de comunidades de cerrado sensu stricto no sul de Minas Gerais, Brasil. Rodriguésia, 68, 115-128. https://doi.org/10.1590/2175-7860201768121

Werneck, FP., Nogueira, C., Colli, GR., et al., 2012. Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. Journal of Biogeography, 39(9), 1695-1706. H. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02715

Wickham H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.

Wickham H., Averick M., Bryan J., et al., 2019. “Welcome to the tidyverse.” _Journal of Open-Source Software_, *4*(43), 1686. doi:10.21105/joss.01686 <https://doi.org/10.21105/joss.01686

Wickham H., François R., Henry L., et al., 2023. _dplyr: A Grammar of Data Manipulation_. R package version 1.1.0, <https://CRAN.Rproject.org/package=dplyr>.

Wickham H., Vaughan D., Girlich M., 2023. _tidyr: Tidy Messy Data_. R package version 1.3.0, <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>.

MATERIAL SUPLEMENTAR

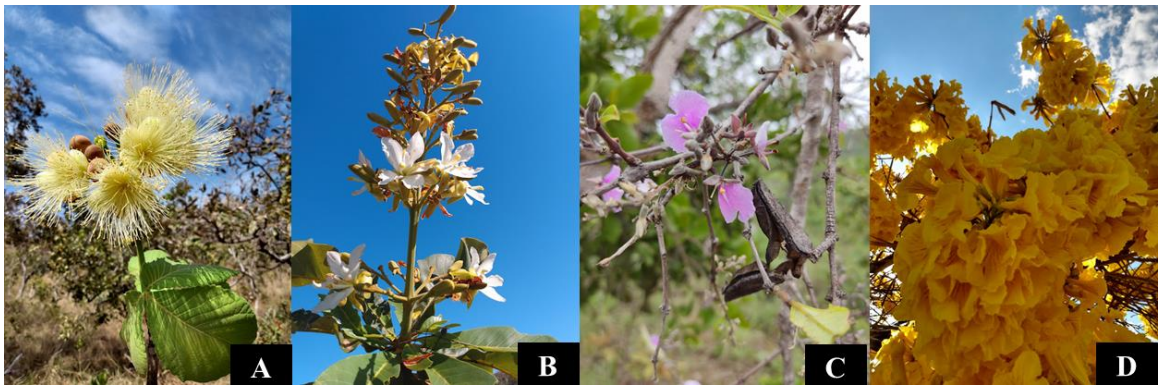
Material Suplementar 1: Lista dos 129 sítios disponibilizados por nossos colaboradores, onde: CT – Cerrado Típico e CR – Cerrado Rupestre.

COLABORADOR	**CR**	**CT**
José Roberto Pinto	13	17
Ricardo Haidar		21
Eddie Lenza	12	5
Iris Roitman		13
Helena Lemos	5	5
Sabrina Miranda	9	1
Renata Françoso		6
Ionai Moura	5	
Silvia Motta	5	
Evandro Machado		3
Frederico Guilherme		3
Tamiel Jacobson		1
Jamir Prado		3
Carlos de Melo		1
Galiana Lindoso		1
TOTAL	49	80

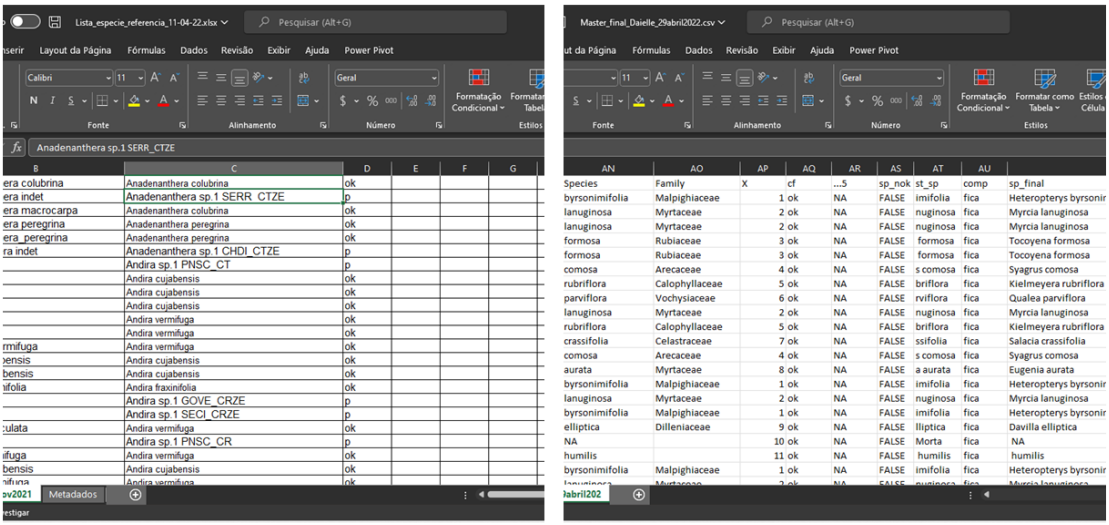
Material Suplementar 2: Imagens de algumas espécies comumente encontradas no Cerrado Rupestre. A = *Velozia* sp., B = *Schwartzia adamantium* (Cambess.) Bedell ex Gir. -Cañas e C = *Wunderlichia mirabilis* Riedel ex Baker. Fotos: Daielle Carrijo e José Roberto Rodrigues Pinto. Estado de Goiás, Brasil.



Material Suplementar 3: Imagens de algumas espécies comumente encontradas no Cerrado Típico. A = *Caryocar brasiliense* Cambess., B = *Salvertia convalalliodora* A.St.-Hil., C = *Qualea parviflora* Mart. e D = *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore. Fotos: Daielle Carrijo. Estado de Goiás, Brasil.



Material Suplementar 4: Exemplo de planilhas de Excel criadas para o processo de triagem dos dados de flora recebidos de nossos colaboradores. A esquerda: Planilha espécies referência, e a direita: Planilha geral.



Material suplementar 5:

Após essa triagem inicial, todos os dados destes sítios foram agrupados em uma única planilha de Excel por meio do programa *R core Team* (2023). Utilizamos o pacote *dplyr* que ordena e organiza o banco de dados por meio de algumas funções disponíveis no pacote (Cayuela et al. 2021). O Pacote *Taxonstand* padroniza automaticamente os nomes taxonômicos e remove erros ortográficos nas espécies de plantas usando o *site* Flora do Brasil e *The Plant List* (Wickham et al. 2019).

A seguir, juntamos os dados de todos os sítios em uma "*planilha geral*", que continha todos os dados gerados pelo programa R e outra planilha chamada de "*espécie referência*" com todos os sítios, onde destacamos novos possíveis erros como por exemplo: mesma espécie com diferentes grafias, espécies digitadas no formato de sigla, nomes de espécies corretos, mas com "*espaços*" excessivos ou faltantes. Usando as ferramentas "*filtrar*" e "tabela dinâmica" do Excel, corrigimos manualmente os erros visando prosseguir com a padronização do banco de dados. As espécies em siglas foram renomeadas, sempre que possível, para o nome original e os erros fora do padrão também solucionados, seguindo os critérios descritos anteriormente.

Mantivemos na planilha "*espécie referência*" aqueles táxons não identificados sequer em nível de família, aqui rotulados de NI (táxon não identificado), e aqueles táxons identificados até o nível de gênero e de família, aos quais denominamos de

pseudo-espécies e rotulamos da seguinte maneira: gênero + sp. + sigla do sítio onde a planta foi amostrada (*e.g*. *Myrcia* sp. NOXA); família + sigla do sítio onde a planta foi amostrada (*e.g*. Myrtaceae sp. NOXA) e TAXON não identificado + sítio onde a planta foi amostrada (*e.g*. NI NOXA). Realizamos esse procedimento manualmente conduzido sempre pelos mesmos dois coautores (Carrijo D. e Lenza E.) e repetido por cinco vezes, quando não mais notamos qualquer discrepância de nomenclatura das pseudo-espécies entre os sítios amostrais. Para essa conferência, cruzamos a planilha de "*espécie referência*" com a "*planilha geral*" e atualizamos os nomes dos táxons. Para essa conferência final dos dados, utilizamos a função *Taxonstand* (Cayuela et al. 2021) do programa R, repetindo isso por cinco vezes, quando não mais notamos quaisquer discrepâncias entre as duas planilhas. Assim, ao final de todo o processo de triagem e correções, criamos uma "*planilha geral final*". Esta continha os dados corrigidos e padronizados da flora de todos os sítios utilizados nas análises subsequentes (aba dados). Nessa planilha final, criamos uma aba intitulada "*metadados*", que continha informações relevantes à compreensão das informações da aba "*dados*". Um exemplo resumido das duas abas é apresentado no Material Suplementar 2.

Após a rigorosa conferência dos dados florísticos, selecionamos também os sítios amostrais, uma vez que houve casos em que o mesmo sítio foi amostrado por dois colaboradores e ainda havia sítios nos quais foram dois ou mais censos temporais para a condução de estudos de dinâmica. Nesses casos, optamos por utilizar os dados dos censos mais recentes (e.g. sítios nos municípios de Nova Xavantina e Alto Paraíso). Por fim, eliminamos aqueles sítios amostrados antes do ano de 2004. Após todo o processo de seleção, triagem e conferência dos dados, selecionamos 128 sítios (95 de Cerrado Típico e 33 de Cerrado Rupestre) recebidos dos colaboradores (Figura 5). A razão dessa diferença no número de sítios entre os dois tipos de vegetação é que o Cerrado Típico tem maior distribuição geográfica do que o Cerrado Rupestre no Bioma e consequentemente é mais bem amostrado (Ribeiro e Walter 2008).

Na *planilha geral final*, nós optamos por manter todas as pseudo-espécies descritas na fase de triagem, pois a exclusão dessas implicaria na redução da densidade de plantas e riqueza de espécies por sítio. No entanto, estamos cientes de que uma pseudo-espécies com mesma grafia em dois ou mais sítios, pode tanto ser a mesma espécie ou espécies distintas. Por isso, nós realizamos aquelas análises que envolvem composição de espécies em três situações distintas: Removemos todas as pseudo-espécies (situação 1), mantivemos as pseudo-espécies e consideramos que uma

determinada pseudo-espécies com mesmo gênero, família ou Não Identificada segue a nível de (NI) em distintos sítios (*e.g.*1 *Myrcia* sp. NOXA e *Myrcia* sp. RICA; *e.g.*1 *Myrtaceae* sp. SAFE e *Myrtaceae* sp. PIRA; *e.g.*3 NI CANO e NI PALM), seja de espécies distintas (situação 2) ou de uma só espécie (situação 3). Análises dessas três situações permitem avaliar as consequências da remoção de espécies não identificadas da base de dados (*e.g.* redução da diversidade alfa e beta), bem como dos efeitos da junção de distintas pseudo-espécies em um mesmo táxon (*e.g.* diminuição da diversidade beta entre sítios) ao da separação dessas pseudo-espécies em táxons distintos (*e.g.* aumento da diversidade beta entre sítios).

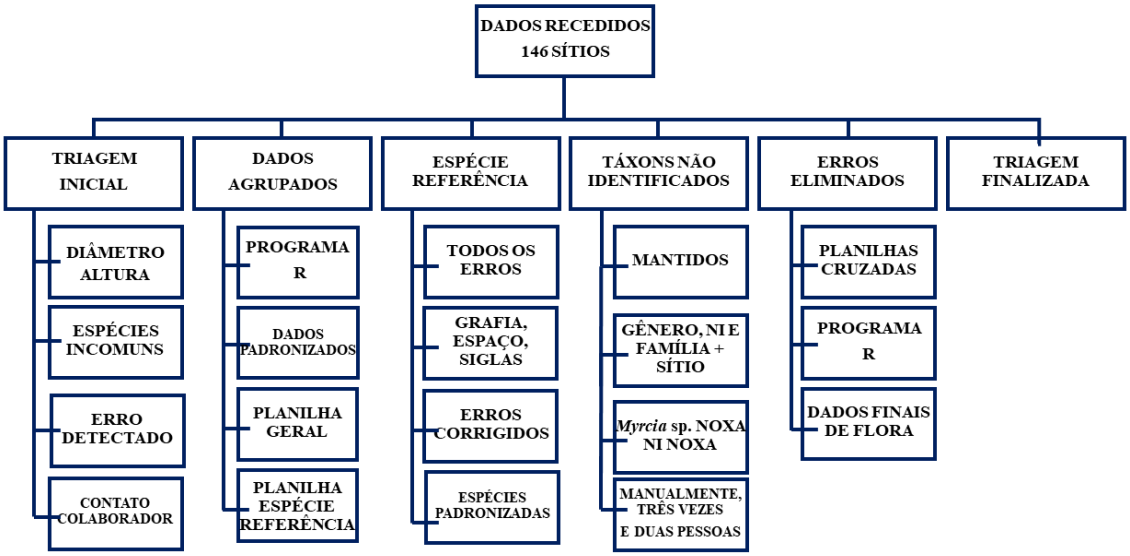
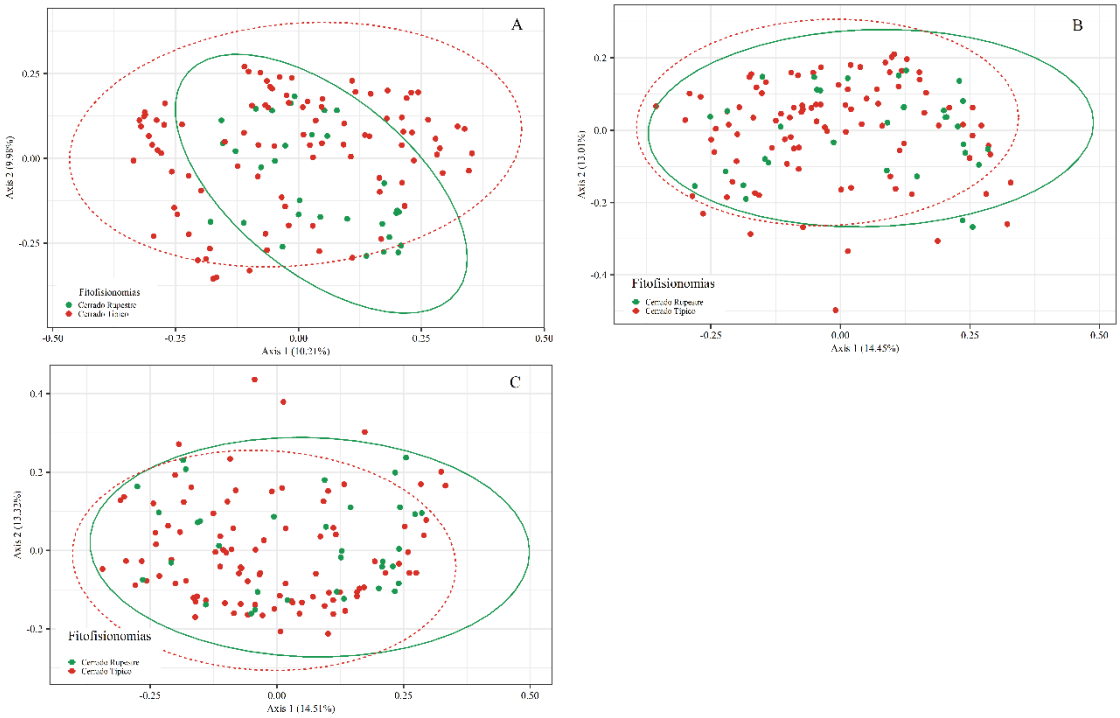
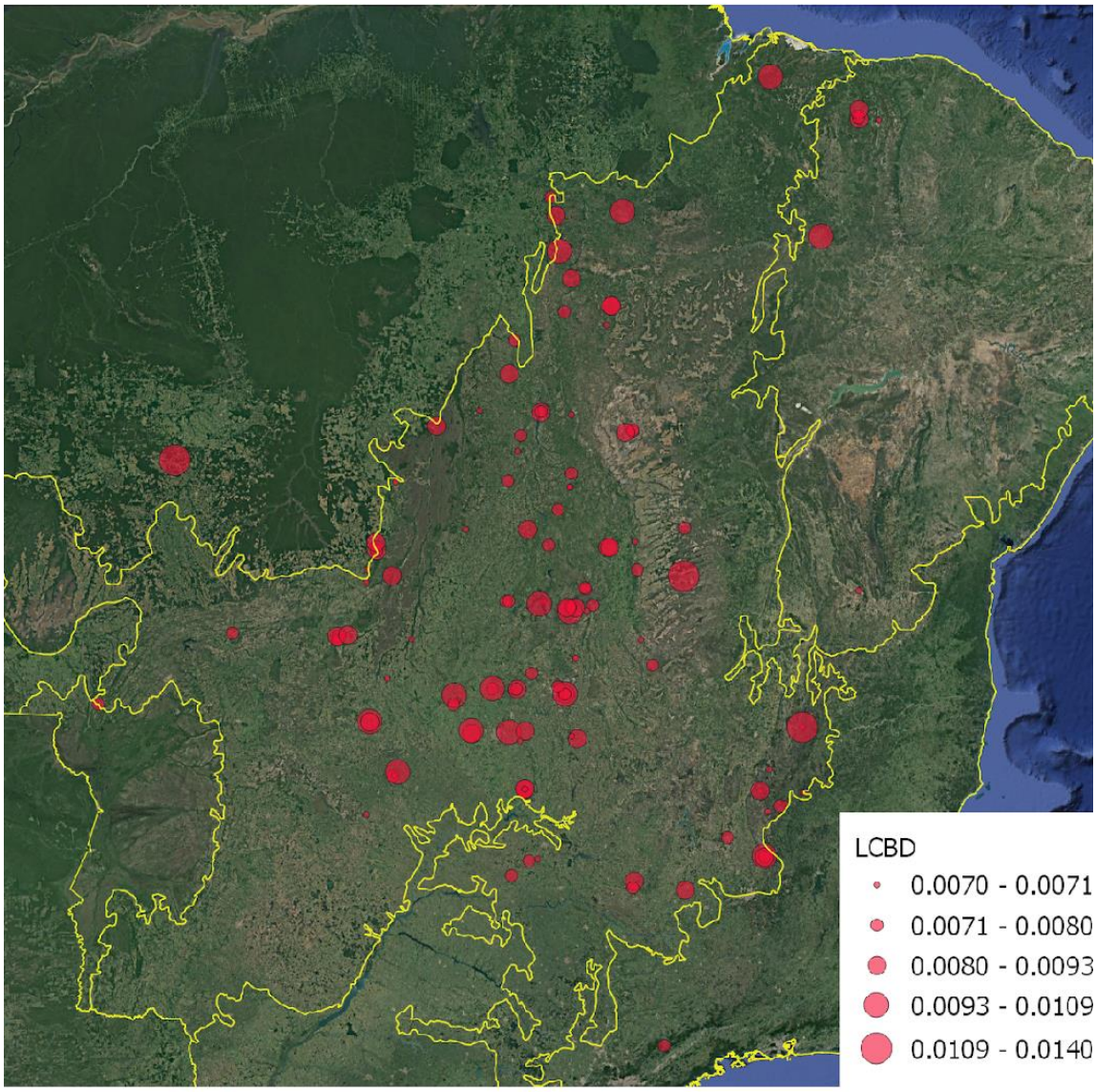


Figura 1: Fluxograma demonstrando todo o processo de triagem dos dados da flora de sítios amostrais de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico, fornecidos por 15 colaboradores, ao longo do bioma Cerrado.

Material Suplementar 6: Análise de componentes principais (PCoA) para duas situações: A- Excluindo todas as espécies não identificadas. B - Todas as espécies não identificadas foram consideradas a mesma espécie. C - Todas as espécies não identificadas foram consideradas espécies distintas para os 128 sítios amostrais do Bioma Cerrado, Brasil**.**



Material Suplementar 7: Análise de Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD - *Local Contributions to Beta Diversity*) para plantas lenhosas amostradas em 33 sítios de Cerrado Rupestre e 95 sítios de Cerrado Típico amostrados ao longo do bioma Cerrado, Brasil.



Material Suplementar 8: Resultado da Análise de Contribuição Local para a Diversidade Beta (LCBD - *Local Contributions to Beta Diversity*), usando a dissimilaridade de Jaccard para plantas lenhosas amostradas em 33 sítios de Cerrado Rupestre e 95 sítios de Cerrado Típico amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Sítio	Longitude	Latitude	SStotal	BDtotal	LCDB	valor de p	p ajustado
Cerrado Rupestre							
Alto Paraíso - GO	-47.728056	-14.245	45.441	0.36064	0.01062	0.00033	0.04231
Colíder - MT	-55.954167	-11.16	45.441	0.36064	0.01227	0.00033	0.04231
Goiás Velho - GO	-50.137778	-15.923	45.441	0.36064	0.00972	0.00033	0.04231
Piranhas-GO	-51.899438	-16.449	45.441	0.36064	0.00953	0.00033	0.04231
Pirenópolis-GO	-49.001944	-16.656	45.441	0.36064	0.0104	0.00033	0.04231
Cerrado Típico							
Arraial -TO	-42.501111	-6.5592	45.441	0.36064	0.01048	0.00033	0.04231
Barra do Corda - TO	-47.951944	-6.8603	45.441	0.36064	0.01039	0.00033	0.04231
Correntina - BA	-45.363407	-13.52	45.441	0.36064	0.01228	0.00033	0.04231
Grão Mongol -MG	-42.89	-16.559	45.441	0.36064	0.01396	0.00033	0.04231
Jaraguá-GO	-49.343056	-15.787	45.441	0.36064	0.00983	0.00033	0.04231
Jataí -GO	-51.32	-17.45	45.441	0.36064	0.00967	0.00033	0.04231
Brasília -DF	-47.830555	-15.896	45.441	0.36064	0.00985	0.00033	0.04231
Presidente Dutra - MA	-46.632302	-6.0415	45.441	0.36064	0.01029	0.00033	0.04231
Serra Negra -GO	-48.366667	-14.083	45.441	0.36064	0.00936	0.00033	0.04231
Urbano Santos - MA	-43.554628	-3.2489	45.441	0.36064	0.00967	0.00033	0.04231

Material Suplementar 9: Lista das 548 espécies amostradas (163.444 indivíduos) nos 33 sítios de Cerrado Rupestre e 95 sítios de Cerrado Típico ao longo do Bioma Cerrado, Brasil. Onde 0: Ausência e 1: Presença e CR: Cerrado Rupestre e CT: Cerrado Típico

Espécie	**CR**	**CT**
Acacia polyphylla DC.	0	1
Acritopappus longifolius (Gardner) R.M. King & H. Rob.	1	0
Acrocomia aculeata (Jacq.) Lodd. ex Mart.	1	0
Aegiphila integrifolia (Jacq.) Moldenke	1	1
Aegiphila verticillata Vell.	1	1
Agarista angustissima Taub.	1	0
Agarista chapadensis (Kin. -Gouv.) Judd	1	1
Agarista oleifolia (Cham.) G.Don	0	1
Agonandra brasiliensis Miers ex Benth. & Hook.f.	1	1
Agonandra excelsa Griseb.	0	1
Alchornea discolor Poepp.	1	1
Alchornea glandulosa Poepp. & Endl.	0	1
Alchornea triplinervia (Spreng.) Müll.Arg.	1	0
Alibertia edulis (Rich.) A. Rich.	1	1
Aloysia virgata (Ruiz & Pav.) Juss.	0	1
Amaioua guianensis Aubl.	0	1
Anacardium humile A.St.-Hil.	0	1
Anacardium occidentale L.	1	1
Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan	1	1
Anadenanthera peregrina (L.) Speg.	0	1
Anadenanthera sp.1 Benth.	0	0
Andira cujabensis Benth.	1	1
Andira fraxinifolia Benth.	1	1
Andira vermifuga (Mart.) Benth.	1	1
Aniba heringeri Vattimo-Gil	1	0
Aniba intermedia (Meisn.) Mez	1	0
Annona coriacea Mart.	1	1
Annona crassiflora Mart.	1	1
Antonia ovata Pohl	1	1
Apeiba tibourbou Aubl.	0	1
Apuleia leiocarpa (Vogel) J.F.Macbr.	0	1
Aspidosperma cylindrocarpon Müll.Arg.	0	1
Aspidosperma discolor A. DC	1	1
Aspidosperma macrocarpon Mart. & Zucc.	1	1
Aspidosperma melanocalyx Müll.Arg.	1	0
Aspidosperma multiflorum A.DC.	1	1

Aspidosperma nobile Müll.Arg.	1	1
Aspidosperma polyneuron Müll.Arg.	0	1
Aspidosperma pyrifolium Mart. & Zucc.	1	0
Aspidosperma subincanum Mart.	1	1
Aspidosperma tomentosum Mart. & Zucc.	1	1
Astronium fraxinifolium Schott	1	1
Astronium graveolens Jacq.	0	1
Astronium urundeuva (M.Allemão) Engl.	0	1
Attalea speciosa Mart. ex Spreng.	0	1
Averrhoidium gardnerianum Baill.	0	1
Baccharis calvescens DC.	0	1
Baccharis dracunculifolia DC.	0	1
Banisteriopsis anisandra (A. Juss.) B.Gates	0	1
Banisteriopsis argyrophylla (A. Juss.) B.Gates	1	0
Banisteriopsis latifolia (A. Juss.) B.Gates	1	1
Bauhinia bombaciflora Ducke	0	1
Bauhinia brevipes Vogel	0	1
Bauhinia holophylla (Bong.) Steud.	0	1
Bauhinia longifolia (Bong.) Steud.	0	1
Bauhinia platyphylla Benth.	0	1
Bauhinia pulchella Benth.	1	0
Bauhinia ungulata L.	0	1
Blepharocalyx salicifolius (Kunth) O. Berg	1	1
Bonyunia antoniifolia Progel	1	0
Bowdichia nitida Spruce ex Benth.	0	1
Bowdichia virgilioides Kunth	1	1
Bredemeyera floribunda Willd.	0	1
Brosimum gaudichaudii Trécul	1	1
Butia capitata (Mart.) Becc.	1	0
Byrsonima affinis W.R.Anderson	0	1
Byrsonima arthropoda A. Juss.	1	0
Byrsonima basiloba A. Juss.	1	1
Byrsonima coccolobifolia Kunth	1	1
Byrsonima correifolia A. Juss.	1	1
Byrsonima crassifolia (L.) Kunth	1	1
Byrsonima cydoniifolia A. Juss.	0	1
Byrsonima dealbata Griseb.	0	1
Byrsonima guilleminiana A. Juss.	1	0
Byrsonima intermedia A. Juss.	1	1
Byrsonima laxiflora Griseb.	1	1
Byrsonima ligustrifolia A. Juss.	0	1
Byrsonima pachyphylla A. Juss.	1	1
Byrsonima rotunda Griseb.	0	1
Byrsonima sericea DC.	1	1

Byrsonima variabilis A. Juss.	0	1
Byrsonima verbascifolia (L.) DC.	1	1
Cabobanthus polysphaerus (Baker) H. Rob.	0	1
Cabralea canjerana (Vell.) Mart.	0	1
Callisthene fasciculata Mart.	1	1
Callisthene major Mart.	1	1
Callisthene microphylla Warm.	1	0
Callisthene minor Mart.	1	1
Callisthene mollissima Warm.	1	1
Campomanesia eugenioides (Cambess.) D.Legrand ex Landrum	1	1
Campomanesia velutina (Cambess.) O. Berg	0	1
Cardiopetalum calophyllum Schltdl.	1	1
Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze	0	1
Caryocar brasiliense Cambess.	1	1
Caryocar coriaceum Wittm.	1	1
Caryocar cuneatum Wittm.	1	1
Caryocar villosum (Aubl.) Pers.	1	1
Casearia arborea (Rich.) Urb.	0	1
Casearia decandra Jacq.	0	1
Casearia grandiflora Cambess.	1	1
Casearia mestrensis Sleumer	1	0
Casearia sylvestris Sw.	1	1
Cassia ferruginea (Schrad.) Schrad. ex DC.	0	1
Cecropia pachystachya Trécul	1	1
Cedrela fissilis Vell.	0	1
Ceiba jasminodora (A.St.-Hil.) K. Schum.	1	0
Cenostigma macrophyllum Tul.	1	1
Cenostigma tocantinum Ducke	0	1
Chaetocarpus echinocarpus (Baill.) Ducke	0	1
Chamaecrista claussenii (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	0	1
Chamaecrista orbiculata (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	1	1
Chamaecrista pachyclada (Harms) H.S. Irwin & Barneby	1	1
Chamaecrista rotundifolia (Pers.) Greene	1	0
Chaunochiton kappleri (Sagot ex Engl.) Ducke	1	0
Cheiloclinium cognatum (Miers) A.C.Sm.	1	1
Chomelia ribesioides Benth. ex A.Gray	1	1
Chrysophyllum marginatum (Hook. & Arn.) Radlk.	1	1
Clusia burchellii Engl.	1	0
Clusia weddelliana Planch. & Triana	1	1
Coccoloba mollis Casar.	1	1
Cochlospermum regium (Mart. ex Schrank) Pilg.	0	1
Cochlospermum vitifolium (Willd.) Spreng.	0	1
Combretum duarteanum Cambess.	0	1
Combretum mellifluum Eichler	0	1

Commiphora leptophloeos (Mart.) J.B.Gillett	0	1
Connarus suberosus Planch.	1	1
Copaifera coriacea Mart.	1	1
Copaifera langsdorffii Desf.	1	1
Copaifera martii Hayne	0	1
Copaifera oblongifolia Mart. ex Hayne	1	0
Cordia glabrata (Mart.) A.DC.	0	1
Cordia sellowiana Cham.	0	1
Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.	0	1
Cordiera concolor (Cham.) Kuntze	1	0
Cordiera elliptica (Cham.) Kuntze	1	1
Cordiera macrophylla (K. Schum.) Kuntze	0	1
Cordiera sessilis (Vell.) Kuntze	1	1
*Couepia grandiflora (*Mart. & Zucc.) Benth.	1	1
Couepia paraensis (Mart. & Zucc.) Benth.	0	0
Coussarea hydrangeifolia (Benth.) Müll.Arg.	1	1
Cryptocarya aschersoniana Mez	0	1
Cupania ludowigii Somner & Ferrucci	1	0
Cupania vernalis Cambess.	0	1
Curatella americana L.	1	1
Cybianthus detergens Mart.	0	1
Cybianthus fulvopulverulentus (Mez) G.Agostini	1	0
Cybianthus gardneri (A.DC.) G.Agostini	1	1
Cybistax antisyphilitica (Mart.) Mart.	1	1
Dacryodes microcarpa Cuatrec.	1	0
Dalbergia foliolosa Benth.	0	1
Dalbergia miscolobium Benth.	1	1
Dalbergia miscolobium Benth.	0	1
Datura stramonium L.	0	1
Davilla elliptica A.St.-Hil.	1	1
Davilla grandiflora A.St.-Hil. & Tul.	0	1
Dendropanax cuneatus (DC.) Decne. & Planch.	0	1
Didymopanax burchellii Seem.	1	1
Didymopanax macrocarpus (Cham. & Schltdl.) Seem.	1	1
Didymopanax morototoni (Aubl.) Decne. & Planch.	0	1
Didymopanax vinosus (Cham. & Schltdl.) Marchal	1	1
Dilodendron bipinnatum Radlk.	0	1
Dimorphandra gardneriana Tul.	1	1
Dimorphandra mollis Benth.	1	1
Diospyros coccolobifolia Mart. ex Miq.	1	1
Diospyros lasiocalyx B.Walln.	1	1
Diospyros sericea A.DC.	1	1
Diplopterys pubipetala (A. Juss.) W.R.Anderson & C.C.Davis	1	1
Dipteryx alata Vogel	1	1

Dipteryx lacunifera Ducke	0	1
Diptychandra aurantiaca Tul.	0	1
Duguetia furfuracea (A.St.-Hil.) Saff.	0	1
Duroia duckei Huber	0	1
Emmotum nitens (Benth.) Miers	1	1
Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong	1	1
Enterolobium gummiferum (Mart.) J.F.Macbr.	1	1
Enterolobium timbouva Mart.	0	1
Ephedranthus parviflorus S. Moore	0	1
Eremanthus capitatus (Spreng.) MacLeish	1	0
Eremanthus elaeagnus (Mart. ex DC.) Sch.Bip.	1	1
Eremanthus erythropappus (DC.) MacLeish	1	1
Eremanthus erythropappus (DC.) MacLeish	0	1
Eremanthus glomerulatus Less.	1	1
Eremanthus goyazensis (Gardner) Sch.Bip.	1	1
Eremanthus incanus (Less.) Less.	1	1
Eremanthus mattogrossensis Kuntze	0	1
Eremanthus polycephalus (DC.) MacLeish	0	1
Eriotheca gracilipes (K. Schum.) A.Robyns	1	1
Eriotheca pentaphylla (Vell.) A.Robyns	0	1
Eriotheca pubescens (Mart.) Schott & Endl.	1	1
Erythroxylum anguifugum Mart.	1	0
Erythroxylum campestre A.St.-Hil.	1	1
Erythroxylum daphnites Mart.	1	1
Erythroxylum deciduum A.St.-Hil.	1	1
Erythroxylum engleri O.E.Schulz	1	1
Erythroxylum macrophyllum Cav.	0	1
Erythroxylum pelleterianum A.St.-Hil.	0	1
Erythroxylum pruinosum O.E.Schulz	0	1
Erythroxylum suberosum A.St.-Hil.	1	1
Erythroxylum tortuosum Mart.	1	1
Erythroxylum umbu Costa-Lima	0	1
Eschweilera nana (O. Berg) Miers	1	1
Eugenia aurata O. Berg	1	1
Eugenia blanchetiana O. Berg	1	0
Eugenia cupulata Amshoff	0	1
*Eugenia dysenterica (*Mart.) DC.	1	1
Eugenia florida DC.	0	1
Eugenia francavilleana O. Berg	1	1
Eugenia gemmiflora O. Berg	1	1
Eugenia involucrata DC.	1	0
Eugenia myrcianthes Nied.	0	1
Eugenia pistaciifolia DC.	1	0
Eugenia punicifolia (Kunth) DC.	1	1

Eugenia sparsa S. Moore	0	1
Eugenia splendens O. Berg	1	0
Eugenia stictopetala Mart. ex DC.	1	0
Eugenia suberosa Cambess.	0	1
Eugenia ternatifolia Cambess.	0	1
Euplassa inaequalis (Pohl) Engl.	0	1
Exellodendron cordatum (Hook.f.) Prance	0	1
Faramea crassifolia Benth.	0	1
Faramea hyacinthina Mart.	0	1
Ferdinandusa chlorantha (Wedd.) Standl.	1	1
Ferdinandusa elliptica (Pohl) Pohl	1	1
Ficus americana Aubl.	0	1
Ficus benjamina L.	1	1
Ficus gomelleira Kunth	0	1
Ficus guaranitica Chodat	1	0
Ficus insipida Willd.	1	0
Ficus mathewsii (Miq.) Miq.	1	0
Fridericia cinnamomea (DC.) L.G.Lohmann	1	1
Geissospermum laeve (Vell.) Miers	1	1
Guapira campestris (Netto) Lundell	1	0
Guapira graciliflora (Mart. ex Schmidt) Lundell	1	1
Guapira hirsuta (Choisy) Lundell	0	1
Guapira noxia (Netto) Lundell	1	1
Guapira opposita (Vell.) Reitz	0	1
Guapira venosa (Choisy) Lundell	0	1
Guarea guidonia (L.) Sleumer	0	1
Guarea kunthiana A. Juss.	0	1
Guarea macrophylla Vahl	0	1
Guatteria rigida R.E.Fr.	0	1
Guatteria sellowiana Schltdl.	1	0
Guazuma ulmifolia Lam.	0	1
Guettarda viburnoides Cham. & Schltdl.	0	1
Hancornia speciosa Gomes	1	1
Handroanthus chrysotrichus (Mart. ex DC.) Mattos	0	1
Handroanthus impetiginosus (Mart. ex DC.) Mattos	0	1
Handroanthus ochraceus (Cham.) Mattos	1	1
Handroanthus serratifolius (Vahl) S.Grose	1	1
Heisteria citrifolia Engl.	0	1
Heisteria ovata Benth.	1	1
Heteropterys byrsonimifolia A. Juss.	1	1
Hieronyma alchorneoides Allemão	0	1
Himatanthus articulatus (Vahl) Woodson	1	1
Himatanthus drasticus (Mart.) Plumel	1	1
Himatanthus obovatus (Müll. Arg.) Woodson	1	1

Hirtella ciliata Mart. & Zucc.	1	1
Hirtella glandulosa Spreng.	1	1
Hirtella gracilipes (Hook.f.) Prance	1	1
Hirtella martiana Hook.f.	0	1
Humiria balsamifera (Aubl.) A.St.-Hil.	1	1
Hymenaea courbaril L.	1	1
Hymenaea eriogyne Benth.	0	1
Hymenaea maranhensis Lee & Lang.	0	1
Hymenaea martiana Hayne	0	1
Hymenaea stigonocarpa Mart. ex Hayne	1	1
Hyptidendron canum (Pohl ex Benth.) Harley	1	1
Hyptis pachyphylla Epling	1	1
Ilex affinis Gardner	0	1
Ilex congesta Reissek	1	1
Ilex conocarpa Reissek	1	0
Ilex pseudobuxus Reissek	0	1
Inga marginata Willd.	0	1
Ixora gardneriana Benth.	0	1
Jacaranda brasiliana (Lam.) Pers	1	1
Jacaranda cuspidifolia Mart.	0	1
Jacaranda micrantha Cham.	0	1
Kielmeyera appariciana Saddi	1	0
Kielmeyera coriacea Mart. & Zucc.	1	1
Kielmeyera grandiflora (Wawra) Saddi	1	1
Kielmeyera lathrophyton Saddi	1	1
Kielmeyera rubriflora Cambess.	1	1
Kielmeyera speciosa A.St.-Hil.	1	1
Kielmeyera variabilis Mart. & Zucc	0	1
Lacistema hasslerianum Chodat	0	1
Lafoensia pacari A.St.-Hil.	1	1
Lafoensia replicata Pohl	0	1
Lafoensia vandelliana Cham. & Schltdl.	0	1
Lamanonia ternata Vell.	0	1
Lecythis lurida (Miers) S.A.Mori	0	1
Leptobalanus cf. apetalus (E.Mey.) Sothers & Prance	1	1
Leptobalanus gardneri (Hook.f.) Sothers & Prance	0	1
Leptobalanus humilis (Cham. & Schltdl.) Sothers & Prance	1	1
Leptobalanus sclerophyllus (Hook.f.) Sothers & Prance	0	1
Leptolobium dasycarpum Vogel	1	1
Leptolobium elegans Vogel	0	1
Leucochloron incuriale (Vell.) Barneby & J.W.Grimes	0	1
Licania blackii Prance	1	0
Licania kunthiana Hook.f.	1	1
Lippia origanoides Kunth	1	0

Lithraea molleoides (Vell.) Engl.	0	1
Luehea candicans Mart.	1	1
Luehea divaricata Mart.	1	1
Luehea grandiflora Mart.	0	1
Luehea paniculata Mart.	0	1
Luetzelburgia auriculata (Allemão) Ducke	0	1
Luetzelburgia praecox (Harms) Harms	1	1
Lychnophora passerina (Mart. ex DC.) Gardner	1	0
Lychnophora rupestris Semir	1	0
Lychnophora salicifolia Mart.	0	1
Mabea fistulifera Mart.	0	1
Mabea pohliana (Benth.) Müll.Arg.	0	1
Macairea radula (Bonpl.) DC	1	0
Machaerium acutifolium Vogel	1	1
Machaerium hirtum (Vell.) Stellfeld	0	1
Machaerium opacum Vogel	1	1
Machaerium villosum Vogel	0	1
Magonia pubescens A.St.-Hil.	1	1
Manihot caerulescens Pohl	1	1
Manihot paviifolia Pohl	1	1
Manilkara triflora (Allemão) Monach.	1	1
Maprounea guianensis Aubl.	1	1
Martiodendron mediterraneum (Mart. ex Benth.) R.C.Koeppen	0	1
Matayba elaeagnoides Radlk.	1	1
Matayba guianensis Aubl.	1	1
Matayba mollis Radlk.	0	1
Mezilaurus crassiramea (Meisn.) Taub. ex Mez	1	1
Miconia albicans (Sw.) Steud.	1	1
Miconia burchellii Triana	1	1
Miconia cuspidata Naudin	0	1
Miconia cyathanthera Triana	1	0
Miconia ferruginata DC.	1	1
Miconia irwinii Wurdack	1	1
Miconia leucocarpa DC.	1	1
Miconia pepericarpa DC.	1	0
Miconia rubiginosa (Bonpl.) DC.	1	1
Miconia stenostachya DC.	0	1
Miconia subcordata Cogn.	1	0
Micropholis venulosa (Mart. & Eichler) Pierre	1	0
Mimosa caesalpiniifolia Benth.	0	1
Mimosa claussenii Benth.	1	1
Mimosa decorticans Barneby	1	1
Mimosa laticifera Rizzini & A.Mattos	1	1
Mimosa manidea Barneby	1	1

Mimosa setosissima Taub.	1	1
Mimosa ulei Taub.	1	0
Mimosa verrucosa Benth.	1	0
Mouriri elliptica Mart.	1	1
Mouriri glazioviana Cogn.	1	0
Mouriri pusa Gardner	1	1
Myrcia bella Cambess.	1	1
Myrcia brunnea Cambess.	1	0
Myrcia camapuanensis N.Silveira	1	1
Myrcia citrifolia (Aubl.) D. Legrand	1	0
Myrcia densiflora (Poepp. ex O. Berg) A.R.Lourenço & E.Lucas	0	1
Myrcia fenzliana O. Berg	1	1
Myrcia guianensis (Aubl.) DC.	1	1
Myrcia hartwegiana (O. Berg) Kiaersk.	0	1
Myrcia heringii D.Legrand	0	1
Myrcia lanuginosa O. Berg	1	1
Myrcia laricina (O. Berg) Burret ex Luetzelb.	1	0
Myrcia lasiantha DC.	1	1
Myrcia magnoliifolia DC.	1	1
Myrcia multiflora (Lam.) DC.	1	1
Myrcia multipunctata Mazine	0	1
Myrcia myrtillifolia DC.	0	1
Myrcia neorubella A.R.Lourenço & E.Lucas	1	1
Myrcia obovata (O. Berg) Nied.	0	1
Myrcia ochroides O. Berg	1	1
Myrcia pubescens DC.	1	1
Myrcia rufipes DC.	0	1
Myrcia selloi (Spreng.) N.Silveira	0	1
Myrcia splendens (Sw.) DC.	1	1
Myrcia subcordata DC.	0	1
Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.	1	1
Myrcia tortuosa (O. Berg) Mattos	1	1
Myrcia uberavensis O. Berg	1	1
Myrcia variabilis DC.	1	1
Myrcia venulosa DC.	1	1
Myrciaria floribunda (H.West ex Willd.) O. Berg	1	1
Myrsine coriacea (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	0	1
Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze	1	1
Myrsine parvifolia A.DC.	0	1
Myrsine umbellata Mart.	0	1
Nectandra angustifolia (Schrad.) Nees & Mart.	1	0
Nectandra cissiflora Nees	0	1
Nectandra lanceolata Nees	1	1
Nectandra oppositifolia Nees & Mart.	0	1

Neea theifera Oerst.	1	1
Norantea guianensis Aubl.	1	1
Ocotea corymbosa (Meisn.) Mez	0	1
Ocotea lancifolia (Schott) Mez	0	1
Ocotea pomaderroides (Meisn.) Mez	1	0
Ocotea spixiana (Nees) Mez	1	1
Ocotea velloziana (Meisn.) Mez	0	1
Ormosia arborea (Vell.) Harms	0	1
Ouratea castaneifolia (DC.) Engl.	1	1
Ouratea glaucescens (A.St.-Hil.) Engl.	1	1
Ouratea hexasperma (A.St.-Hil.) Baill.	1	1
Ouratea nitida (Sw.) Engl.	0	1
Ouratea oleifolia (A.St.-Hil.) Engl.	1	0
Ouratea ovalis (Pohl) Engl.	1	0
Ouratea spectabilis (Mart.) Engl.	1	1
Oxandra sessiliflora R.E.Fr.	0	1
Pagamea guianensis Aubl.	0	1
Pagamea thyrsiflora Spruce ex Benth.	1	0
Palicourea rígida Kunth	1	1
Parkia cachimboensis H.C.Hopkins	1	0
Parkia platycephala Benth.	1	1
Peltogyne confertiflora (Mart. ex Hayne) Benth	1	1
Pera glabrata (Schott) Baill.	1	1
Physocalymma scaberrimum Pohl	1	1
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	0	1
Piptocarpha macropoda (DC.) Baker	0	1
Piptocarpha rotundifolia (Less.) Baker	1	1
Plathymenia reticulata Benth.	1	1
Platonia insignis Mart.	0	1
Platypodium elegans Vogel	1	1
Plenckia populnea Reissek	1	1
Pleroma candolleanum (Mart. ex DC.) Triana	0	1
Pleroma nodosum Wurdack) P.J.F.Guim. & Michelang.	0	1
Pouteria caimito (Ruiz & Pav.) Radlk.	0	1
Pouteria gardneriana (A.DC.) Radlk.	1	1
Pouteria multiflora (A.DC.) Eyma	0	1
Pouteria ramiflora (Mart.) Radlk.	1	1
Pouteria torta (Mart.) Radlk.	1	1
Priogymnanthus hasslerianus (Chodat) P.S.Green	0	1
*Protium altissimum (*Aubl.) Marchand	0	1
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	1	1
Protium spruceanum (Benth.) Engl.	0	1
Protium unifoliolatum Engl.	0	1
Pseudobombax campestre (Mart.) A.Robyns	1	0

Pseudobombax longiflorum (Mart.) A.Robyns	1	1
Pseudobombax minimum Carv. -Sobr. & L.P.Queiroz	1	1
Pseudobombax tomentosum (Mart.) A.Robyns	1	1
Pseudobrickellia angustíssima (Spreng. ex Baker) R.M. King & H. Rob.	1	0
Psidium firmum O. Berg	0	1
Psidium guineense Sw.	0	1
Psidium hians Mart. ex DC.	0	1
Psidium laruotteanum Cambess.	1	1
Psidium longipetiolatum D.Legrand	0	1
Psidium myrsinites DC.	1	1
Psidium myrtoides O. Berg	1	1
Psidium salutare (Kunth) O. Berg	1	1
Psidium sartorianum (O. Berg) Nied.	0	1
Pterodon emarginatus Vogel	1	1
Pterodon pubescens (Benth.) Benth.	1	1
Pterogyne nitens Tul.	1	0
Qualea cordata Spreng.	1	1
Qualea dichotoma (Mart.) Warm.	1	1
Qualea grandiflora Mart.	1	1
Qualea multiflora Mart.	1	1
Qualea parviflora Mart.	1	1
Randia armata (Sw.) DC.	0	1
Rauvolfia sellowii Müll.Arg.	0	1
Rhamnidium elaeocarpum Reissek	0	1
Roupala montana Aubl.	1	1
Rourea induta Planch.	1	1
Rudgea erioloba Benth.	1	0
*Rudgea viburnoides (*Cham.) Benth.	1	1
Salacia crassifolia (Mart. ex Schult.) G.Don	1	1
Salacia elliptica (Mart.) G. Don	0	1
Salvertia convallariodora A.St.-Hil.	1	1
Sapium argutum (Müll.Arg.) Huber	1	0
Sapium glandulosum (L.) Morong	0	1
Schinus terebinthifolia Raddi	0	1
Schwartzia adamantium (Cambess.) Bedell ex Gir.-Cañas	1	1
Secondatia densiflora A.DC.	0	1
Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose	0	1
Senna cana (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby	1	1
Senna macranthera (DC. ex Collad.) H.S. Irwin & Barneby	0	1
Senna silvestris (Vell.) H.S. Irwin & Barneby	0	1
Senna velutina (Vogel) H.S. Irwin & Barneby	1	1
Serjania caracasana (Jacq.) Willd.	0	1
Simarouba amara Aubl.	0	1
Simarouba versicolor A.St.-Hil.	1	1

Siparuna brasiliensis (Spreng.) A.DC.	0	1
Siparuna guianensis Aubl.	1	1
Siphoneugena densiflora O. Berg	1	1
Solanum lycocarpum A.St.-Hil.	1	1
Stenodon suberosus Naudin	0	1
Sterculia striata A.St.-Hil. & Naudin	1	1
Strychnos pseudoquina A.St.-Hil.	1	1
Strychnos subcordata Spruce ex Benth.	0	1
Stryphnodendron adstringens (Mart.) Coville	1	1
Stryphnodendron coriaceum Benth.	1	1
Stryphnodendron fissuratum E.M.O.Martins	0	1
Stryphnodendron polyphyllum Mart.	1	1
Stryphnodendron rotundifolium Mart.	1	1
Styrax camporum Pohl	0	1
Styrax ferrugineus Nees & Mart.	1	1
Styrax pohlii A.DC.	0	1
Syagrus comosa (Mart.) Mart.	1	1
Syagrus flexuosa (Mart.) Becc.	1	1
Symplocos nitens (Pohl) Benth.	1	1
Symplocos revoluta Casar.	0	1
Symplocos rhamnifolia A.DC.	0	1
Tabebuia aurea (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore	1	1
Tabebuia insignis (Miq.) Sandwith	0	1
Tabebuia roseoalba (Ridl.) Sandwith	0	1
Tachigali aurea Tul.	1	1
Tachigali paniculata Aubl.	0	1
Tachigali subvelutina (Benth.) Oliveira-Filho	1	1
Tachigali vulgaris L.G.Silva & H.C.Lima	1	1
Tapirira guianensis Aubl.	1	1
Tapirira obtusa (Benth.) J.D.Mitch.	0	1
Tapura amazonica Poepp. & Endl.	0	1
Terminalia argentea Mart. & Zucc.	1	1
Terminalia corrugata (Ducke) Gere & Boatwr.	1	1
Terminalia fagifolia Mart.	1	1
Terminalia glabrescens Mart.	0	1
Terminalia tetraphylla (Aubl.) Gere & Boatwr.	1	1
Ternstroemia carnosa Cambess.	1	1
Tetrapterys microphylla (A. Juss.) Nied.	1	0
Tibouchina papyrus (Pohl) Toledo	1	0
Tocoyena formosa (Cham. & Schltdl.) K. Schum.	1	1
Trichilia pallida Sw.	0	1
Vatairea macrocarpa (Benth.) Ducke	1	1
Vellozia albiflora Pohl	1	0
Vellozia squamata Pohl	1	1

Vellozia tubiflora (A.Rich.) Kunth	1	0
Vellozia variabilis Mart. ex Schult. & Schult.f.	1	1
Vernonanthura discolor (Spreng.) H. Rob.	0	1
Vernonanthura ferruginea (Less.) H. Rob.	0	1
Virola sebifera Aubl.	1	1
Vismia guianensis (Aubl.) Choisy	1	1
Vitex flavens Kunth	0	1
Vitex polygama Cham.	1	1
Vochysia cinnamomea Pohl	0	1
Vochysia discolor Warm.	1	1
Vochysia divergens Pohl	1	0
Vochysia elliptica Mart.	1	1
Vochysia gardneri Warm.	1	1
Vochysia haenkeana Mart.	1	1
Vochysia rufa Mart.	1	1
Vochysia thyrsoidea Pohl	1	1
Vochysia tucanorum Mart.	1	1
Wunderlichia crulsiana Taub.	1	0
Wunderlichia mirabilis Riedel ex Baker	1	1
Ximenia americana L.	0	1
Xylopia aromatica (Lam.) Mart.	1	1
Xylopia brasiliensis Spreng.	0	1
Xylopia emarginata Mart.	0	1
Xylopia sericea A.St.-Hil.	0	1
Zanthoxylum rhoifolium Lam.	0	1
Zanthoxylum riedelianum Engl.	0	1
Zeyheria montana Mart.	0	1

Material suplementar

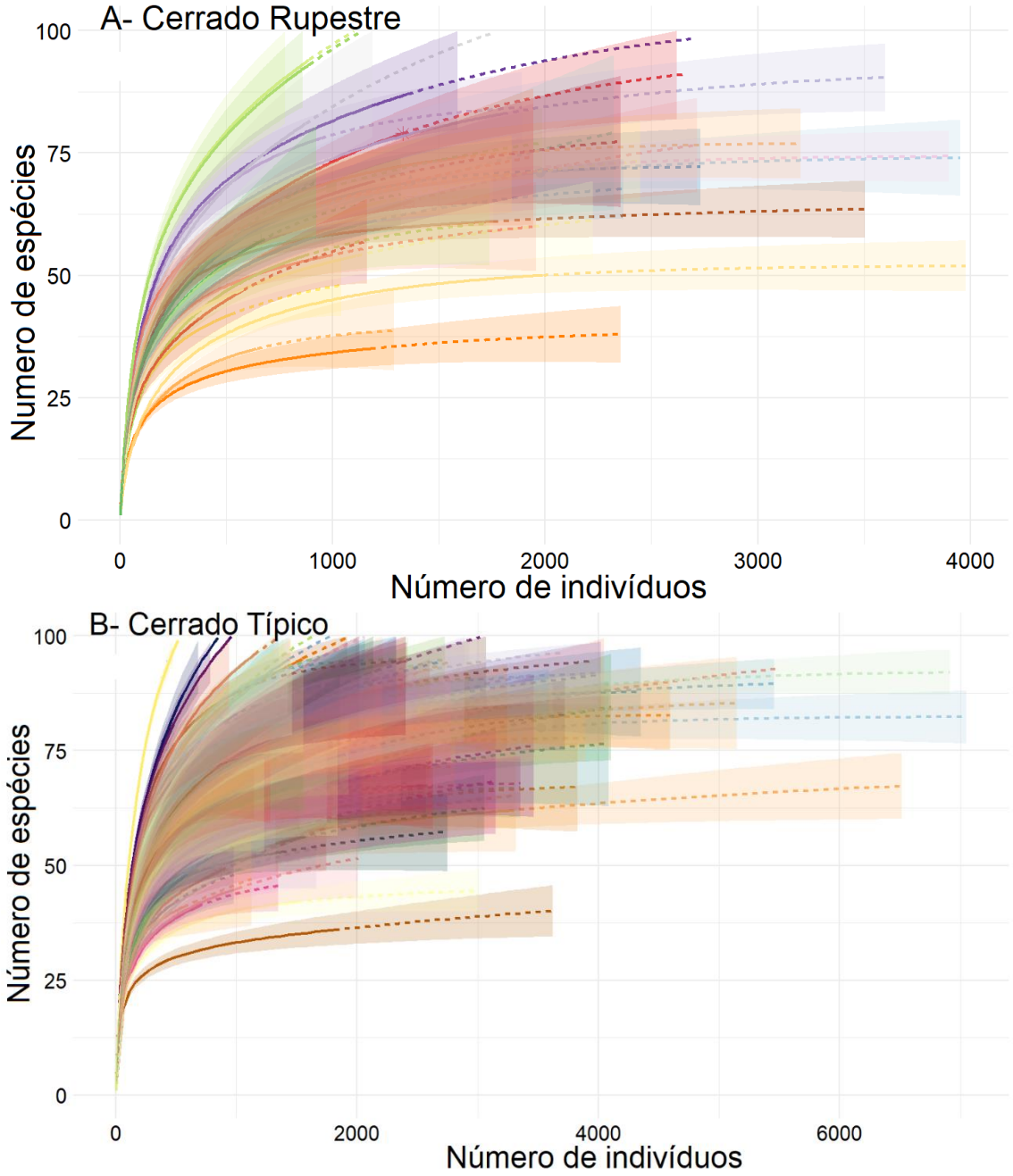

A- Cerrado Rupestre
Numero de espécies
100
75
50
25
0
0
1000
2000
3000
4000
Número de indivíduos
B- Cerrado Típico
Número de espécies
100
75
50
25
0
0
2000
4000
6000
Número de indivíduos

Tabela 1: Riqueza taxonômica de plantas lenhosas amostradas para os 33 sítios de Cerrado Rupestre, amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil. A riqueza foi estimada por meio de rarefação, método Chao.

Sítios	**Família**	**Gênero**	**Riqueza observada**	**Riqueza estimada**
Alto Paraíso – GO	29	49	71	74.49 ± 2.46
Arraias – TO	29	54	69	72.37 ± 2.38
Cáceres – MT	31	58	68	84.88 ± 11.93
Campos Lindos – TO	28	46	57	71.2 ± 10.04
Caldas Novas – GO	30	54	65	85.62 ± 14.58
Cavalcante – GO	32	60	79	97.16 ± 12.84
Chapada Diamantina – BA	22	30	35	39.89 ± 3.45
Colíder - MT	23	33	35	39.16 ± 2.94

Cristalina – GO	34	59	78	85.67 ± 5.42
Goiás Velho – GO	33	69	87	104.98 ± 12.71
Grão Mogol – MG	28	50	65	77.23 ± 8.64
Jaraguá – GO	28	50	61	64.99 ± 2.82
Mara Rosa – GO	27	48	66	122.2 ± 39.73
Mateiros – TO	31	51	63	66.55 ± 2.51
Mineiros – GO	36	65	83	92.79 ± 6.92
Natividade – TO	27	48	54	64.11 ± 7.14
Nazário – GO	27	52	61	69.99 ± 6.35
Nova Xavantina 1 – MT	28	58	74	77.19 ± 2.25
Nova Xavantina 2 – MT	27	45	54	62.98 ± 6.34
Nova Xavantina 3 – MT	30	59	72	74.57 ± 1.81
Palmas – TO	37	59	81	120.01 ± 27.58
Pirenópolis 1 – GO	37	53	65	95.21 ± 21.36
Pirenópolis 2 – GO	31	45	56	81.72 ± 18.18

Parque Estadual de Rio Preto – MG	21	35	42	52.1 ± 7.14
Piranhas – GO	28	56	69	81.23 ± 8.64
Parque Nacional de Sete Cidades 1 – PI	21	40	47	66.56 ± 13.83
Pirenópolis 3 – GO	37	52	65	95.21 ± 21.36
Ribeirão Cascalheira – MT	32	55	64	74.07 ± 7.12
Parque Nacional de Sete Cidades 2 – PI	27	40	50	52.08 ± 1.47
Serra Dourada – GO	25	43	54	66.08 ± 8.54
Parque Nacional das Sempre-Vivas 1 – MG	38	71	94	130.4 ± 25.73
Pirenópolis 4 – GO	38	70	55	85.01 ± 21.22
Parque Nacional das Sempre-Vivas 2 – MG	31	44	93	133.45 ± 28.60

Tabela 2: Riqueza taxonômica de plantas lenhosas amostradas para os 95 sítios de Cerrado Típico, amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil. A riqueza foi estimada por meio de rarefação, método Chao.

Sítios	**Família**	**Gênero**	**Riqueza observada**	**Riqueza estimada**
Águas Emendadas - DF	35	59	80	82.46 ± 1.74
Alto da Boa Vista - MT	33	61	84	88.16 ± 2.94
Alto Paraíso 1 - GO	35	64	83	100.27 ± 12.20
Alto Paraíso 2 - GO	28	50	72	95.13 ± 16.35
Norte Araguaia -TO	30	53	62	92.21 ± 21.36
Arraial do Pontal – TO	25	46	49	79.22 ± 21.36
Arraias – TO	29	49	58	76.73 ± 13.24
Balsas – TO	37	74	95	144.97 ± 35.33
Bananais – TO	33	58	71	86.03 ± 10.62
BEGRA_CTIR	34	62	83	97.08 ± 9.95
BR153_CT4	35	62	81	87.72 ± 4.74
BR262_CT5	40	75	90	95.04 ± 3.56

BR262_CT6	28	42	51	61.07 ± 7.12
CABA_CT	26	42	58	64.75 ± 4.76
Campos Lindos – TO	26	41	47	57.07 ± 7.12
Canarana 1 – MT	31	65	82	104.49 ± 15.90
Canarana 2 – MT	35	64	85	91.40 ± 4.52
Caldas Novas – GO	30	48	59	74.99 ± 11.30
Cavalcante – GO	37	67	84	102.05 ±12.76
CERA_CTIR	26	47	61	72.98 ± 8.47
CESN_CTIR	36	75	88	100.24 ± 8.65
Chapada Diamantina – BA	30	54	61	69.99 ± 6.36
Barra do Corda – MA	25	39	50	58.09 ± 5.72
Correntina 1 – BA	26	46	59	65.39 ± 4.52
Correntina 2 – BA	29	50	65	67.57 ± 1.82
Cristalina – GO	31	52	71	93.48 ± 15.90
Crixás – GO	31	63	80	86.03 ± 4.26

Curvelo – MG	30	51	62	74.25 ± 8.66
Diamantino – BA	27	41	56	64.99 ± 6.35
Fazenda Água Limpa – DF	33	64	81	85.00 ± 2.83
Felício Santos – MG	24	41	49	59.27 ± 7.26
Gama – DF	28	52	64	88.98 ± 17.66
Grão Mongol – MG	31	53	63	67.50 ± 3.18
Horta – DF	30	50	61	67.24 ± 4.41
Itamarandiba – MG	22	31	36	48.49 ± 8.83
Jaraguá – GO	28	52	63	68.33 ± 3.77
Jataí 1 – GO	33	64	80	120.47 ± 28.62
Jataí 2 – GO	31	55	70	94.06 ± 28.62
Jataí 3 – GO	30	55	74	86.49 ± 17.01
Fazenda Jatobá – DF	25	55	86	122.08 ± 25.51
Javaés – TO	24	48	56	69.49 ± 9.54
Jardim Botânico de Brasília 1 – DF	32	48	69	80.99 ± 8.48

Jardim Botânico de Brasília 2 – DF	28	40	53	61.99 ± 6.36
Jardim Botânico de Brasília 3 – DF	32	45	60	84.47 ± 17.30
LACE_CT	32	66	82	94.49 ± 8.83
Lajeado – TO	35	67	83	95.06 ± 8.53
Manoel Alves Grande – TO	35	58	78	106.55 ± 20.18
Manoel Alves da Natividade – TO	30	57	70	80.87 ± 7.69
Manoel Alves Pequeno – TO	38	78	106	117.07 ± 7.83
Mara Rosa – GO	33	63	82	105.13 ± 16.35
Mateiros – TO	18	36	41	47.39 ± 4.52
Natividade – TO	32	61	80	100.23 ± 14.31
Nazário – GO	29	51	64	67.50 ± 2.47
Nova Brasilândia – MT	38	72	90	124.55 ± 24.43
Piranhas – AL	25	44	52	55.49 ± 2.47
Nova Xavantina 1 – MT	29	52	67	72.55 ± 3.93
Nova Xavantina 2 – MT	33	61	81	84.68 ± 2.60

Nova Xavantina 3 – MT	36	67	87	97.56 ± 7.47
Palmas – TO	33	52	63	66.50 ± 2.47
PANG_CT	36	64	82	89.14 ± 5.05
Patrocínio – MG	31	53	67	98.97 ± 22.60
Parque Estadual do Rio Preto – MG	34	56	71	95.48 ± 17.31
Parque Estadual da Serra de Caldas Novas 1 – GO	29	49	64	68.50 ± 3.18
Parque Estadual da Serra de Caldas Novas 2 – GO	29	45	59	82.98 ± 16.96
Piranhas – GO	31	56	67	83.89 ± 11.94
Pium – TO	39	78	111	129.76 ± 13.27
Planaltina – DF	26	41	57	105.94 ± 34.61
Parque Nacional de Brasília – DF	35	67	85	92.68 ± 5.43
Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros – GO	30	50	66	76.55 ± 7.46
Parque Nacional Grande Sertão Veredas - MG/BA	25	47	66	68.94 ± 2.08
Parque Nacional Sete Cidades – PI	21	40	45	58.49 ± 9.54
Presidente Dutra – MA	26	52	63	70.99 ± 5.65

Ribeirão Cascalheira 1 – MT	32	56	75	78.06 ± 2.16
Ribeirão Cascalheira 2 - MT	30	55	80	82.91 ± 2.06
Ribeiro dos Mangues – TO	33	64	79	102.13 ± 16.35
São Gonçalo do Rio Preto – MG	21	35	42	52.10 ± 7.14
Ribeirão Sono – TO	25	46	59	71.09 ± 8.55
São Desidério – BA	24	45	62	66.04 ± 2.86
Santa Teresa – TO	35	72	91	95.02 ± 2.84
Santa Terezinha 1 – MT	26	38	42	46.00 ± 2.83
Santa Terezinha 2 – MT	33	68	87	92.50 ± 3.89
Santo Antônio – TO	31	63	72	83.99 ± 8.48
São Valério – TO	36	74	95	117.14 ± 15.65
Sete Cidades – PI	35	57	80	87.14 ± 5.05
Serra Dourada – GO	38	61	84	118.68 ± 24.52
Serranópolis 1 – GO	33	64	84	87.55 ± 2.51
Serranópolis 2 – GO	36	67	88	92.54 ± 3.21

Silvânia 1 – GO	47	95	124	137.32 ± 9.42
Silvânia 2 – GO	38	64	81	95.07 ± 9.95
Silvânia 3 – GO	29	51	64	68.08 ± 2.89
Sul Palmas – TO	35	71	96	120.02 ± 16.99
Terra Ronca – GO	19	33	41	65.46 ± 17.29
Norte Tocantins – TO	30	60	75	86.10 ± 7.85
Sul Tocantins – TO	35	61	80	98.03 ± 12.75
Urbano Santos - MA	27	49	57	65.63 ± 6.10

Tabela 03: Índices de diversidade e equabilidade para os 33 sítios de Cerrado Rupestre, amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Sítios	**Simpson(C)**	**Shannon (H')**	**Pielou (J)**
Alto Paraíso – GO	2.817956	0.823873	0.661076
Arraias – TO	3.369934	0.948932	0.795902
Cáceres – MT	3.471866	0.953719	0.822813
Campos Lindos – TO	3.269048	0.939465	0.80856
Caldas Novas – GO	3.329456	0.950201	0.797592
Cavalcante – GO	3.500793	0.954684	0.801198
Chapada Diamantina – BA	2.457082	0.86183	0.691095
Colíder - MT	2.566749	0.880728	0.72194
Cristalina – GO	3.677983	0.962085	0.844211
Goiás Velho – GO	3.607995	0.948313	0.807897
Grão Mogol – MG	3.043357	0.904429	0.729055
Jaraguá – GO	3.58012	0.964042	0.87089
Mara Rosa – GO	3.516778	0.953986	0.839396

Mateiros – TO	3.366637	0.94258	0.812582
Mineiros – GO	3.444132	0.942057	0.77942
Natividade – TO	3.145797	0.924698	0.788621
Nazário – GO	3.188586	0.930559	0.775647
Nova Xavantina 1 – MT	3.497967	0.950309	0.812712
Nova Xavantina 2 – MT	2.90888	0.897811	0.729228
Nova Xavantina 3 – MT	3.506289	0.954151	0.819865
Palmas – TO	3.549833	0.953133	0.807799
Pirenópolis 1 – GO	3.658362	0.965605	0.876383
Pirenópolis 2 – GO	3.333526	0.946071	0.828133
Parque Estadual de Rio Preto – MG	3.07843	0.931916	0.823623
Piranhas – GO	3.262693	0.931717	0.770574
Parque Nacional de Sete Cidades 1 – PI	3.038593	0.924058	0.789215
Pirenópolis 3 – GO	3.658362	0.965605	0.876383
Ribeirão Cascalheira – MT	3.435753	0.951515	0.826124

Parque Nacional de Sete Cidades 2 – PI	2.341839	0.813946	0.598626
Serra Dourada – GO	3.133664	0.930029	0.785579
Parque Nacional das Sempre-Vivas 1 – MG	3.873978	0.968877	0.85268
Pirenópolis 4 – GO	3.866713	0.968742	0.85309
Parque Nacional das Sempre-Vivas 2 – MG	3.319905	0.94577	0.828457

Tabela 04: Índices de diversidade e equabilidade para os 95 sítios de Cerrado Típico, amostrados ao longo do Bioma Cerrado, Brasil.

Sítios	**Simpson(C)**	**Shannon (H')**	**Pielou (J)**
Águas Emendadas - DF	3.471108	0.950509	0.792124
Alto da Boa Vista - MT	3.328039	0.934707	0.751112
Alto Paraíso 1 - GO	3.435914	0.93716	0.77756
Alto Paraíso 2 - GO	2.980611	0.893813	0.696947
Norte Araguaia -TO	3.533672	0.956667	0.856205
Arraial do Pontal – TO	2.752478	0.863347	0.707247
Arraias – TO	2.993286	0.92251	0.737182

Balsas – TO	3.747265	0.961342	0.822874
Bananais – TO	3.135009	0.921822	0.735455
BEGRA_CTIR	3.592142	0.944494	0.812915
BR153_CT4	3.875965	0.972539	0.882014
BR262_CT5	3.79245	0.961063	0.842802
BR262_CT6	3.222264	0.944247	0.819534
CABA_CT	3.183207	0.934033	0.783956
Campos Lindos – TO	3.053036	0.929302	0.792966
Canarana 1 – MT	3.390318	0.928064	0.769352
Canarana 2 – MT	3.650497	0.958626	0.821693
Caldas Novas – GO	3.302457	0.937685	0.809914
Cavalcante – GO	3.591293	0.953113	0.810526
CERA_CTIR	3.521429	0.958161	0.856613
CESN_CTIR	3.564754	0.953484	0.796177
Chapada Diamantina – BA	3.412986	0.95411	0.830234

Barra do Corda – MA	3.240958	0.940736	0.828461
Correntina 1 – BA	3.523987	0.958494	0.864244
Correntina 2 – BA	3.272543	0.932454	0.783958
Cristalina – GO	3.422443	0.942632	0.802885
Crixás – GO	3.380082	0.941307	0.771351
Curvelo – MG	3.097043	0.903966	0.75041
Diamantino – BA	3.390457	0.952539	0.842276
Fazenda Água Limpa – DF	3.531896	0.946773	0.803717
Felício Santos – MG	3.149393	0.938524	0.809234
Gama – DF	3.546087	0.961476	0.852654
Grão Mongol – MG	2.940782	0.903806	0.709796
Horta – DF	3.508548	0.956032	0.85348
Itamarandiba – MG	2.874982	0.922642	0.802279
Jaraguá – GO	3.410562	0.94899	0.823184
Jataí 1 – GO	3.583967	0.95731	0.817879

Jataí 2 – GO	3.255964	0.920537	0.766381
Jataí 3 – GO	3.59112	0.962013	0.834355
Fazenda Jatobá – DF	3.532105	0.95258	0.792957
Javaés – TO	3.130473	0.930543	0.777689
Jardim Botânico de Brasília 1 – DF	3.441044	0.951982	0.812697
Jardim Botânico de Brasília 2 – DF	3.101681	0.907134	0.781222
Jardim Botânico de Brasília 3 – DF	3.321238	0.946562	0.811177
LACE_CT	3.564462	0.950445	0.80887
Lajeado – TO	3.502169	0.946349	0.792554
Manoel Alves Grande – TO	3.627978	0.958389	0.832734
Manoel Alves da Natividade – TO	3.571611	0.957518	0.840677
Manoel Alves Pequeno – TO	3.850266	0.965823	0.825628
Mara Rosa – GO	3.45672	0.934493	0.78442
Mateiros – TO	2.920184	0.920065	0.786354
Natividade – TO	3.493784	0.95132	0.797299

Nazário – GO	3.268841	0.927734	0.78599
Nova Brasilândia – MT	3.514134	0.943548	0.780952
Piranhas – AL	3.383062	0.952433	0.856202
Nova Xavantina 1 – MT	3.436467	0.947129	0.817293
Nova Xavantina 2 – MT	3.485956	0.946607	0.793263
Nova Xavantina 3 – MT	3.637791	0.957893	0.814569
Palmas – TO	3.584214	0.961712	0.865097
PANG_CT	3.263193	0.907363	0.740504
Patrocínio – MG	3.489545	0.953404	0.829917
Parque Estadual do Rio Preto – MG	3.571959	0.960318	0.837961
Parque Estadual da Serra de Caldas Novas 1 – GO	3.254991	0.931434	0.78266
Parque Estadual da Serra de Caldas Novas 2 – GO	3.049842	0.886908	0.747962
Piranhas – GO	3.219613	0.93439	0.765719
Pium – TO	3.868873	0.965203	0.821499
Planaltina – DF	3.337644	0.949021	0.825526

Parque Nacional de Brasília – DF	3.741331	0.96194	0.842139
Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros – GO	3.190507	0.910011	0.76152
Parque Nacional Grande Sertão Veredas - MG/BA	3.437911	0.950681	0.820571
Parque Nacional Sete Cidades – PI	3.065879	0.935426	0.805398
Presidente Dutra – MA	3.2202	0.933112	0.777238
Ribeirão Cascalheira 1 – MT	3.340733	0.928932	0.773768
Ribeirão Cascalheira 2 - MT	3.392509	0.940391	0.774187
Ribeiro dos Mangues – TO	3.195172	0.925984	0.731253
São Gonçalo do Rio Preto – MG	3.078158	0.930558	0.82355
Ribeirão Sono – TO	3.17065	0.929413	0.777589
São Desidério – BA	3.505321	0.950456	0.849335
Santa Teresa – TO	3.672752	0.95958	0.814202
Santa Terezinha 1 – MT	2.969681	0.926549	0.794527
Santa Terezinha 2 – MT	3.487659	0.939138	0.780952
Santo Antônio – TO	3.556808	0.954416	0.831678

São Valério – TO	3.366278	0.926869	0.739211
Sete Cidades – PI	3.639673	0.961668	0.830591
Serra Dourada – GO	3.651323	0.959478	0.824074
Serranópolis 1 – GO	3.750543	0.959079	0.846468
Serranópolis 2 – GO	3.521613	0.953321	0.786542
Silvânia 1 – GO	4.081032	0.970071	0.846638
Silvânia 2 – GO	3.758859	0.960684	0.855365
Silvânia 3 – GO	3.568134	0.960095	0.857955
Sul Palmas – TO	3.699133	0.957688	0.810441
Terra Ronca – GO	3.010197	0.924191	0.810593
Norte Tocantins – TO	3.606413	0.955647	0.835303
Sul Tocantins – TO	3.525236	0.947302	0.804476
Urbano Santos - MA	3.284586	0.941701	0.812403