SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Hiperdominância espaço-temporal de árvores do Cerrado

Facundo Alvarez

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Ronald Ted Feldpausch
Coorientador: Prof. Dr. Ben Hur Marimon Junior

Nova Xavantina - Brasil
La Plata - Argentina

Dezembro, 2022

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Hiperdominância espaço-temporal de árvores do Cerrado

Facundo Alvarez

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Ted Ronald Feldpausch
Coorientador: Prof. Dr. Ben Hur Marimon Junior

Nova Xavantina - Brasil
La Plata - Argentina

Dezembro, 2022

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)

This study was funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education)

Ficha catalográfica

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

A473h Alvarez, Facundo.
Hiperdominância espaço-temporal de árvores do Cerrado / Facundo Alvarez. - Nova Xavantina, 2025.
105f.: 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: Ronald Ted Feldpausch.
Coorientador: Ben Hur Marimon Junior.

1. Bioma Cerrado. 2. árvores. 3. hiperdominância. I. Feldpausch, Ronald Ted. II. Junior, Ben Hur Marimon. III. Título.

UNEMAT / MTSCB CDU 574.9

Termo de Aprovação

Hiperdominância espaço-temporal de árvores do Cerrado

Facundo Alvarez

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Aprovado em 21 de dezembro de 2022.

Banca Examinadora:

_____

Prof. Dr. Ted Ronald Feldpausch
Universidade do estado de Mato Grosso-UNEMAT
Orientador

_____

Dra. Renata Dias Françoso Brandão
Universidade Federal de Lavras
Membro titular

_____

Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Universidade do Estado de Mato Grosso
Membro titular

_____

Dr. Frederico Augusto Guimarães Guilherme
Universidade Federal de Jataí
Membro titular

_____

Dr. Eraldo Aparecido Trondoli Matricardi
Universidade de Brasília
Membro titular

_____

Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Universidade do Estado de Mato Grosso
Membro titular

_____

Dr. Marcelo Leandro Bueno
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul
Membro suplente

_____

Dra. Sabrina do Couto de Miranda
Universidade Estadual de Goiás
Membro suplente

_____

Dr. Daniel de Paiva Silva
Instituto Federal Goiano
Membro suplente

O Cerrado é um cometa; a cauda representa a trajetória passada e seu presente, embora seja direcionado inercialmente, responde a fatores estocásticos e determinísticos que podem alterar a trajetória. Eu me sinto um cometa também, pelo caminho seres de luz me acompanharam, muitos ainda hoje estão ao meu lado, outros fizeram parte desse caminho e fazem parte de quem sou. ***Dedico*** *esta investigação à minha família de sangue e do coração e ao Cerrado, sem eles não teria sido possível.*

Agradecimentos

Agradeço ao Brasil, pela oportunidade de aprender da sua cultura e da riqueza humana e cognitiva que os define. Agradeço à Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT), particularmente à cidade de Nova Xavantina (Mato Grosso) e às pessoas que fazem dessa zona de transição Cerrado-Amazônia, um dos lugares mais ricos nos quais eu já tive o prazer de viver. Não é menos difícil escrever isto desde a Argentina... o agradecimento vem acompanhado de reconhecimento, saudade e emoção de ter compartilhado desde expedições até cafés ecológicos com amigos e colegas dentro e fora da UNEMAT e do LABEV (Laboratório de Ecologia Vegetal). Se você acha que esta pesquisa é interessante, então tente ir para Nova Xavantina, sair a caminhar um domingo pelo Cerrado com os professores Bia e Ben Hur e compartilhar viagens intelectuais com limites inimagináveis, são essas pessoas as que inspiram e potencializaram o meu motor, o meu trabalho e espero que também a minha personalidade. Foi uma aventura ter entrado no programa de pós-graduação da UNEMAT e nessa aventura não posso passar por alto um agradecimento muito especial a uma pessoa que sabe tudo o que eu calarei dessa vez, muito grato Yuyu. Agradeço também ao meu orientador Ted pela paciência e por ter me dado não só o seu apoio, mas também o suporte intelectual para desenvolver as "viagens na maionese" que normalmente temos quando compartilhamos uma conversa. Assim, como não posso escolher nenhum táxon preferido, também não posso "mencionar ninguém aqui sem esquecer de alguém", tenho amigos e colegas que admiro em todos os sentidos e sei que se estão lendo estas palavras sabem, e faço saber, que sou agradecido de tê-los não nestas linhas e sim na vida...

Gracias Cerradeños!

Sumário

Termo de Aprovação 4

Agradecimentos 7

Sumário 8

Resumo geral 10

General Abstract 11

1. Introdução geral 12

Capítulo 1 – Hiperdominância de árvores no Bioma Cerrado - Hyperdominance of trees in the Cerrado biome 17

HIGHLIGHTS 17

Resumo 17

Capítulo 1 – Hiperdominância de árvores no Bioma Cerrado - Hyperdominance of trees in the Cerrado biome 19

Abstract 19

1. Introdução 20

2. Material e Métodos 20

2.1. Área de estudo 20

2.2. Coleta de dados 22

2.3. Análise de dados 23

3. Resultados 25

3.1. Identificação e dimensões da hiperdominância do Cerrado 29

3.2. Padrões espaciais de hiperdominância e raridade 31

3.3. Fogo, desmatamento e conservação do Cerrado 34

4. Discussão 36

Estado de conservação e futuro do Cerrado 41

Caminhando em direção a uma rede de diversidade de árvores de savana 43

6. Referências bibliográficas 45

7. Apêndices 54

Capítulo 2 – Distribuição espaço-temporal e estado de conservação de árvores hiperdominantes do Cerrado – Spatial-temporal distribution and conservation status of hyperdominant trees in the Cerrado 69

HIGHLIGHTS 69

Resumo 69

Capítulo 2 – Distribuição espaço-temporal e estado de conservação de árvores hiperdominantes do Cerrado – Spatial-temporal distribution and conservation status of hyperdominant trees in the Cerrado 71

Abstract 71

1. Introdução 72

2. Material e Métodos 75

2.1. Área de estudo 75

2.2. Coleta e edição de registros de ocorrência 75

2.3. Parametrização, modelagem e avaliação 79

2.4. Validação das predições e estado de conservação 80

2.5. Megaespécie: 30 espécies hiperdominantes em uma 81

3. Resultados 81

4. Discussão 91

5. Referências bibliográficas 99

Resumo geral

O Cerrado: hotspot de biodiversidade global, segundo maior Bioma da América do Sul, maior ecossistema de savana neotropical, é também o Bioma com os menores índices de conservação e os maiores efeitos degradativos antrópicos de uso e conversão do solo. Diferentes investigações têm contribuído para o conhecimento deste Bioma megadiverso, porém, ainda enfrenta lacunas de conhecimentos: Quantas espécies possui o Cerrado? Qual é a espécie e família mais comum? Quais são os limites ambientais do Cerrado e dos ecossistemas de savana na América do Sul? Qual é o estado atual de conservação dessas espécies? e, os nichos ambientais serão contemplados diante das mudanças climáticas futuras? A partir de modelos de regressão local e modelos de distribuição de espécies pudemos contribuir e reduzir essas lacunas de conhecimento. Nesse sentido, nossa pesquisa permite identificar os seguintes pontos: 1) o Cerrado apresenta dominância nas espécies arbóreas: 30 espécies da biodiversidade arbórea representam mais do 50% de todos os indivíduos (585 espécies e 219850 indivíduos); 2) A espécie mais comum do Cerrado é *Qualea parviflora* (7,2% de todas as espécies e 15752 ind.) e a família dominante é Vochysiaceae (21 espécies e 37261 ind.); 3) Conhecemos 36% de toda a biodiversidade de árvores do Cerrado, nossas estimativas apontam a existência de 1605 espécies de árvores, das quais 1020 espécies ainda aguardam para serem descobertas e identificadas; 4) Os registros da presença das espécies hiperdominantes do Cerrado permitem calcular a adequação ambiental dos ecossistemas savânicos da América do Sul; 5) Apenas 37% das 585 espécies hiperdominantes registradas para o Cerrado estão dentro de Áreas Protegidas e 1% em Terras Indígenas; 6) Devido às ações antrópicas, o Cerrado perdeu $2.40x10^7$ km^2 de 1985 ($1.11x10^8$ km^2) até 2020 ($8.73x10^7$ km^2); 7) As predições de adequação ambiental das espécies hiperdominantes do Cerrado se sobrepõem 8,9% com Áreas Protegidas e 8% com Terras Indígenas; 8) Os padrões de distribuição das 30 espécies hiperdominantes, para os cenários presente e futuro, mostraram estabilidade espacial em ~771675 km^2, ganho de novos nichos ambientais de ~68106 km^2 e perdas de adequação ambiental de ~52240 km^2. O Cerrado apresenta um décimo da diversidade de espécies estimada para a Amazônia. No entanto, as taxas acumuladas de desmatamento e degradação são maiores para o Cerrado, desencadeando mecanismos sinérgicos negativos de tipo antrópico-ambiental com efeitos irreversíveis sobre a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos derivados. A complexidade ambiental inerente ao Cerrado é de difícil compreensão e desmembramento, o que dificulta muito a conservação, ainda assim, são inúmeras as investigações que apontam os caminhos a seguir para conservá-lo e para conservar a cultura dos seus povos originários.

Palavras-chave: Bioma Cerrado, savana, abundância, dominância, hiperdominância, conservação, modelos de regressão local, modelos de distribuição de espécies.

General Abstract

The Cerrado: a global biodiversity hotspot, the second largest biome in South America, the largest neotropical savannah ecosystem, it is also the biome with the lowest conservation indices and the greatest anthropic degradative effects of soil use and conversion. Different investigations have contributed to the knowledge of this megadiverse biome, however, it still faces knowledge gaps: How many species does the Cerrado have? What is the most common species and family? What are the environmental limits of the Cerrado and savannah ecosystems in South America? What is the current conservation status of these species? and, will environmental niches be contemplated in the face of future climate changes?. Based on local regression models and species distribution models, we were able to contribute and reduce these knowledge gaps. In this sense, our research allows us to identify the following points: 1) the Cerrado shows dominance in tree species: 30 species of tree biodiversity represent more than 50% of all individuals (585 species and 219850 individuals); 2) The most common species in the Cerrado is *Qualea parviflora* (7.2% of all species and 15752 ind.) and the dominant family is Vochysiaceae (21 species and 37261 ind.); 3) We know 36% of all tree biodiversity in the Cerrado, our estimates point to the existence of 1605 species of trees, of which 1020 species are still waiting to be discovered and identified; 4) The records of the presence of the hyperdominant species of the Cerrado make it possible to calculate the environmental adequacy of the savannah ecosystems of South America; 5) Only 37% of the 585 hyperdominant species recorded for the Cerrado are within Protected Areas and 1% in Indigenous Lands; 6) Due to anthropic actions, the Cerrado lost $2.40x10^7$ km^2 from 1985 ($1.11x10^8$ km^2) to 2020 ($8.73x10^7$ km^2); 7) The predictions of environmental adequacy of the hyperdominant Cerrado species overlap 8.9% with Protected Areas and 8% with Indigenous Lands; 8) The distribution patterns of the 30 hyperdominant species, for the present and future scenarios, showed spatial stability of ~771675 km^2, gain of new environmental niches of ~68106 km2 and loss of environmental suitability of ~52240 km^2. The Cerrado has one tenth of the species diversity estimated for the Amazon. However, the accumulated rates of deforestation and degradation are higher for the Cerrado, triggering negative synergistic mechanisms of an anthropic-environmental type with irreversible effects on biodiversity and derived ecosystem services. The environmental complexity inherent to the Cerrado is difficult to understand and dismember, which makes conservation very difficult, even so, there are countless investigations that point out the ways to be followed to conserve it and to conserve the culture of its original peoples.

Keywords: Cerrado biome, savannah, abundance, dominance, hyperdominance, conservation, local regression models, species distribution models.

1. Introdução geral

A seguinte tese de doutorado deriva da colaboração de tantos pesquisadores quanto de espécies de árvores que identificamos para o Cerrado e representa esforços multi-temporais de coleta nos diferentes mosaicos deste complexo e megadiverso ecossistema savânico. A tese está constituída por dois capítulos que avaliam os padrões espaço-temporais de riqueza de espécies e abundância de árvores do Cerrado sentido restrito, identificando as espécies dominantes e o estado de conservação. Esperamos que a leitura seja amena e enriquecedora.

As savanas tropicais estão passando por rápidas conversões que simplificam os serviços ecossistêmicos (Colman et al. 2022). Cerca de 47% da vegetação nativa do Cerrado já foi convertida para outros usos, em taxas superiores às relatadas para a Amazônia, e espera-se que até 2030 o Cerrado prevaleça exclusivamente em unidades de conservação, atualmente representadas por 8% do Cerrado (Françoso et al. 2020). Pior do que as consequências antrópicas são as incongruências: a conservação do Cerrado não está planejada, visto que as unidades de conservação são estabelecidas de maneira oportunista, representando um cenário de conservação reativo, com decisões baseadas em ameaças e não em oportunidades de planejamento e ação (Françoso et al. 2020). Apesar dos esforços históricos e das inúmeras investigações, o Bioma Cerrado enfrenta atualmente o déficit Prestoniano, um dos mais sensíveis na hora do planejamento da conservação; informação limitada sobre a abundância e dinâmica populacional de espécies no espaço-tempo.

Evidências paleoecológicas corroboram que as oscilações ambientais quaternárias dos últimos milênios, ciclos glaciais/interglaciais do Pleistoceno, modelaram os processos evolutivos e espaciais do Cerrado apresentando, 1) encolhimento durante o clima de estepe frio e seco do Último Máximo Glacial, 2) maior expansão durante o clima quente e úmido do Último Interglacial e 3) reexpansão durante o Holoceno médio (Costa et al. 2018). Os padrões de distribuição e os gradientes de dominância e de endemismo destas espécies respondem a processos biogeográficos históricos (refúgios: Bueno et al. 2017) e a fatores endógenos atuais (ações antrópicas e fogo: Deutsch e Fletcher 2022). Atualmente, o Cerrado, um domínio fitogeográfico megadiverso, representa o maior ecossistema de savana do mundo, um importante *hotspot* de biodiversidade neotropical e o maior centro de endemismo do Brasil (Myers et al. 2000). As fitofisionomias do Cerrado abrigam ~11627 espécies de plantas vasculares, das quais ~4400 são endêmicas (Myers et al. 2000). O Cerrado está inserido em uma ampla gama de condições climáticas com uma longa estação seca, temperaturas que oscilam entre 18°C e 28°C, chuvas variando de 800 a mais de 3000 mm anuais e está inserido em áreas que com elevada frequência de incêndios (Alvares et al. 2013). As diferentes

fitofisionomias do Cerrado estão em solos ácidos, álicos, distróficos, profundos, pobres em nutrientes e arenosos, principalmente os do tipo Latossolo (Marimon-Junior et al. 2019).

Analisamos dados coletados no Cerrado, apenas em fitofisionomias savânicas, e consideramos neste estudo o Cerrado sentido restrito e suas subdivisões fisionômicas (cerrado denso, cerrado típico, cerrado ralo e cerrado rupestre, *sensu* Ribeiro e Walter 2008), a partir de 222 parcelas de inventário, distribuídas de forma heterogênea dentro do Cerrado (Fig. 1, MS-5), compilamos dados de abundância de espécies arbóreas com diâmetros à altura de 30 cm do solo (DAS30) > 5 cm para caracterizar a dominância e raridade das espécies que caracterizam o Cerrado sentido restrito considerado por Ratter et al. (1997) a “true Cerrado vegetation”.

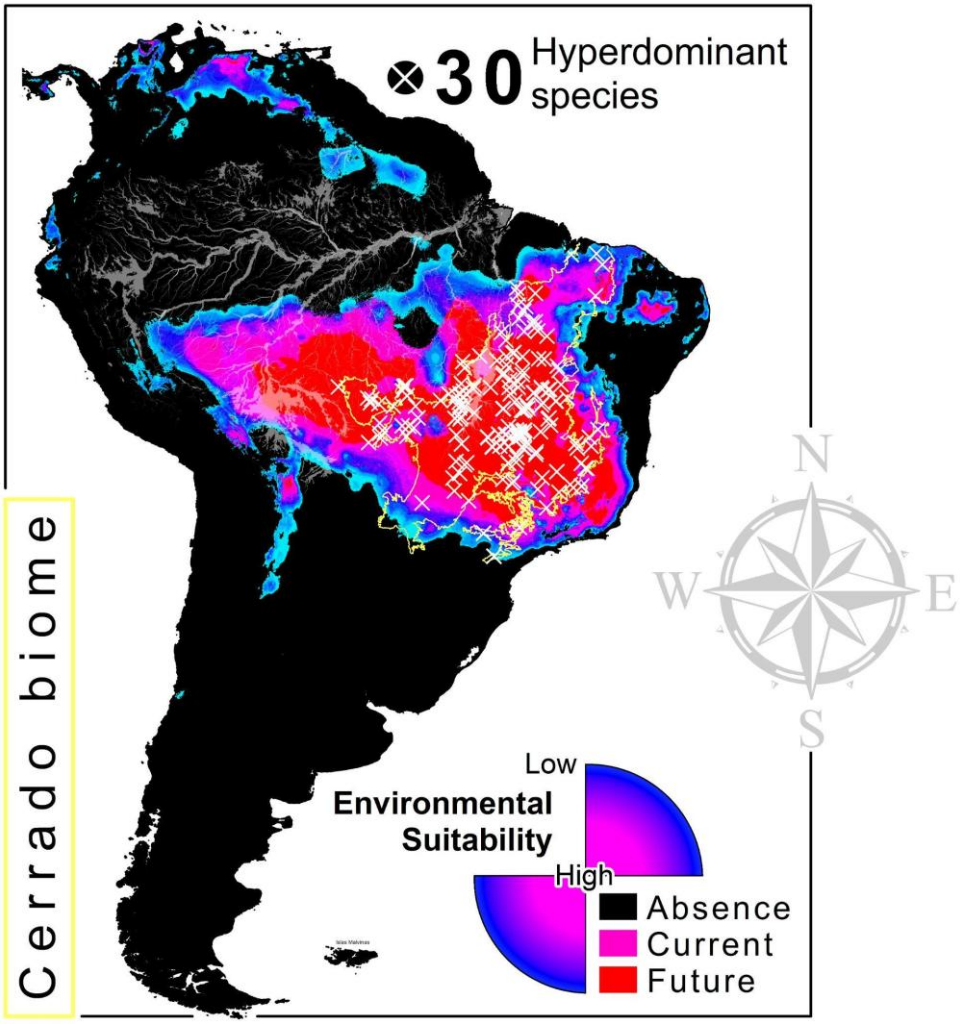


Fig. 1. O Cerrado na América do Sul. Predições binárias de presença no presente (cor rosa) e no futuro (cor vermelha) e predições contínuas de adequabilidade ambiental [gradiente do azul (menor) ao vermelho (maior)] dos ecossistemas de savanas na América do Sul e dentro do Cerrado construídas com os registros de ocorrência das 30 espécies hiperdominantes aqui registradas para o Bioma.

Com algumas variações, o primeiro capítulo representa, parcialmente, uma réplica da metodologia aplicada por ter Steege et al. (2013) para a Amazônia. Dividimos os quase 2

milhões de km2 do Cerrado em células de 0,5° (DGCs) e aplicamos um modelo de regressão local usando apenas dados de ocorrência geográfica. Estimamos o número total de árvores (DAS30 ≥5 cm) para o Cerrado a partir de um modelo de regressão local usando a densidade de árvores (indivíduos ha-1) registrada nas 222 parcelas, definindo a latitude/longitude como variáveis independentes (ver ter Steege et al. 2013). Para estimar a abundância total de espécies arbóreas no Cerrado, aplicamos um segundo modelo similar complementado com um exercício de iniciação (*bootstrapping exercise*). Convertemos as abundâncias de todas as espécies em abundâncias relativas para cada parcela e geramos um modelo de regressão local com a interação entre latitude e longitude como variáveis independentes (ter Steege et al. 2013). Calculamos o tamanho total da população de cada espécie multiplicando sua abundância relativa em cada DGC pelo número total de indivíduos por DGC e, em seguida, somando esses produtos para todas as 222 parcelas. Analisamos a dominância em escala regional dividindo o Cerrado em oito distritos biogeográficos (DB) sugeridos por Françoso et al. (2020) e criamos uma distribuição de abundância classificada (RAD) para cada DB. Consideramos espécies hiperdominantes aquelas que reportaram valores iguais ou superiores a 50% ou mais da RAD. Complementamos estes modelos com modelos de distribuição de espécies (MDEs) aplicados exclusivamente com os registros de ocorrência reportados para *Hirtella ciliata*. Para o primeiro capítulo também extraímos da plataforma MAPBIOMAS variáveis de uso da terra e aplicamos regressões lineares simples para determinar os efeitos regionais do desmatamento e do fogo nos dados de riqueza de espécies, abundância e RAD para as espécies de árvores avaliadas.

Para o segundo capítulo selecionamos as 30 espécies hiperdominantes do Cerrado como espécies indicadoras, individualmente e também considerando todas como uma "única espécie", para identificar condições de habitat, mudanças ambientais e respostas espaço-temporais de ocorrência. Para identificar a adequabilidade ambiental das espécies aplicamos MDEs com a abordagem de ensamblagem combinando os algoritmos MaxEnt, Support Vector Machine e Random Forest. Para o cenário atual utilizamos 19 variáveis ambientais da plataforma WorldClim e para o cenário futuro utilizamos modelos de circulação global. Incorporamos todas as VAs com resolução espacial de ~5 km e com extensão espacial sul-americana. Aplicamos a análise de componentes principais (PCA) para diminuir a colinearidade das VAs, projetamos os coeficientes lineares do cenário presente no cenário futuro e usamos os primeiros oito eixos do PCA. Cortamos as matrizes de adequabilidade ambiental e criamos as predições binárias finais seguindo o consenso da média ponderada. Avaliamos as predições utilizando as métricas *true skill statistic metric* (TSS), a área abaixo da curva *receiver operating characteristic* (ROC-AUC) e o índice de Jaccard.

Avaliamos o estado de conservação das 30 espécies hiperdominantes, tanto dos registros de ocorrência conhecidos como das predições de adequabilidade ambiental estimadas pelos nossos MDEs. Para isso, sobrepusemos tanto os registros de ocorrência/abundância quanto as predições binárias de adequabilidade ambiental das 30 espécies hiperdominantes com as áreas protegidas (APs) e terras indígenas (TIs) do Brasil e do Cerrado.

As perguntas que representam o eixo desta investigação são: Quantas espécies possui o Cerrado? Qual é a espécie e família mais comum? Quais são os limites ambientais do Cerrado e dos ecossistemas de savana na América do Sul? Qual é o estado atual de conservação dessas espécies? e, os nichos ambientais serão contemplados diante das mudanças climáticas futuras? Neste sentido, no primeiro capítulo o objetivo foi identificar a riqueza de espécies e a abundância de indivíduos do Cerrado sentido restrito. Para o segundo capítulo os objetivos foram: 1) calcular e validar se os nichos realizados das espécies hiperdominantes do Cerrado (EHC), estimados a partir de MDEs, poderiam atuar como proxies na caracterização das savanas sul-americanas; 2) avaliar os efeitos das mudanças climáticas nos padrões futuros de distribuição espacial das EHC e, 3) determinar o estado de conservação atual das 30 EHCs.

2. Referências bibliográficas

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JDM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift, 22(6), 711-728. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Bueno ML, Dexter KG, Pennington RT, Pontara V, Neves DM, Ratter JA, de Oliveira-Filho AT (2018) The environmental triangle of the Cerrado Domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. Journal of Ecology, 106(5), 2109-2120. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12969

Colman CB, Guerra A, de Oliveira Roque F, Rosa IM, de Oliveira PTS (2022) Identifying priority regions and territorial planning strategies for conserving native vegetation in the Cerrado (Brazil) under different scenarios of land use changes. Science of the Total Environment, 807, 150998. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150998

Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB et al (2018) Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. Global Ecology and Biogeography, 27(3):285–297. https://doi.org/10.1111/geb.12694

Deutsch S, Fletcher R (2022) The ‘Bolsonaro bridge’: Violence, visibility, and the 2019 Amazon fires. Environmental Science & Policy, 132, 60-68. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2022.02.012

Françoso RD, Dexter KG, Machado RB, Pennington RT, Pinto JR, Brandao RA, Ratter JA (2020) Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. Biodiversity and Conservation, 29(5), 1477-1500. https://doi.org/10.1007/s10531-019-01819-3

Marimon-Junior BH, Hay JDV, Oliveras I (2019) Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. Plant Soil 450:65–79. https://doi.org/10.1007/s11104-019-04257-w

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotsposts for conservation priorities. Nature, 403, 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of botany, 80(3), 223-230. https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469

ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Silman MR (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora. Science, 342(6156). https://doi.org/10.1126/science.1243092

Capítulo 1 – Hiperdominância de árvores no Bioma Cerrado - Hyperdominance of trees in the Cerrado biome

A ser submetido par a revista: Science

HIGHLIGHTS

- O Cerrado apresenta hiperdominância arbórea: 30 espécies com abundâncias maiores que 50% de todas as árvores.
- As 585 espécies de árvores identificadas representam 36% das 1605 espécies que estimamos para o Cerrado, indicando que ainda faltam identificar e descrever 1020 espécies.
- Estimamos que o Cerrado contém 1605 espécies arbóreas.
- Comparativamente, Steege et al. (2013) registraram 5,8% de hiperdominância para a Amazônia (272 espécies de um total de 4962), e esse valor foi de 5,1% para o Cerrado (30 espécies de um total de 585).
- A espécie com maior dominância no Cerrado é *Qualea parviflora*.
- Apenas 37% das espécies hiperdominantes do Cerrado estão contidas em Áreas Protegidas e 1% em Terras Indígenas.

Resumo de uma sentença: O Cerrado é a maior savana neotropical, definido por clima sazonal, fogo e ação antrópica, fazendo limite com quatro biomas adjacentes. A partir de 222 parcelas, caracterizamos a abundância, raridade e riqueza de espécies arbóreas do Cerrado sentido restrito (denso, típico, ralo e rupestre). Das 585 espécies arbóreas registradas no Cerrado sentido restrito, 17% são raras e apenas 5% são hiperdominantes (abundâncias >50%), e estimamos que 36% das espécies arbóreas do Cerrado sentido restrito já foram identificadas e ainda 1020 espécies novas poderiam ser descobertas. Apenas 37% das espécies hiperdominantes (37879 ind.) estão em áreas protegidas e 1% (1176 ind.) em terras indígenas. O Cerrado sentido restrito é representado por espécies arbóreas adaptadas às mudanças climáticas, porém, a maior ameaça à biodiversidade não é climática e sim de mau uso da terra.

Resumo

O Cerrado é a maior savana neotropical, o segundo maior bioma da América do Sul e enfrenta graves ameaças à biodiversidade devido ao mau uso do solo, além de muitas lacunas no conhecimento sobre a abundância e dinâmica populacional de espécies arbóreas. Para reduzir este déficit de conhecimento, compilamos e padronizamos registros de ocorrência de 219850 árvores distribuídas em 585 espécies e registradas em 222 parcelas de inventário da vegetação

que caracterizam o Cerrado sentido restrito. Dividimos a área total do Cerrado (~2 milhões de km2) em grades de 0,5º para estimar a densidade média de árvores dentro de cada grade através de um modelo de regressão local configurado com dados de ocorrência. Aplicamos um segundo modelo semelhante, complementado por um exercício de inicialização, para estimar os tamanhos populacionais das 585 espécies aqui identificadas. Para estimar o número total de espécies arbóreas, ajustamos os intervalos médios de abundância usando a distribuição logarítmica da série de Fisher. Para avaliar o estado de conservação atual das espécies hiperdominantes, sobrepusemos os registros de ocorrência com as áreas protegidas e terras indígenas do Cerrado. Encontramos 30 espécies (103452 indivíduos) hiperdominantes (>50% abundância) e 100 espécies (133 ind.) raras (≤ 2 registros de ocorrência). A espécie com maior dominância foi *Qualea parviflora* (7,2%; 15752 ind.) e a segunda, *Qualea grandiflora* (3,9%; 8759 ind.). As famílias com maiores dominâncias foram Vochysiaceae (37261 ind. e 21 esp.), Fabaceae (35393 ind. e 96 esp.), Malpighiaceae (12791 ind. e 22 esp.), Myrtaceae (11903 ind. e 63 esp.) e Dilleniaceae (11036 ind. e 3 esp.). Estimamos que o Cerrado contém 1605 espécies arbóreas. Apesar de observarmos um padrão núcleo-periférico na distribuição espacial das 30 espécies hiperdominantes, registramos seletividade de habitat e dominância espacial das espécies. Apenas 37% das espécies hiperdominantes estão em áreas protegidas e 1% em terras indígenas. De todas as espécies do Cerrado sentido restrito, 30 são hiperdominantes, representam 5,1% de todas as espécies e podem ser a chave para a arquitetura e persistência espaço-temporal do Bioma.

Palavras-chave: Hiperdominância, Cerrado, árvores, savana, neotropical, abundância.

Capítulo 1 – Hiperdominância de árvores no Bioma Cerrado - Hyperdominance of trees in the Cerrado biome

Abstract

The Cerrado is the largest neotropical savannah, the second largest biome in South America and faces severe threats to biodiversity due to poor land use, in addition to many gaps in knowledge about the abundance and population dynamics of tree species. To reduce this knowledge deficit, we compiled and standardized occurrence records of 219850 trees distributed in 585 species and recorded in 222 vegetation inventory plots that characterize the Cerrado stricto sensu. We divided the total area of the Cerrado (~2 million km2) into 0.5º grids to estimate the average tree density within each grid using a local regression model configured with occurrence data. We applied a second similar model, supplemented by a boot exercise, to estimate the population sizes of the 585 species identified here. To estimate the total number of tree species, we fit the mean abundance intervals using the log Fisher series distribution. In order to assess the current conservation status of the hyperdominant species, we overlapped the occurrence records with the protected areas and indigenous lands of the Cerrado. We found 30 species (103452 individuals) hyperdominant (>50% abundance) and 100 species (133 ind.) rare (≤ 2 occurrence records). The most dominant species was *Qualea parviflora* (7.2%; 15752 ind.) and the second, *Qualea grandiflora* (3.9%; 8759 ind.). The families with the highest dominance were Vochysiaceae (37261 ind. and 21 sp.), Fabaceae (35393 ind. and 96 sp.), Malpighiaceae (12791 ind. and 22 sp.), Myrtaceae (11903 ind. and 63 sp.) and Dillenicaceae (11036 ind. and 3 sp.). We estimate that the Cerrado contains 1605 tree species. Although we observed a core-peripheral pattern in the spatial distribution of the 30 hyperdominant species, we recorded habitat selectivity and spatial dominance of the species. Only 37% of hyperdominant species are in protected areas and 1% in indigenous lands. Of all Cerrado stricto sensu species, 30 are hyperdominant, represent 5.128% of all species and may be the key to the architecture and space-time persistence of the Biome. and may be the key to the architecture and space-time persistence of the Biome.

Keywords: Hyperdominance, Cerrado, trees, savannah, neotropical, abundance.

1. Introdução

O Cerrado faz divisa com outros quatro biomas sul-americanos megadiversos, estabelecendo diferentes zonas de transição com meandros que se infiltram e sobrepõem espacialmente (Ratter et al. 1973; Marimon et al. 2006; Marques *et al.* 2020; Vourlitis et al. 2022). As fitofisionomias do Cerrado abrigam ~11627 espécies de plantas vasculares, das quais ~4400 são endêmicas (Myers et al. 2000; Oliveira-Filho e Ratter 2002). Apesar de contarmos com estas informações, o Cerrado enfrenta atualmente o déficit Prestoniano; informação limitada sobre a abundância e dinâmica populacional de espécies no espaço-tempo (Hortal et al. 2015). Surgem questões básicas sobre o Cerrado que ainda não foram respondidas; quantas espécies o Cerrado possui? Qual é a espécie mais comum? Como as distribuições individuais definem os limites geográficos do Cerrado? ou, qual é o estado de conservação destas espécies? A falta destas informações limita os avanços de questões importantes como: i) teorias de expansão/retração dos biomas Cerrado (savanização: Silvério et al 2013) e Amazônia (expansão florestal: Passos et al. 2018); ii) o efeito das ações antrópicas no condicionamento da estrutura e composição de espécies (Ratter et al. 1997); iii) as implicações dos eventos de fogo e secas extremas na resiliência, resistência e persistência do Cerrado (Durigan 2021) e, iv) gerenciamento de projetos e ações de conservação do Cerrado (Marques et al. 2020). A partir de 222 parcelas de inventário da vegetação de Cerrado sentido restrito e suas subdivisões fisionômicas (cerrado denso, cerrado típico, cerrado ralo e cerrado rupestre, *sensu* Ribeiro e Walter 2008), distribuídas de forma heterogênea dentro do Cerrado (Fig. 1), compilamos dados de abundância de espécies arbóreas com diâmetros à altura de 30 cm do solo (DAS30) > 5 cm para caracterizar a dominância e raridade das espécies que caracterizam o Cerrado sentido restrito considerado por Ratter et al. (1997) a "true Cerrado vegetation" (Fig. 3). Posteriormente, calculamos a sobreposição dos dados de abundância com as unidades de conservação existentes dentro do Cerrado, considerando tanto as áreas protegidas como as terras indígenas (Fig. 2).

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

Os biomas Cerrado e Amazônia (Fig. 1) representam os maiores biomas da América do Sul e estão segregados/entrelaçados pelo 'arco do desmatamento', criando dissimiles ecótonos e transições meandrosas entre eles e, também, entre outros biomas limitantes (Ratter et al. 1973; Marimon et al. 2006; Marques *et al.* 2020; Vourlitis et al. 2022).

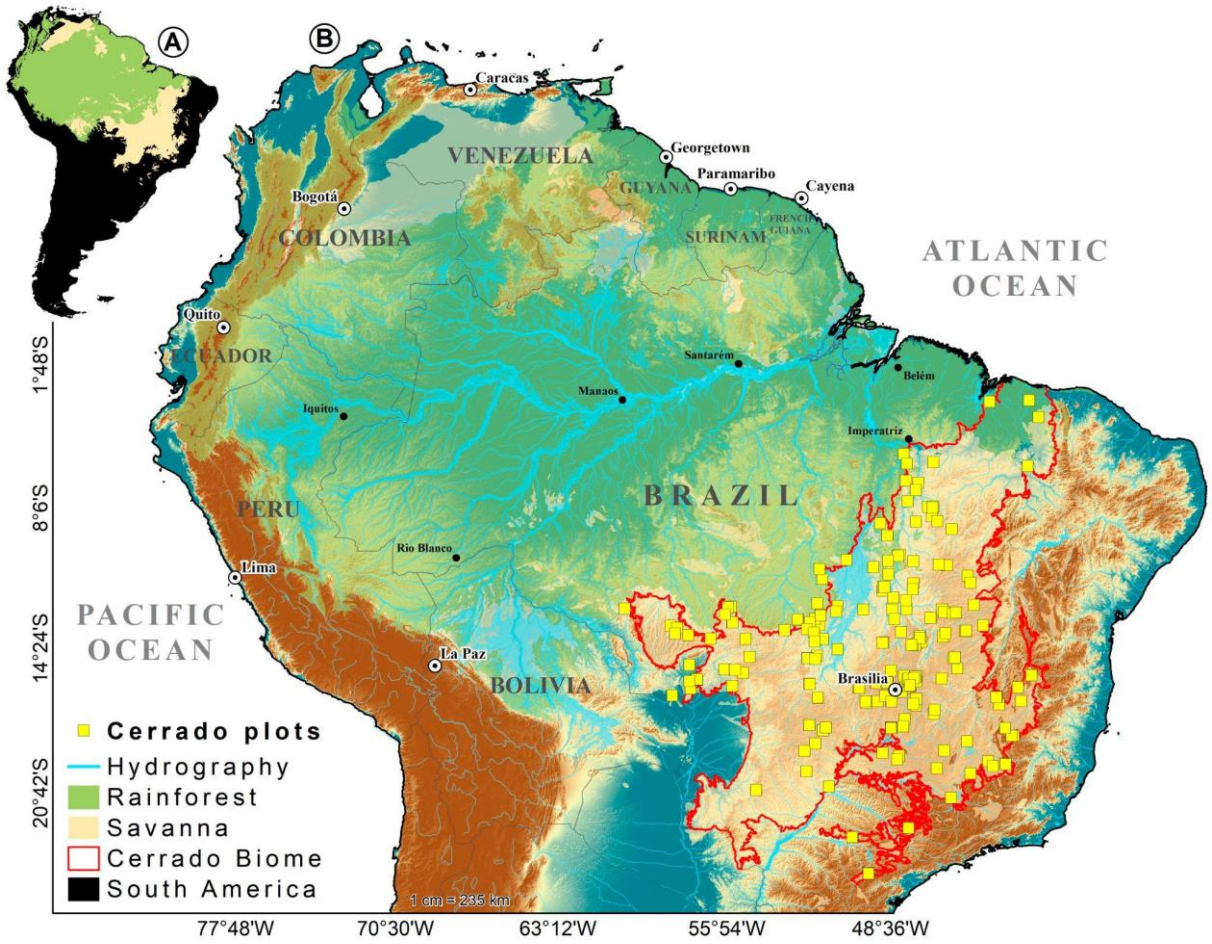


Fig. 1. Distribuição espacial das formações de savana (ocre claro) e floresta (verde) na América do Sul, combinado com o modelo hidrográfico (azul claro) e com o modelo digital de elevação (gradiente do azul ao marrom). As distribuições geográficas das parcelas avaliadas no Bioma Cerrado (vermelho) estão representadas por quadrados amarelos.

Analisamos dados coletados no Cerrado, apenas em fitofisionomias savânicas, e consideramos neste estudo o Cerrado sentido restrito e suas subdivisões fisionômicas (cerrado denso, cerrado típico, cerrado ralo e cerrado rupestre, *sensu* Ribeiro e Walter 2008). O Cerrado cobre 22% da superfície do Brasil, ~1,5 milhões de km^2 representam a área núcleo e ao considerarmos a zona periférica este valor aumenta para ~2 milhões de km^2 totais de extensão geográfica (MMA 2015; Françoso et al. 2020). A extensão latitudinal do Cerrado e seus limites com outros biomas conferem-lhe uma dinâmica climática sazonal, com chuvas de 600 a 800 mm nas proximidades da Caatinga, sendo que na fronteira com a Amazônia a precipitação pluviométrica pode ultrapassar 2000 mm anuais (Alvares *et al.* 2013). O clima do Cerrado, segundo a classificação de Köppen, é do tipo tropical chuvoso (Aw), com variação de tipo subtropical úmido (Cwa) no sul do país em regiões de maiores altitudes e valores médios anuais de temperatura que oscilam entre 18 e 28°C (Alvares *et al.* 2013). A dinâmica e heterogênea configuração ambiental regional somada aos eventos de fogo e às ações antrópicas configuram

dissimiles mosaicos de paisagem com alta biodiversidade associada às fitofisionomias do Cerrado, sustentam elevadas taxas de diversidade e altos níveis de endemismo (>40%, Myers et al. 2000; Oliveira-Filho e Ratter 2002). Em geral, o solo do Cerrado é bem drenado e intemperizado, originário do Período Terciário, principalmente ácido (pH: 4,3 - 6,2), com elevadas concentrações de alumínio, baixa disponibilidade de nutrientes e composto pelos minerais caulinita, goethita e gibbsita, variando regionalmente entre Latossolos, Podzólicos e Argissolos (Reatto et al. 2008; Marimon-Junior *et al.* 2019).

2.2. Coleta de dados

Consideramos parcelas de inventário de vegetação localizadas dentro dos limites geográficos do Cerrado (MAPBIOMAS v.7.0: https://mapbiomas.org), incluindo algumas poucas parcelas dispostas a menos de 50 km dos limites externos do Cerrado (Fig. 1). Incluímos apenas árvores, arvoretas ou arbustos (daqui em diante denominados apenas como árvores) com diâmetros à altura de 30 cm do solo (DAS30) $\geq$ 5 cm, dentro de parcelas não afetadas por enchentes ou variações do lençol freático e que nos permitiriam representar o Cerrado sentido restrito e suas subdivisões fisionômicas (cerrado denso, cerrado típico, cerrado ralo e cerrado rupestre, *sensu* Ribeiro e Walter 2008: https://embrapa.br). Incorporamos parcelas compiladas da literatura e de diferentes laboratórios e centros de pesquisa; este trabalho representa um esforço de colaboração regional sem precedentes para o Cerrado. As parcelas incorporadas têm 1 ha de superfície, e incorporamos também subparcelas que juntas totalizaram um hectare. Para melhorar a representatividade do Cerrado sentido restrito, ampliando a qualidade e a quantidade de dados, complementamos as nossas parcelas com dados de diferentes plataformas virtuais, como a Rede RAINFOR (ForestPlots. net). De um total de 764 documentos obtidos e avaliados, apenas 120 passaram pelos nossos filtros específicos, permitindo-nos obter um total final de 222 parcelas de inventário de vegetação.

Uma vez consolidada a base de dados geral com as 222 parcelas e todas as espécies listadas com os correspondentes valores de abundância, realizamos a edição; 1) eliminamos espécies com erros de identificação e sinonímia, corroborados desde o "Taxonomic Name Resolution Service" (TNRS v3.2: http://tnrs.iplantcollaborative.org); 2) ignoramos variedades e subespécies, todos os indivíduos foram identificados até o nível de espécie; 3) eliminamos espécies domésticas/exóticas, subarbustivas e espécies de lianas; e, 4) eliminamos parcelas com coordenadas geográficas idênticas, porém, com nomenclaturas que diferiam entre as fontes da literatura. O banco de dados final passou por duas revisões, uma individual, na qual cada

colaborador fez suas contribuições e, uma revisão conjunta para estabelecer um imenso banco de dados final.

2.3. Análise de dados

Com algumas variações, esta pesquisa representa, parcialmente, uma réplica da metodologia aplicada por ter Steege *et al.* (2013) para a Amazônia. Para visualizar as distribuições espaciais das abundâncias em cada parcela e os esforços de amostragem registrados para o Cerrado (Fig. 2), aplicamos uma análise de densidade de kernel (Kernel Density Estimation – KDE: Silverman 2018). Para estimar a densidade média de árvores dividimos os 2 milhões de km2 do Cerrado em células de 0,5° (DGCs) e aplicamos um modelo de regressão local usando apenas dados de ocorrência geográfica. Estimamos o número total de árvores (DAS30 ≥5 cm) para o Cerrado a partir de um modelo de regressão local usando a densidade de árvores (indivíduos ha-1) registrada nas 222 parcelas aqui analisadas, definindo a latitude/longitude como variáveis independentes (ver ter Steege *et al.* 2013). Definimos um lapso de 0,5 para suavizar a média e, em seguida, aplicamos o modelo para cada DGC. Para evitar pesos diferentes dependentes da autocorrelação espacial (SAC), calculamos o número total de árvores em cada DGC (N_{DGC}) multiplicando o N_{DGC} por 302 ha (área de cada DGC próxima ao Equador).

Para estimar a abundância total de espécies arbóreas no Cerrado sentido restrito, aplicamos um segundo modelo similar baseado nas 585 espécies identificadas, complementado com um exercício de iniciação (*bootstrapping exercise*) ajustando os intervalos médios de abundância à distribuição da série logarítmica de Fisher (MS-1). Nesse sentido, convertemos as abundâncias de todas as espécies em abundâncias relativas para cada parcela: $RA_i = n_i/N$, onde *ni* = número de indivíduos para a espécie *i*, e *N* = número total de árvores. Para cada uma das 585 espécies geramos um modelo de regressão RA_i local com a interação entre latitude e longitude como variáveis independentes e um lapso de 0,5 (ver ter Steege *et al.* 2013). As abundâncias relativas previstas pelos modelos de regressão local (em cada DGC) permitiram a representação das variações espaciais de cada espécie no Cerrado (MS-2). Calculamos o tamanho total da população de cada espécie multiplicando sua abundância relativa em cada DGC pelo número total de indivíduos por DGC e, em seguida, somando esses produtos para todas as 222 parcelas.

Analisamos a dominância em escala regional dividindo o Cerrado em oito distritos biogeográficos (DB) (Fig. 3A), sugeridos por Françoso *et al.* (2020) e criamos uma distribuição de abundância classificada (RAD) para cada DB. Adicionamos os tamanhos populacionais em

cada DGC onde a espécie foi registrada (MS-2). Consideramos espécies hiperdominantes aquelas que reportaram valores iguais ou superiores a 50% ou mais da RAD. Como parametrizamos o modelo de regressão local com os dados geográficos das parcelas e das abundâncias associadas, complementamos esses resultados com modelos de distribuição de espécies (MDEs) que combinam preditores ambientais com registros de presença (Elith e Leathwick 2009). Modelos construídos com preditores de latitude e longitude geram predições conservadoras que reduzem superestimações (erros tipo I, ter Steege *et al.* 2013). No nosso caso, usamos um intervalo de 0,2 para evitar superestimação para áreas sem presença conhecida. Aplicamos a abordagem de ensamblagem que equilibra os erros tipo I e tipo II combinando os algoritmos MaxEnt (ME), Support Vector Machine (SVM) e Random Forest (RF) para calcular os limites máximos e mínimos de adequação ambiental, melhorando a aproximação ao nicho realizado das espécies (Grenouillet *et al.* 2011). Aplicamos os MDEs a partir de dados somente de presença de *Hirtella ciliata* (OCCs: 29; RA: 0.08; RAD: 29). Para o cenário atual utilizamos 19 variáveis ambientais (VAs) da plataforma WorldClim (https://www.worldclim.org) e para o cenário futuro utilizamos os modelos de circulação global CCSM4, MPI-ESM-P e MIROC-ESM (Representative Carbon Pathway = 8,5). Incorporamos todas as VAs com resolução espacial de ~5 km (no Equador) e com extensão espacial sul-americana. Aplicamos a análise de componentes principais (PCA) para diminuir a colinearidade das VAs (De Marco e Nóbrega 2018; de Andrade *et al.* 2020), projetamos os coeficientes lineares do cenário presente no cenário futuro e usamos os primeiros oito eixos do PCA (95% da variação). Cortamos as matrizes de adequabilidade ambiental a partir do limiar de treinamento de presença mais baixo (LPT: Liu *et al.* 2005) e criamos as predições binárias finais seguindo o consenso da média ponderada. Avaliamos as predições utilizando as métricas *true skill statistic metric* (TSS), a área abaixo da curva *receiver operating characteristic* (ROC-AUC) e o índice de Jaccard (Allouche *et al.* 2006). As três métricas variam de 0 a 1, com valores próximos a 1 mostrando perfeita correspondência entre as ocorrências conhecidas da espécie e sua distribuição modelada (Allouche *et al.* 2006). Configuramos, executamos e avaliamos todos os algoritmos seguindo Alvarez *et al.* (2021). Todas as análises foram realizadas a partir do software R (R Development Core Team 2020: http://R-project.org) e as análises espaciais e estatísticas foram complementadas a partir do software QGIS versão 3.26.3 (QGIS.org 2020).

Avaliamos o estado de conservação de 130 espécies do Cerrado sentido restrito, sendo 30 hiperdominantes (Tab. 1, Fig. 2A1) e 100 espécies raras (Fig. 2A2). Sobrepusemos os valores de presença e abundância das espécies em terras indígenas (TIs) e áreas protegidas [APs: Áreas de Proteção Ambiental (APA), Parque Estadual (PE), Parque Nacional (PN),

Estação Ecológica (EE) e Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS)] (Fig. 2A, Tab. 1). Extraímos desde a plataforma MAPBIOMAS v.7.0 (https://mapbiomas.org) variáveis de uso da terra e aplicamos regressões lineares simples para determinar os efeitos regionais do desmatamento (ano 2019) e do fogo (ano 2020) nos dados de riqueza de espécies, abundância e RAD para as espécies de árvores avaliadas (Tab. 1, MS-4).

3. Resultados

A distribuição de abundância classificada (RAD) sugeriu que apenas 30 espécies (2%), das 1605 espécies estimadas, representam a metade de todas as árvores do Cerrado sentido restrito no Bioma. Consideramos essas espécies como hiperdominantes e estimamos para elas populações de árvores de 5,84E+08 (Tab. 1). Das 438 UCs (321 APs e 117 TIs) do Brasil, 29 APs (13,6%) e três TIs (12,1%) aportam à conservação da riqueza do Cerrado sentido restrito do Bioma. Enquanto que as 30 espécies hiperdominantes do Cerrado sentido restrito apresentam 64,7% de sobreposição com APs e 67,7% com TIs (MS-5).

Tab. 1. Descrição das populações das 30 espécies predominantes do Cerrado. Tamanhos populacionais médios estimados das 30 espécies de árvores mais abundantes do Cerrado sentido restrito com os correspondentes dados empíricos de abundância e frequência para realizar as estimativas. Acompanham os valores percentuais da ocorrência por parcela e da sobreposição das árvores com as terras indígenas (TIs) e áreas protegidas (APs) e a classificação do estado de conservação segundo a "International Union for Conservation of Nature" (IUCN).

Espécies hiperdominantes	População média estimada (1985)	População média estimada (2020)	N indivíduos	% de ocorrência nas parcelas	TIs (ind - %)	APs (ind - %)	Classificação IUCN
Qualea parviflora	5.23E+14	4.07E+14	15752	89,2	300 - 1,91	5032 - 31,94	NA
Qualea grandiflora	3.34E+14	2.74E+14	8759	90,1	70 - 0,81	2786 - 31,80	LC
Ouratea hexasperma	1.11E+14	8.78E+14	6076	60,4	7 - 0,11	3580 - 58,92	NA
Davilla elliptica	1.32E+14	9.39E+14	5728	60,8	148 - 2,58	1913 - 33,39	NA
Curatella americana	2.48E+14	1.92E+14	5197	53,2	35 - 0,67	955 - 18,37	LC
Pouteria ramiflora	1.72E+14	1.41E+14	4447	76,6	60 - 1,35	1853 - 41,66	LC
Kielmeyera coriacea	9.25E+14	7.19E+14	4218	69,4	13 - 0,31	2517 - 59,67	NA
Tachigali vulgaris	1.51E+14	1.23E+14	3787	59,9	56 - 1,48	1293 - 34,14	LC
Byrsonima pachyphylla	1.01E+14	7.75E+14	3654	54,1	1 - 0,03	1046 - 28,62	LC
Byrsonima coccolobifolia	1.03E+14	8.06E+14	3572	81,5	28 - 0,78	1671 - 46,78	LC
Roupala montana	6.00E+14	4.31E+14	3131	71,6	34 - 1,08	1098 - 35,06	LC
Dalbergia miscolobium	4.49E+14	3.52E+13	2944	48,2	7 - 0,24	1802 - 61,20	NA

Caryocar brasiliense	6.26E+14	4.78E+14	2790	63,5	38 - 1,36	1306 - 46,81	LC
Aspidosperma tomentosum	5.16E+14	3.96E+14	2689	61,7	19 - 0,71	1378 - 51,2	LC
Erythroxylum suberosum	4.42E+14	3.33E+14	2597	55.00	8 - 0,31	1094 - 42,12	LC
Lafoensia pacari	8.26E+14	6.45E+14	2560	74,3	37 - 1,44	731 - 28,55	LC
Hymenaea stigonocarpa	7.86E+14	6.30E+14	2486	76,6	14 - 0,56	1125 - 45,25	LC
Connarus suberosus	7.15E+14	5.66E+14	2334	74,3	27 - 1,16	814 - 34,87	LC
Qualea multiflora	5.56E+14	4.09E+14	2278	60,8	54 - 2,37	832 - 36,52	LC
Vatairea macrocarpa	8.49E+14	6.78E+14	2207	63,5	53 - 2,4	329 - 14,90	LC
Xylopia aromatica	5.73E+14	4.12E+13	2103	51,8	16 - 0,76	801 - 38,08	LC
Eugenia dysenterica	7.16E+14	5.84E+14	1948	44,6	5 - 0,26	518 - 26,59	LC
Stryphnodendron adstringens	2.89E+14	2.29E+14	1915	51,8	9 - 0,47	1362 - 71,12	NA
Salvertia convallariodora	8.72E+14	6.92E+14	1862	59,5	57 - 3,06	270 - 14,50	LC
Bowdichia virgilioides	6.42E+13	4.93E+14	1835	75,2	51 - 2,78	508 - 27,68	LC
Plathymenia reticulata	7.19E+14	6.30E+14	1599	56,8	21 - 1,31	449 - 28,08	LC
Astronium fraxinifolium	4.67E+13	3.52E+14	1297	41.00	0 - 0	189 - 14,57	NA
Byrsonima crassifolia	7.19E+14	6.15E+14	1263	32.00	5 - 0,39	232 - 18,36	LC

Hirtella ciliata	1.15E+14	9.89E+14	1242	13,1	0 - 0	300 - 24,15	LC
Terminalia argentea	5.01E+14	3.47E+14	1182	34,2	3 - 0,25	95 - 8,03	LC

3.1. Identificação e dimensões da hiperdominância do Cerrado

Nas 222 parcelas avaliadas, identificamos 585 espécies, 76 famílias e 219850 indivíduos. As famílias com maiores dominâncias foram Vochysiaceae (37261 indivíduos e 21 espécies), Fabaceae (35393 e 96), Malpighiaceae (12791 e 22), Myrtaceae (11903 e 63), Dilleniaceae (11036 e 3) e, Ochnaceae (7280 e 6) (MS-6). Estas seis famílias conseguem conter mais do 50% de todas as árvores do Cerrado sentido restrito e só Fabaceae, segunda em número de indivíduos, contém a maior riqueza de espécies (16,4%, MS-6). As famílias identificadas com apenas um indivíduo e uma espécie foram Cunoniaceae, Lacistemataceae e Thymelaeaceae.

A distribuição de abundância classificada (RAD) permitiu estimar os tamanhos populacionais (Tab. 1, Fig. 2B) e esses resultados representam as estimativas mais precisas, até o momento, do número de espécies e abundância de árvores no Cerrado sentido restrito. Assumindo que nossas estimativas de tamanho populacional estão corretas (Tab. 1, Fig. 2B) e que o modelo log-series de Fisher se ajusta aos nossos dados de entrada, estimamos um total de 1605 espécies de árvores, das quais 1020 ainda não foram descobertas e identificadas (Fig. 2B). A partir da RAD identificamos que apenas 30 espécies (5,1% de todas as espécies e 47% de todos os indivíduos) representam metade de todas as árvores de Cerrado sentido restrito do Bioma (RAD >50%) e, seguindo ter Steege *et al.* (2013), identificamos essas espécies como sendo hiperdominantes (Tab. 1, Fig. 2B).

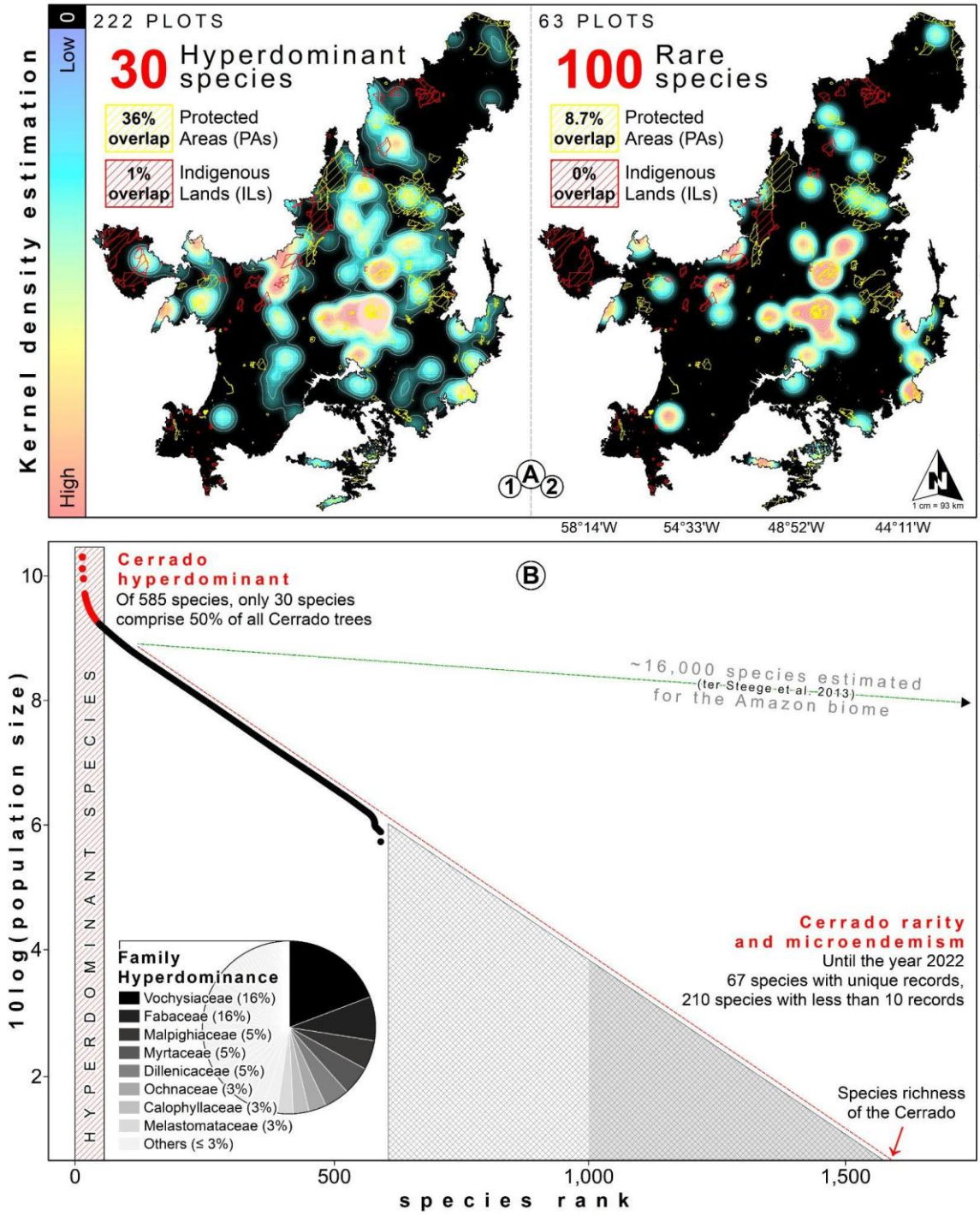


Fig. 2. Densidades, abundâncias classificadas e conservação das espécies hiperdominantes e raras. Distribuição espacial de espécies hiperdominantes (A1) e raras (A2) baseada nas estimativas de densidade de Kernel [gradiente de azul (menor densidade) a vermelho (maior densidade)]. Em amarelo estão as áreas protegidas (APs) e em vermelho as terras indígenas (TIs), com os valores de sobreposição espacial com as abundâncias. Complementado com o diagrama de amplitude de abundância para as 585 espécies arbóreas registradas para o Cerrado sentido restrito (B). As linhas descontínuas representam as estimativas de riqueza de espécies para o Cerrado (vermelho) e para a Amazônia (verde; segundo ter Steege *et al.* 2013).

O gênero *Qualea* teve os maiores valores de dominância e representa duas das 30 espécies mais comuns do Cerrado sentido restrito (Tab. 1). A espécie mais comum e hiperdominante é *Qualea parviflora* (15752 indivíduos) que apresentou quase o dobro de indivíduos em relação à segunda (*Qualea grandiflora*, 8759 ind.). De fato, *Q. parviflora* representa 7,2% de todas as árvores de Cerrado sentido restrito (Tab. 1). No entanto, o Cerrado sentido restrito apresenta maior raridade do que hiperdominância, com 371 espécies (63,4% do total) com menos de 100 registros de ocorrência nas 222 parcelas avaliadas. A maior raridade foi representada por 100 espécies, com apenas um ou dois registros (17,1% de todas as espécies), enquanto 67 espécies apresentaram registros únicos (11,4% de todas as espécies e 0,03% de todas as árvores).

3.2. Padrões espaciais de hiperdominância e raridade

Identificamos um padrão geral de distribuição espacial do tipo núcleo-periferia para as 30 espécies arbóreas hiperdominantes de Cerrado sentido restrito (Fig. 2A). Os núcleos principais estão associados ou próximos a acidentes topográficos do Cerrado, como a Chapada do Rio São Francisco (regiões CE e SE), Serra do Roncador (CW), Planalto Central Brasileiro (CE), Planalto Alto Rio Parnaíba (N e NE), Serras e Patamares dos rios Tocantins e Araguaia (NW), Chapada e Planalto dos Parecis (SW) e ao Planalto do Rio Paraná, na região sul (Fig. 3). Neste padrão núcleo-periferia são adicionados os padrões espaciais individuais de espécies seletivas ou especialistas de habitat. Por exemplo, registramos casos extremos de ocorrência ao sul do Cerrado para *Qualea parviflora*, *Byrsonima coccolobifolia* e *Terminalia argentea* (MS-2). Outras espécies apresentaram seletividade para a região norte, como *Qualea grandiflora*, *Vatairea macrocarpa*, *Plathymenia reticulata* e *Byrsonima crassifolia* (MS-2). Espécies generalistas, com habitats amplamente distribuídos e hiperdominantes em todo o Cerrado são *Curatella americana*, *Salvertia convallariodora* e *Bowdichia virgilioides* (MS-2).

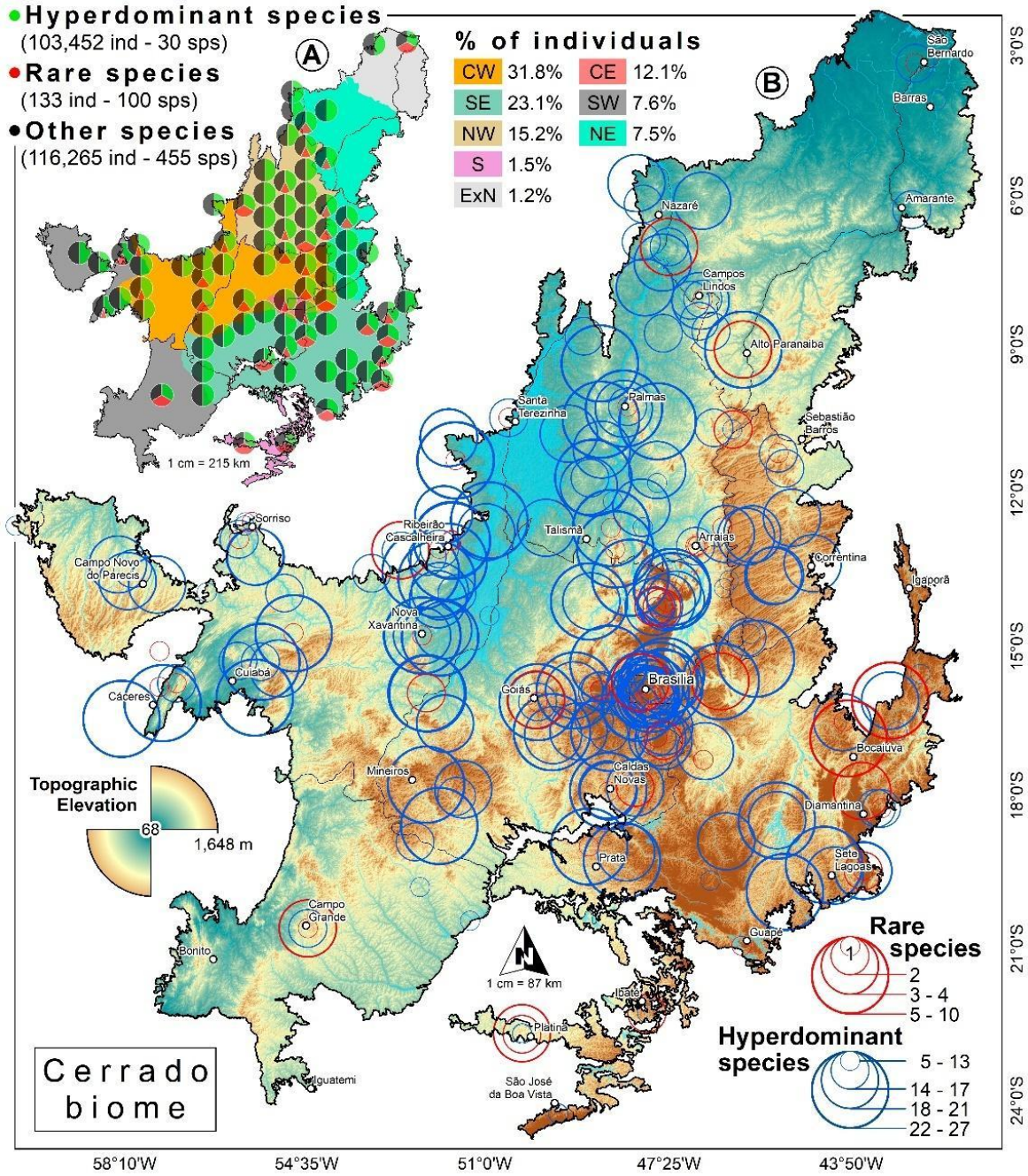


Fig. 3. Proporções espaciais de espécies e abundâncias de árvores do Cerrado sentido restrito. A) Distribuição espacial das proporções de espécies arbóreas [(hiperdominantes (verde), raras (vermelho) e outras espécies (preto)] dentro das áreas geográficas do Cerrado e as porcentagens de indivíduos registrados para cada região; B) Modelo digital de elevação e distribuição espacial das abundâncias relativas das espécies de árvores hiperdominantes (círculos azuis) e raras (círculos vermelhos) do Cerrado sentido restrito. As regiões representadas são centro-oeste (CW), centro-leste (CE), nordeste (NE), noroeste (NW), extremo norte (ExN), sul (S), sudeste (SE) e sudoeste (SW), propostas por Françoso *et al.* (2016, 2020).

Semelhante ao que foi observado na Amazônia (ter Steege *et al.* 2013), as faixas de distribuição das espécies hiperdominantes são mais amplas do que para os outros táxons

(Fig. 3A e Fig. 3B). Os maiores números de indivíduos e espécies foram registrados nos DB propostos por Françoso et al. (2020) do centro-oeste (CW 30501; 14%), sudeste (SE 25988; 12%) e noroeste (NW 12011; 5,5%) (Fig. 3A), enquanto o maior número de espécies raras foi registrado nas regiões CW (36 espécies) e SE (17). Verificamos que nos ~2 milhões km^2 ocupados pelo Cerrado, apenas 30 espécies de árvores dominam e representam 580 mil km^2 de Cerrado sentido restrito (29%) para o ano 2020 Além de representarem um número baixo, essas espécies apresentam seletividade de habitat e são dominantes em determinados DB do Cerrado, com 100% de presença em pelo menos dois dos distritos propostos por Françoso et al. (2020). De fato, a regionalização da hiperdominância do Cerrado sentido restrito está centralizada nos distritos CW, SE e NW, com dominância de *Qualea parviflora* em seis dos oitos DBs (13291 ind.), enquanto *Ouratea hexasperma* (3081 ind.) foi dominante na região SE e *Stryphnodendron adstringens* (390 ind.) na região sul.

O modelo de distribuição de espécies (MDEs), de *Hirtella ciliata*, apresentou, em média, elevado desempenho para todos os algoritmos aplicados [AUC (0,9 ± 0,002; média ± desvio padrão), TSS (0,9 ± 0,01) e Jaccard (0,9 ± 0,01)] e correspondência espacial com as predições obtidas a partir do RAD (Fig. 4). Ambos os modelos se complementam, aumentando a capacidade de identificar e descrever o nicho realizado da espécie, o qual sobrepõe as distribuições de abundâncias (Fig. 4A) com as distribuições de adequação ambiental obtidas de variáveis ambientais (Fig. 4B). Isto permitiu não só sabermos onde as espécies têm maior probabilidade de ocorrência, mas também a densidade de indivíduos associada a cada predição.

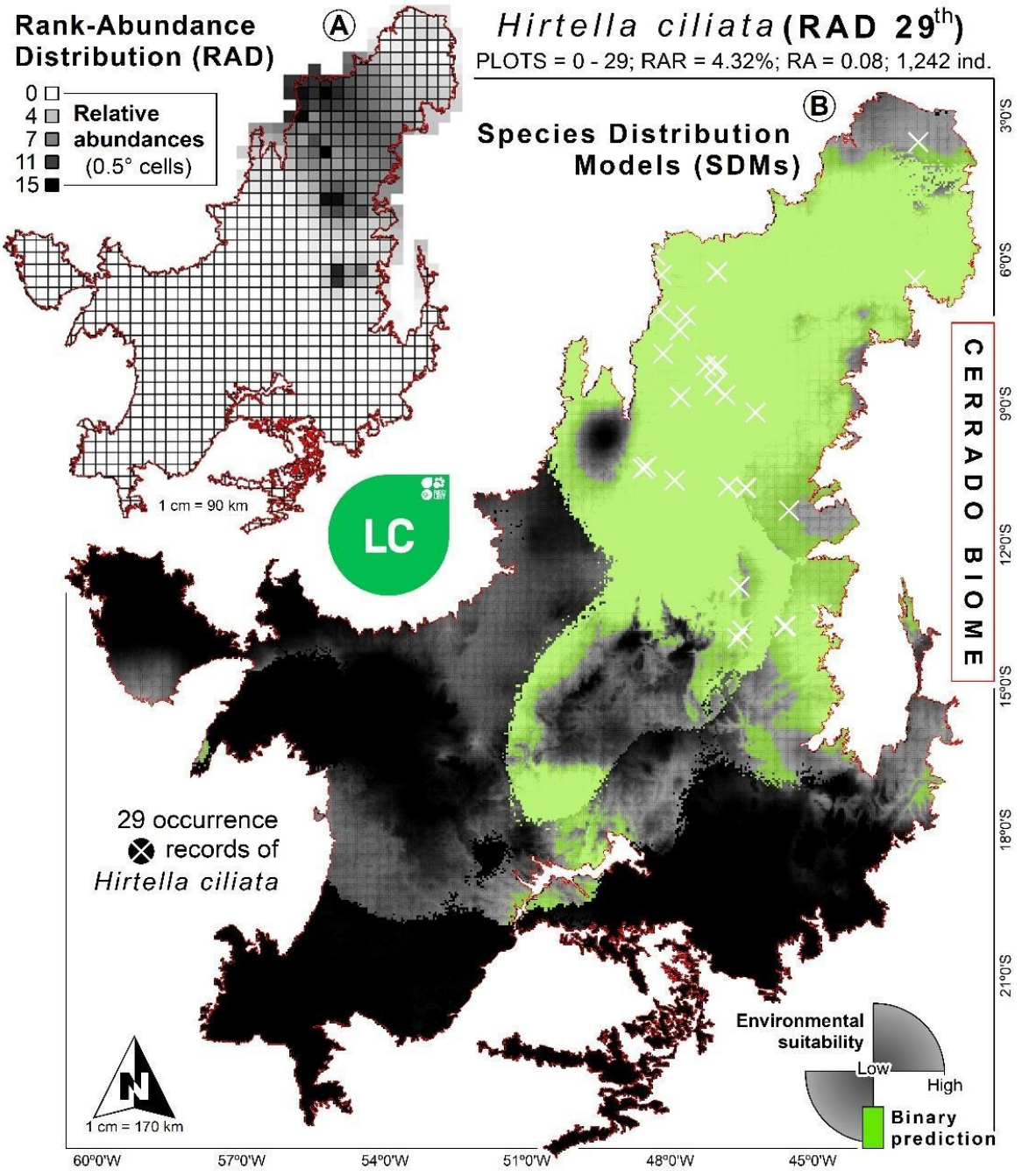


Fig. 4. Modelos de distribuição espacial e de abundâncias classificadas de uma espécie hiperdominante. A) Gradiente de distribuição de abundâncias classificadas (RAD) para células de 0.5º (menores valores de RAD em branco) dentro do Cerrado (vermelho); B) Modelo de distribuição de espécies (MDEs) com os valores de adequação ambiental [gradiente de branco (alto) para preto (baixo)] e a predição binária (verde) da espécie *Hirtella ciliata* (LC, preocupação menor) dentro dos limites geográficos do Cerrado (vermelho).

3.3. Fogo, desmatamento e conservação do Cerrado

As respostas do número de espécies, abundância de indivíduos e da RAD de espécies arbóreas no Cerrado sentido restrito frente à frequência de fogo (MS-3A, MS-4A) e ao desmatamento (MS-3B, MS-4B) variaram regionalmente. As maiores proporções de táxons

(entre 70 e 118 espécies) se sobrepuseram e foram positivamente correlacionadas com os distritos biogeográficos (DB) do CW, NW e NE, que apresentam a maior frequência de incêndios registrada para o Cerrado (MS-3A, MS-4A). No entanto, no DB do sul e CE apresentaram correlação negativa entre a proporção de táxons e a frequência de incêndios. As maiores abundâncias de indivíduos (>3000) se sobrepuseram aos DB do CW (correlação negativa) e NW (correlação negativa) e os DB do SE, CE e SW apresentaram correlação positiva (MS-3A, MS-4A). Os maiores valores percentuais de RAD (até 24%) se sobrepuseram e correlacionaram negativamente os DB do NE, NW e CW, e os DB do SE, SW e CE apresentaram correlação positiva entre eventos de fogo e as proporções de RAD (MS-3A, MS-4A).

Áreas com menores taxas de desmatamento (Cerrado remanescente) se sobrepõem a áreas com maiores frequências de incêndios e cicatrizes de fogo registradas (MS-4A e MS-4B). Observamos que as taxas de desmatamento parecem diferir entre o Cerrado remanescente, resistente (tons verdes) e o Cerrado transformado, resiliente (tons ocre) (MS-4B). As maiores proporções de táxons, sobrepostas às áreas remanescentes de Cerrado, estão positivamente correlacionadas com o desmatamento e localizadas nas regiões noroeste, nordeste e sudoeste (MS-4B). Altas proporções de táxons também foram registradas em áreas desmatadas, por exemplo, nos DB do CW (correlação positiva), SE (correlação positiva) e sul (correlação negativa). Em relação à abundância de indivíduos, todos os DB apresentaram correlação positiva com o desmatamento (MS-4B), com resposta logarítmica para os DB do SE e CW, onde foram registradas as maiores abundâncias de indivíduos e as maiores taxas históricas e acumuladas de desmatamento do Cerrado. Tanto a riqueza de espécies quanto a abundância de indivíduos foram correlacionadas positivamente e apresentaram maiores respostas à intensidade do desmatamento no DB do CE (MS-4). Em relação à proporção de RAD, observamos correlações positivas nos DBs do CW (maiores proporções de RAD), SW e sul, e correlações negativas nos DB do NE, SE e CE (MS-4B).

A conservação do Cerrado sentido restrito depende de 433 UCs (320 APs e 113 TIs). De 222 parcelas, 79 (86898 ind. – 39,5%) estão dentro de 29 APs e três parcelas (2572 ind. – 1,2%) estão dentro das três TIs destinadas à conservação do Cerrado sentido restrito (MS-5). Das 585 espécies reportadas para o Cerrado sentido restrito 410 (70,1%) estão dentro de alguma APs e 127 (21,7%) estão em TIs. Em relação à abundância de espécies hiperdominantes do Cerrado sentido restrito 37% (37879 ind.) de todas as árvores estão dentro de alguma APs e 1,1% (1176 ind.) estão dentro de TIs. Ao considerar a riqueza de espécies por unidade de superfície, a UC que mais contribuiu à conservação das espécies do

Cerrado sentido restrito foi a Área de Proteção Ambiental (APA) Pouso Alto, com 158 espécies (27,0%, 839499 ha) enquanto a Pimentel Barbosa, com 86 espécies (14,7%, 327593 ha) foi a TIs com maiores contribuições (MS-5). Em relação à abundância de árvores do Cerrado sentido restrito, a APA do Planalto Central, com 26350 indivíduos reportados apresentou o maior valor de conservação (12,0%, 503421 ha) e Pimentel Barbosa, novamente, teve as maiores contribuições à conservação das abundâncias, com 1237 indivíduos (0,6%, 327593 ha) (MS-5). As espécies com maiores sobreposições com APs e TIs foram *Stryphnodendron adstringens* [APs (1362 ind. 71,1%]; *Dalbergia miscolobium* [APs (1802 ind. 61,2%], *Salvertia convallariodora* [TIs (57 ind. 3,1%) e, *Bowdichia virgilioides* [TIs (51 ind. 2,8%) (Tab. 1).

Seguindo a classificação da IUCN (https://iucnredlist.org, Tab. 1), cinco espécies aqui registradas merecem atenção urgente: *Amburana cearensis* [EN (em perigo)], *Machaerium villosum* [VU (vulnerable)]; *Sorocea guilleminiana* (VU); *Pterogyne nitens* [NT (quase ameaçado)]; *Trichilia pallens* (NT) e *Sorocea guilleminiana* (VU). *Casearia lasiophylla* e *Cybianthus glaber*, apresentam dados insuficientes (DD) e podem apresentar algum grau de ameaça ainda não avaliado (Tab. 1). Quarenta espécies não apresentam nenhum tipo de categoria, sendo sete delas hiperdominantes (Tab. 1) e 82 espécies são classificadas como de preocupação menor (LC).

4. Discussão

Confirmamos a hiperdominância de 30 espécies de árvores para o Cerrado sentido restrito e suas subdivisões (cerrado denso, cerrado típico, cerrado ralo e cerrado rupestre). *Qualea parviflora* foi a espécie mais comum e amplamente distribuída, com seletividade pelo distrito biogeográfico da região sul do Cerrado. Vochysiaceae foi a família mais representativa em número de indivíduos e Fabaceae em número de espécies. Enquanto na Amazônia há uma espécie hiperdominante a cada 3 milhões de hectares, no Cerrado registramos uma espécie a cada 6 milhões de hectares. Comparativamente, Steege *et al.* (2013) registraram 5,8% de hiperdominância para a Amazônia (227 espécies de um total de 4962), e esse valor foi de 5,1% para o Cerrado (30 espécies de um total de 585). Em 6,29 milhões de km^2 da Amazônia ter Steege *et al.* (2013) registraram 227 espécies hiperdominantes (1,70E-04%), enquanto em 580 mil km^2 registramos 30 espécies hiperdominantes (1,10E-04%) e 67 espécies apresentaram registros únicos (11,14% de todas as espécies e 0,03% de todas as árvores), na Amazônia esse valor foi de 3,00E-04% (ter Steege *et al.* 2013). Atualmente, conhecemos apenas 36,4% (585 espécies) do total por nós

estimado de 1605 espécies para o Cerrado sentido restrito, sugerindo que ~1020 espécies ainda esperam ser identificadas. Este valor representa um décimo da riqueza de espécies estimada por ter Steege *et al*. (2013) para a Amazônia (Fig. 2B). Porém, a descoberta e identificação de uma espécie é um processo lento e muitas das espécies estimadas já podem estar extintas; é a luz de uma estrela morta viajando no espaço a milhões de anos-luz de distância.

Semelhante ao que foi observado por ter Steege *et al.* (2013), assumimos que nossas estimativas de tamanhos populacionais são razoavelmente precisas para as espécies mais abundantes, no entanto, existem algumas limitações. O baixo número de parcelas e as distribuições espaciais não aleatórias foram tratadas ao aplicarmos 1000 repetições do exercício de iniciação descrito na metodologia. Essa configuração mostrou-se eficaz na geração de estimativas estáveis e previsíveis, independentemente de esforços de amostragem e do viés espacial derivado da autocorrelação espacial (ter Steege *et al.* 2013). Diante de possíveis erros taxonômicos e de identificação, sabemos que a abundância de uma espécie comum é proporcional à probabilidade de ser corretamente identificada (ter Steege *et al.* 2013). Assim, as altas abundâncias relativas das 30 espécies aqui identificadas como hiperdominantes sugerem que poucas (ou nenhuma) espécies com erros taxonômicos poderiam ser classificadas como hiperdominantes (Fig. 3B).

A hiperdominância parece depender da área, porém, existe independentemente dela. Por exemplo, um caso extremo de hiperdominância é a monodominância de *Brosimum rubescens* relatada por Marimon *et al.* (2001) na região leste de Mato Grosso (Brasil), onde individualmente esta espécie representa mais de 80% de todas as espécies arbóreas em apenas 6 km^2 de superfície. Considerando a escala espacial, dentro do Brasil, o Cerrado está posicionado latitudinalmente, como um triângulo isósceles, enquanto na América do Sul esse triângulo está localizado ao longo do eixo longitudinal do continente (Cap. 2). A hiperdominância também parece estar condicionada pelo posicionamento geográfico, pois a ordem e a quantidade de espécies hiperdominantes sugere estar sujeita à escala espacial e ao distrito biogeográfico (Françoso *et al.* 2020) do Cerrado onde a análise de dominância é realizada (De Souza *et al.* 2022).

Nossos padrões espaciais de riqueza e abundância de espécies apresentam correspondência com os modelos teóricos e empíricos de biodiversidade de árvores relatados para o Cerrado (Ratter *et al.* 2003; Bridgewater *et al.* 2004; Morandi *et al.* 2020; Françoso *et al.* 2020). Dentre as 30 espécies aqui consideradas como hiperdominantes em cerrado sentido restrito, as 21 com maior número de indivíduos também foram amostradas por Ratter

et al. (2003) em um amplo e detalhado levantamento florístico em 376 áreas distribuídas em todo o Bioma Cerrado, e consideradas como de ampla distribuição e indicadoras das formações savânicas do Cerrado. As mesmas 30 espécies categorizadas aqui como hiperdominantes também já foram amplamente amostradas e consideradas como espécies dominantes em inventários realizados em diferentes regiões fitogeográficas no Cerrado (Ratter *et al.* 1973, 2003; Bridgewater *et al.* 2004). *Qualea parviflora* e *Q. grandiflora* já foram consideradas por Oliveira-Filho e Ratter (2002), Ratter *et al.* (2003) e Françoso *et al.* (2016), dentre as cinco mais frequentes do Cerrado. As famílias aqui categorizadas com as maiores dominâncias, como Vochysiaceae, Fabaceae e Myrtaceae, também já foram amplamente amostradas em estudos no Cerrado (Ratter *et al.* 2003; Bridgewater *et al.* 2004; Françoso *et al.* 2016, 2020).

Observamos elevadas riqueza e diversidade beta de espécies de árvores de Cerrado sentido restrito, bem como elevado número de gêneros e famílias. Entretanto, o número de espécies endêmicas pode ser considerado baixo, tanto entre as 30 hiperdominantes (17%), quanto entre as demais espécies (20%), provavelmente porque as espécies endêmicas são mais frequentes e comuns entre outras formas de vida (ervas, lianas, subarbustos, etc.) que não foram aqui consideradas (Françoso *et al.* 2016).

A distribuição espacial dos núcleos de hiperdominância aqui identificados coincide com refúgios históricos da flora e centros de endemismo e diversidade (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Bueno *et al.* 2017; Antonelli *et al.* 2018; Pfeilsticker *et al.* 2021). Embora todo o Cerrado seja considerado um hotspot de biodiversidade (Myers *et al.* 2000), esses núcleos de hiperdominância podem representar a real extensão espacial e o posicionamento geográfico atual dos *hotspots* que definem o Cerrado. Em toda área amostrada, a proporção de indivíduos de espécies hiperdominantes foi maior do que a de indivíduos de espécies raras, mas o número de espécies raras superou o de hiperdominantes. Além disso, alguns distritos biogeográficos do Cerrado apresentaram maiores proporções de espécies raras do que de espécies hiperdominantes, por exemplo, nos municípios de Bocaiúva, Diamantina, Campo Grande, Platina e Ibaté (Fig. 3).

Das 30 espécies hiperdominantes, apenas cinco (*Ouratea hexasperma* (3ª maior hiperdominância), *Davilla elliptica* (4ª), *Dalbergia miscolobium* (12ª), *Lafoensia pacari* (16ª) e *Connarus suberosus* (18ª) ocorrem exclusivamente no Cerrado, de acordo com a Flora e Funga do Brasil (2022). Por outro lado, as duas espécies com a maior hiperdominância, *Qualea parviflora* (1ª) e *Q. grandiflora* (2ª), ocorrem em cinco dos seis biomas brasileiros, só não no Bioma Pampa. Assim, parece não haver um padrão único de

endemismo ou ampla distribuição geográfica das espécies aqui classificadas como hiperdominantes.

Nas primeiras estimativas não consideramos os efeitos da autocorrelação espacial (SAC) de modo que as espécies hiperdominantes e as raras foram diferentes quando tratamos os efeitos da SAC. Isso indica a importância do esforço amostral e o viés espacial derivado da facilidade logística para realizar (ou não) amostragens em determinadas áreas dentro do Cerrado (Hortal *et al.* 2015; Françoso *et al.* 2016; Baker *et al.* 2022).

Embora a hiperdominância da Amazônia possa ser parcialmente explicada pelo uso e cultivo de algumas espécies por comunidades tradicionais (ter Steege *et al.* 2013; 21; Levis *et al.* 2018), essa hipótese tem sido pouco explorada para o Cerrado (Cooke 1998; Leonel 2000; Ledru 2002; Pivello 2011). Enquanto a hiperdominância da Amazônia responde a intervenções antrópicas históricas (povos originários arquitetos das florestas), a alta densidade local (~1000 árvores/ha) e a hiperdominância do Cerrado pode estar sujeita a eventos históricos de seca e fogo de longa duração (Coutinho 1990; Levis *et al.* 2018; Silva *et al.* 2021). Embora esses eventos sejam estocásticos, o fogo é usado na América do Sul há mais de 10 mil anos como ferramenta de caça e limpeza (Pivello 2011), sendo um dos arquitetos ambientais e antrópico potenciais do Cerrado (Silva *et al.* 2021). De modo geral, o clima regional, combinado com eventos de fogo e ações antrópicas provavelmente impõem barreiras seletivas para espécies resilientes e resistentes e, neste caso, as árvores do Cerrado tem coevoluído com um ambiente adverso que impõe adaptações rápidas e performances efetivas (Simon *et al.* 2009; Scalon *et al.* 2021).

Das 20 principais espécies hiperdominantes listadas por ter ter Steege *et al.* (2013) para a Amazônia, 85% apresentam frutos, sementes ou caules (palmito) utilizados na alimentação de indígenas, ribeirinhos, comunidades tradicionais e demais moradores da Amazônia, reforçando o papel dos humanos na hiperdominância das espécies da Amazônia (Levis *et al.* 2018), com destaque para a primeira espécie, *Euterpe precatoria* (açaí-do-amazonas), que é muito utilizada na alimentação dos povos amazônicos (Yuyama *et al.* 2011). No caso das 20 principais espécies hiperdominantes do Cerrado, apenas 25% apresentam algum uso direto na alimentação dos povos (antigos e atuais) do Cerrado (Almeida 1998), reforçando que podem ser elementos ambientais, diretos e/ou indiretos, que moldam o padrão de hiperdominância das espécies no Cerrado.

Apenas sete das 30 espécies hiperdominantes por nós identificadas para o Cerrado, com destaque para o pequi (*Caryocar brasiliense*) e o jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*), apresentam frutos que são amplamente consumidos por etnias indígenas do

Cerrado, como os Xavante e os Xerente (Coimbra *et al.* 2004; Rocha *et al.* 2016; Santos *et al.* 2020). As outras espécies hiperdominantes podem representar recursos que atualmente ignoramos, como o uso medicinal (da Silva Vargem *et al.* 2022). Por exemplo, *Byrsonima verbascifolia* e *B. crassifolia*, ambas em nossa lista de hiperdominância, foram mencionadas por diferentes etnias indígenas como espécies medicinais para o tratamento de diarreias (Miliken 2021). Nas folhas, tronco e casca das duas principais espécies hiperdominantes de nosso estudo, *Qualea parviflora* e *Q. grandiflora*, já foi registrada a presença de flavonoides, triterpenoides, esteroides, taninos, benzoquinonas e antraquinonas, e foi constatada atividade antimicrobiana (Alves *et al.* 2000; Ayres *et al.* 2008).

A hiperdominância do Cerrado parece ser determinada, local e parcialmente, pela resiliência e resistência das espécies como, por exemplo, aquelas altamente inflamáveis que aumentam suas densidades na presença do fogo [*Vatairea macrocarpa*, *Lafoensia pacari* e *Roupala montana* (Hoffman *et al.* 2012; de Oliveira *et al.* 2020)]; incrementam suas áreas basais [*Tachigali vulgaris* (Reis *et al.* 2015)] e, aumentam a capacidade de rebrota [*Davilla elliptica* (Medeiros e Miranda 2008)]. Incluindo ainda, casos particulares e isolados de táxons com ampla distribuição espacial que se impõem nesse ambiente historicamente dinâmico e extremo, não só por causa da seca e do fogo, mas também pelas variações sazonais da saturação hídrica do solo, como *Erythroxylum suberosum* e *Curatella americana* (De Oliveira-Filho 1992; Bridgewater *et al.* 2004). De fato, o nível de adaptação/especiação atinge casos extremos, com espécies classificadas como "indiferentes à perturbação", como *Pouteria ramiflora* (De Oliveira-Filho *et al.* 2002). Nesse sentido, mais de 50% das espécies aqui consideradas como hiperdominantes são pirofílicas, com fases germinativas [*Dalbergia miscolobium* (Bouchardet *et al.* 2015)]; de floração/frutificação [*Qualea parviflora* (Palermo e Miranda 2012); *Kielmeyera coriacea* (Cirne e Miranda 2008); *Byrsonima coccolobifolia* (Benezar e Pessoni 2006); *Caryocar brasiliense* (Françoso *et al.* 2014); *Erythroxylum suberosum* (Lucena *et al.* 2015)]; de proteção contra a herbivoria [*Ouratea hexasperma* (Seyffarth *et al.* 1996)]; ou de recrutamento/crescimento [*Roupala montana* (Ribeiro *et al.* 2012; dos Santos Diniz e Franceschinelli 2014); *Erythroxylum suberosum* (Alonso e Machado 2008)] amplamente dependentes dos eventos de fogo que configuram o Cerrado.

Algumas espécies do Cerrado também apresentam atributos morfoanatômicos e fisiológicos para compensar a seca extrema e, muitas vezes, prolongada, como maior densidade de estômatos e tricomas (*Qualea parviflora*, *Hymenaea stigonocarpa* e *Vatairea macrocarpa*); aumento no comprimento do pecíolo e teor de água foliar (*Q. parviflora* e *H. stigonocarpa*); folhas com cutícula mais espessa e parênquima esponjoso (*Q. parviflora*) e

folhas com epiderme mais espessa (*H. stigonocarpa*) (Araújo *et al.* 2021; Jancoski *et al.* 2022). Entretanto, as respostas das espécies não dependem apenas da dinâmica climática, mas também das fitofisionomias onde ocorrem. Araújo *et al.* (2021), comparando uma fitofisionomia savânica e outra florestal na borda sul-Amazônica, registraram maiores densidades estomáticas e comprimentos de pecíolos para *Q. parviflora* na primeira fitofisionomia, e verificaram o contrário para *V. macrocarpa* e *H. stigonocarpa*, com coeficientes de variação negativamente correlacionados com a abertura do dossel.

A paisagem de aproximadamente 2 milhões de km^2 depende de 30 espécies e o Cerrado pode representar atualmente uma barreira antrópica, separando a Amazônia da região brasileira mais populosa e urbanizada, sendo o 'arco de desmatamento' o ponto de inflexão entre os dois maiores biomas da América do Sul. Por outro lado, a heterogeneidade e riqueza do Cerrado também dependem de 100 espécies raras e outras 1605 ainda desconhecidas e potencialmente ameaçadas. Os mecanismos que definem a dominância (mono e hiperdominância) e a raridade das espécies (seletividade de habitat e microendemismo) ainda são desconhecidos e podem responder a fatores que atuam de maneira isolada ou em sinergia em diferentes escalas espaço-temporais e bióticas: eventos de especiação e extinção precursores e arquitetos históricos dos biomas (Bueno *et al.* 2017; Alvarez *et al.* 2022; Pinho *et al.* 2022).

Estado de conservação e futuro do Cerrado

Os ecossistemas e fitofisionomias do Cerrado estão expostos a diferentes intensidades, frequências e magnitudes de queimadas, desmatamento e uso antrópico, principalmente para fins agropecuários (Overbeck et al. 2022). Assim como a hiperdominância parece variar de acordo com a escala espacial e a posição geográfica, os efeitos do fogo e do desmatamento no Cerrado também variam, visto que as maiores taxas de perturbação antropogênica estão centradas no 'arco do desmatamento' (Peres e Schneider 2012; Montibeller *et al.* 2020).

O Cerrado parece resistir ao desmatamento em algumas regiões de difícil acesso e pode estar sendo resiliente em regiões que experimentam processos de desmatamento atuais ou de degradação acumulada (Anderson *et al.* 2018; Overbeck *et al.* 2022). No entanto, a intensidade dos eventos de desmatamento e incêndios simplifica e resume os ecossistemas à presença e proliferação de espécies exclusivamente resilientes, modificando o Cerrado, a diversidade e os serviços ecossistêmicos derivados (Colman *et al.* 2022; De Souza *et al.* 2022; Overbeck *et al.* 2022). Segundo as nossas estimativas, desde o ano de 1985 (expansão

da fronteira agropecuária e final da ditadura militar brasileira) até o ano 2020 (segundo ano do governo Bolsonaro: Matricardi *et al.* 2020; Rajão *et al.* 2020), o Cerrado sentido restrito passou de ocupar 35,8% da área do Bioma a manter só 28,8% (MapBiomas 2022). As nossas estimativas populacionais das 585 espécies e 219850 árvores aqui registradas em 222 parcelas mostraram que em 35 anos o Cerrado sentido restrito perdeu $1{,}38644 \times 10^{10}$, ou seja, cerca de 14 bilhões de árvores. Assim, dependendo das respostas ambientais e antrópicas, os efeitos do fogo e do desmatamento poderão causar a segregação de dois grandes tipos de Cerrados sentido restrito. Um deles, com uma matriz de vegetação remanescente, ainda resistente às ações antrópicas, pelo menos nas regiões núcleo, apresentando espécies arbóreas antigas e valores de biomassa mais elevados (Overbeck *et al.* 2022). O outro tipo de Cerrado, o resiliente, é transformado pelas ações antrópicas acumuladas e está constituído por espécies arbóreas e arbustivas pioneiras, de rápida adaptação/resposta às perturbações antrópicas (Pfeilsticker *et al.* 2021; Scalon *et al.* 2021).

Cinco das UCs do Cerrado sentido restrito conseguem abranger mais do 50% de todas as espécies (304 esp.) e quase 20% de todas as árvores (43023 ind.) aqui avaliadas: Área de Proteção Ambiental (APA) de Pouso Alto (158 esp. e 7639 ind.); APA da Serra Dourada (157 e 3732); APA do Planalto Central (151 e 26350); Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (139 e 3609) e, Parque Estadual da Lapa Grande (118 e 1693) (MS-5). O PE da Lapa Grande apresenta só 15373 ha, é 50 vezes menor que a APA de Pouso Alto e ainda assim apresenta elevada riqueza de espécies e abundância de árvores típicas do Cerrado sentido restrito. Por sua vez, o PN da Chapada dos Veadeiros está sobreposto quase na sua totalidade à APA Pouso Alto, ao invés de representarem duas UCs isoladamente efetivas, situação que se repete em muitas outras UCs. Isto evidencia heterogeneidade espacial na efetividade das UCs para conservar as árvores do Cerrado sentido restrito e destaca que reclassificar as UCs e unificar critérios, ao mesmo tempo que ampliar a superfície e conectividade entre as APs e TIs reclassificadas poderia potencializar e equilibrar as diferenças regionais nos desempenhos da conservação da biodiversidade. Se bem falamos da efetividade das UCs, a presença das espécies dentro de APs e TIs não é garantia de que estejam sendo conservadas. Este estudo deixa claro que as atuais ações de conservação da biodiversidade no Cerrado devem se concentrar em: 1) integrar esforços regionais colaborativos para expandir inventários em áreas pouco exploradas, especialmente nos DB do SE, CE e NW (Françoso *et al.* 2020); 2) proteger os núcleos de hiperdominância, otimizando as áreas protegidas existentes ou ampliando a quantidade/conexão entre elas (Overbeck *et al.* 2022); 3) otimizar a exploração agrícola; melhorar a fiscalização das APs e

TIs, onde os baixos valores de abundância poderiam ser atribuídos à falta de inventários (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2020; Rajão *et al.* 2020) e, principalmente, 4) evitando o avanço e a intervenção antrópica nos ecossistemas, que naturalmente são autossuficientes (Matricardi *et al.* 2020; Montibeller *et al.* 2020).

Caminhando em direção a uma rede de diversidade de árvores de savana

O Cerrado atravessa várias lacunas de conhecimento e nossos resultados colaboram parcialmente para a redução do déficit Prestoniano (Hortal *et al.* 2015). Para a Amazônia existem grupos e plataformas que organizam e centralizam dados multitemporais resultantes de esforços multinacionais. Apesar da ampla distribuição e representatividade espacial das 222 parcelas aqui analisadas, existem déficits de informação para o Cerrado. O KDE gerado mostrou duas grandes zonas pretas sem dados disponíveis (Fig. 2); uma no distrito biogeográfico do NE e outra na linha que une latitudinalmente (acima dos 53°W) os DB do sudoeste e centro-oeste. Assim, nosso estudo contribuiu como uma ferramenta para indicar áreas que exigem a coleta de dados objetivos, tanto em áreas ainda a serem amostradas quanto em áreas já amostradas, mas com interesses taxonômicos ou geográficos específicos. Para tal, recomendamos a criação de uma rede de colaboração ampla, de âmbito nacional e internacional (incluindo os países que também tem Cerrado, como Bolívia e Paraguai) que permita ampliar o conhecimento sobre o Cerrado, possibilitando respostas de maior abrangência científica. Um dos desafios para realizarmos pesquisas no Cerrado, em relação aos dados, está na ausência de uma plataforma que permita centralizar esses esforços. Esta pesquisa propõe formalmente a criação de uma rede para centralizar informações sobre a diversidade de formações vegetais de savana na América do Sul e convida a todos os pesquisadores a participar dela.

O atual cenário de declínio político e socioeconômico na América do Sul não é um desafio exclusivo para a biodiversidade; muitas comunidades indígenas estão enfrentando não apenas a perda da cultura e do sentimento de pertencimento, mas também do seu território histórico. O interesse em conservar os serviços ecossistêmicos derivados dos biomas Amazônia e Cerrado, como o sequestro de CO_2 e a termorregulação global (valorizada entre US$ 1,5 - 3 trilhões); o abastecimento de água doce (US$ 2 quatrilhões); a renovação da biomassa pela degradação detritivora e predatória da fauna (US$ 5 - 13 trilhões), entre outros serviços, deve ser de interesse e prioridade global (Peres *et al.* 2016; Watson *et al.* 2018). No entanto, o desenvolvimento da América do Sul não poderá se basear, de maneira simplista e imatura, na transformação nua e crua de seus ecossistemas. A

conservação do Cerrado, deverá ser um ato de interesse e participação global e não um fardo para as comunidades nativas, onde estabelecer uma taxa para a conservação, poderá não só garantir a conservação e a integridade dos ecossistemas, mas também permitir o desenvolvimento de países sul-americanos e seus povos, sem custos ambientais de escala global.

6. Referências bibliográficas

Alonso AA, Machado SR (2008) Stem protective tissue in *Erythroxylum tortuosum* (Erythroxylaceae), a fire tolerant species from cerrado. IAWA journal, 29(1), 69-77. https://doi.org/10.1163/22941932-90000171

Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal Of Applied Ecology, 43:1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Almeida, S (1998) Cerrado: espécies vegetais úteis. EMBRAPA-CPAC, 496 p.

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JDM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift, 22(6), 711-728. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Alvarez F, da Silva SG, Guevara-Chumacero LM, Fernandes Ferreira F, Alvarez Borla L, de Sousa RF, Silva DP (2021) The ghost vampire: spatio-temporal distribution and conservation status of the largest bat in the Americas. Biodiversity and Conservation, 30(14), 4359-4377. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02311-7

Alvarez F, Morandi PS, Marimon-Junior BH, Exavier R, Araújo I, Mariano LH, Marimon BS (2022) Climate defined but not soil-restricted: the distribution of a Neotropical tree through space and time. Plant and Soil, 471(1), 175-191. https://doi.org/10.1007/s11104-021-05202-6

Alves TMDA, Silva AF, Brandão M, Grandi TSM, Smânia EDFA, Smânia Júnior A, Zani CL (2000) Biological screening of Brazilian medicinal plants. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 95, 367-373.

Antonelli A, Kissling WD, Flantua SG, Bermúdez MA, Mulch A, Muellner-Riehl AN, Hoorn C (2018) Geological and climatic influences on mountain biodiversity. Nature Geoscience, 11(10), 718-725. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0236-z

Araújo I, Marimon BS, Scalon MC, Fauset S, Junior BHM, Tiwari R, Gloor MU (2021) Trees at the Amazonia-Cerrado transition are approaching high temperature thresholds. Environmental Research Letters, 16(3), 034047. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe3b9

Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Tabarelli M, Watling JI, Tischendorf L, Benchimol M, Tscharntke T (2020) Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. Ecology Letters, 23(9), 1404-1420. https://publons.com/publon/10.1111/ele.13535

Ayres MCC, Escórcio SP, Costa DAD, Chaves MH, Vieira Júnior GM, Cavalheiro AJ (2008) Químicos das folhas de *Qualea grandiflora*: Atribuição dos dados de RMN de dois

flavonóides glicosilados acilados diastereoisoméricos. Química Nova, 31, 1481-1484. https://doi.org/10.1590/S0100-40422008000600038

Baker DJ, Maclean MD, Goodall M, Gaston, KJ (2022) Correlations between spatial sampling biases and environmental niches affect species distribution models. Global Ecology and Biogeography, 31:1038–1050. https://doi.org/10.1111/geb.13491

Benezar RM, Pessoni LA (2006) Floral biology and the reproductive system of *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) in an Amazonian savanna. Acta Amazonica, 36, 159-168.

Bouchardet DDA, Ribeiro IM, Sousa NDAD, Aires SS, Miranda HS (2015) Efeito de altas temperaturas na germinação de sementes de *Plathymenia reticulata* Benth. e *Dalbergia miscolobium* Benth. Revista Árvore, 39, 697-705. https://doi.org/10.31413/nativa.v7i3.6679

Bridgewater S, Ratter JA, Ribeiro JF (2004) Biogeographic patterns, β-diversity and dominance in the Cerrado biome of Brazil. Biodiversity and Conservation 13: 2295-2318. https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000047903.37608.4c

Bueno ML, Dexter KG, Pennington RT, Pontara V, Neves DM, Ratter JA, de Oliveira-Filho AT (2018) The environmental triangle of the Cerrado Domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. Journal of Ecology, 106(5), 2109-2120. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12969

Cirne P, Miranda HS (2008) Effects of prescribed fires on the survival and release of seeds of *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Clusiaceae) in savannas of Central Brazil. Brazilian Journal of Plant Physiology, 20, 197-204. https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300004

Coimbra CE, Flowers NM, Salzano FM, Santos RV (2004) The Xavánte in transition: health, ecology, and bioanthropology in Central Brazil. University of Michigan Press. https://doi.org/10.1525/aa.2004.106.3.614

Colman CB, Guerra A, de Oliveira Roque F, Rosa IM, de Oliveira PTS (2022) Identifying priority regions and territorial planning strategies for conserving native vegetation in the Cerrado (Brazil) under different scenarios of land use changes. Science of the Total Environment, 807, 150998. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150998

Cooke, R. (1998). Human settlement of central America and northernmost South America (14,000–8000 BP). Quaternary International, 49, 177-190. https://doi.org/10.1016/S1040-6182(97)00062-1

Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB et al (2018) Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation

dynamics and habitat modelling. Global Ecology and Biogeography, 27(3):285–297. https://doi.org/10.1111/geb.12694

Coutinho, L. M. (1990). Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In Fire in the tropical biota (pp. 82-105). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1080/00222930310001647343

da Silva Vargem D, da Silva Braz V, de Oliveira Lemes E, de Castro Peixoto J (2022) Plantas medicinais do cerrado: estudos etnobotânicos e etnofarmacológico. Research, Society and Development, 11(10), e595111033149-e595111033149. https://doi.org/10.33448/rsd-v11i10.33149

de Andrade AFA, Velazco SJE, Júnior PDM (2020) ENMTML: An R package for a straightforward construction of complex ecological niche models. Environmental Modelling & Software, 125, 104615. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615

De Marco PJ, Nóbrega CC (2018) Evaluating collinearity effects on species distribution models: an approach based on virtual species simulation. PLoS ONE 13(9), e0202403. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403

de Oliveira MD, Junior JLM, Stival AHSM, Ferreira BG, da Silva FDCS, Alves MVG (2020) Avaliação da inflamabilidade de espécies nativas do cerrado. Biotemas, 33(4), 2. https://doi.org/10.5007/2175-7925.2020.e74323

De Oliveira-Filho AT (1992) The vegetation of Brazilian 'murundus'–the island-effect on the plant community. Journal of Tropical Ecology, 8(4), 465-486. https://doi.org/10.1017/S0266467400006817

De Souza HJ, Miguel EP, Resende RT, Matricardi EAT, Rezende AV, Leal FA, Dos Santos ML (2022) Effects of functional traits on the spatial distribution and hyperdominance of tree species in the Cerrado biome. iForest-Biogeosciences and Forestry, 15(5), 339. https://doi.org/10.3832/ifor3920-015

dos Santos Diniz VS, Franceschinelli EV (2014) Estrutura populacional e brotamento de três espécies nativas do cerrado em diferentes regimes de queimadas. Revista de Biologia Neotropical/Journal of Neotropical Biology, 11(2), 107-115.

Durigan G (2020) Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. Flora, 268, 151612. https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151612

Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 40(1), 677-697. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

Françoso RD, Dexter KG, Machado RB, Pennington RT, Pinto JR, Brandao RA, Ratter JA (2020) Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. Biodiversity and Conservation, 29(5), 1477-1500. https://doi.org/10.1007/s10531-019-01819-3

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. https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0244

Françoso R, Guaraldo ADC, Prada M, Paiva AO, Mota EH, Pinto JRR (2014) Fenologia e produção de frutos de *Caryocar brasiliense* Cambess. e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) JF Macbr. em diferentes regimes de queima. Revista Árvore, 38, 579-590. https://doi.org/10.1590/S0100-67622014000400001

Grenouillet G, Buisson L, Casajus N, Lek S (2011) Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges. Ecography 34(1):9–17. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06152.x

Hofmann GS, Cardoso MF, Alves RJ, Weber EJ, Barbosa AA, de Toledo PM, de Oliveira LF (2021) The Brazilian Cerrado is becoming hotter and drier. Global Change Biology, 27(17), 4060-4073. https://doi.org/10.1111/gcb.15712

Hortal J, de Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ (2015) Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 46(1), 523-549. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400

Ledru MP (2002) Late quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. Pages 33-50 in: P.S. Oliveira and R.J. Marquis, editors. The cerrados of Brazil—ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York, New York, USA. https://doi.org/10.1017/S0030605303210887

Leonel M (2000) O uso do fogo: o manejo indígena e a piromania da monocultura. Estudos Avançados 14: 231-250. https://doi.org/10.1590/S0103-40142000000300019

Levis C, Flores BM, Moreira PA, Luize BG, Alves RP, Franco-Moraes J, Clement CR (2018) How people domesticated Amazonian forests. Frontiers in Ecology and Evolution, 5, 171. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00171

Lucena ICD, Leite MB, Matos DMDS (2015) A deciduidade foliar indica a vulnerabilidade de espécies lenhosas ao fogo. Revista Árvore, 39, 59-68. https://doi.org/10.1590/0100-67622015000100006

Marimon BS Felfili JM, Haridasan M (2001) Studies in monodominant forests in Eastern Mato Grosso, Brazil: I. A Forest of *Brosimum rubescens* taub. Edinburgh J Bot 58:123–137. https://doi.org/10.1017/S096042860100049X

Marimon BS, Lima EDS, Duarte TG, Chieregatto LC, Ratter JA (2006) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado–Amazonian Forest ecotone. Edinburgh Journal of Botany, 63(2-3), 323-341. https://doi.org/10.1017/S0960428606000576

Marimon-Junior BH, Hay JDV, Oliveras I (2019) Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. Plant Soil 450:65–79. https://doi.org/10.1007/s11104-019-04257-w

Marques EQ, Marimon-Junior BH, Marimon BS, Matricardi EA, Mews HA, Colli GR (2020) Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. Biodiversity and Conservation 29 (5): 1501-1517. https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z

Medeiros MB, Miranda HS (2008) Post-fire resprouting and mortality in cerrado woody plant species over a three-year period. Edinburgh Journal of Botany, 65(1), 53-68. https://doi.org/10.1017/S0960428608004708

Milliken W, Walker BE, Howes MJR, Forest F, Lughadha EN (2021) Plants used traditionally as antimalarials in Latin America: mining the Tree of Life for potential new medicines. Journal of Ethnopharmacology, 279, 114221. https://doi.org/10.1016/j.jep.2021.114221

MMA (2015) Mapeamento do uso e cobertura do Cerrado: Projeto TerraClass Cerrado. Available. at: http://www.mma.gov.br/images/arquivo/80049/Cerrado/publicacoes/Livro%20EMBRAPA-WEB-1-TerraClass%20Cerrado.pdf, Accessed date: 11 January 2018

Montibeller B, Kmoch A, Virro H, Mander Ü, Uuemaa E (2020) Increasing fragmentation of forest cover in Brazil's Legal Amazon from 2001 to 2017. Scientific reports, 10(1), 1-13. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62591-x

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotsposts for conservation priorities. Nature, 403, 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: The Cerrados of the Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical

Savanna. Columbia University Press, New York, pp. 91–120. https://doi.org/10.7312/oliv12042-007

Overbeck GE, Vélez-Martin E, da Silva Menezes L, Anand M, Baeza S, Carlucci MB, Müller SC (2022) Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 125687. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125687

Palermo, A. C., & Miranda, H. S. (2012). Effect of fire on the fruit production of *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) in the Cerrado. Revista Árvore, 36, 685-693. https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000400010

Passos FB, Marimon BS, Phillips OL, Morandi PS, das Neves EC, Elias F, Marimon Júnior BH (2018) Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and "Cerrado" biomes. Brazilian Journal of Botany, 41(3), 611-619. https://doi.org/10.1007/s40415-018-0470-z

Peres CA, Schneider M (2012) Subsidized agricultural resettlements as drivers of tropical deforestation. Biological Conservation, 151(1), 65-68. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.011

Pfeilsticker TR, Buzatti RS, Muniz AC, Bueno ML, Lemos-Filho JP, Lovato MB (2021) Genetic and functional leaf trait diversity throughout the distribution of two Cerrado tree species: Testing the centre-periphery hypothesis. Journal of Biogeography, 48(9), 2258-2274. https://doi.org/10.1111/jbi.14148

Pinho BX, Trindade DP, Peres CA, Jamelli D, de Lima RA, Ribeiro EM, Tabarelli M (2022) Cross-scale drivers of woody plant species commonness and rarity in the Brazilian drylands. Diversity and Distributions, 28(7), 1497-1511. https://doi.org/10.1111/ddi.13587

Pivello VR (2011) The use of fire in the cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. Fire Ecology 7(1): 24-39. https://doi.org/10.4996/fireecology.0701024

QGIS.org (2020) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.org

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07- 0. http://www.R-project.org

Rajão R, Soares-Filho B, Nunes F, Börner J, Machado L, Assis D, Figueira D (2020) The rotten apples of Brazil's agribusiness. Science 369(6501):246–248. https://doi.org/10.1126/science.aba6646

Ratter JA, Bridgewater S. and Ribeiro J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. Edinburgh Journal of Botany 60: 57–109. https://doi.org/10.1017/S0960428603000064

Ratter JA, Askew GP, Montgomery RF, Gifford DR (1978) Observations on forests of some mesotrophic soils in central Brazil. Revista brasileira de Botânica.

Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of botany, 80(3), 223-230. https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469

Reatto A, Correia JR, Spera ST, Martins ES (1998) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: SANO, S. M. et al. (Eds.). Cerrado: ecologia e flora. Brasília, DF: Embrapa Cerrados e Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 107-149.

Reis SM, Lenza E, Marimon BS, Gomes L, Forsthofer M, Morandi PS, Elias F (2015) Post-fire dynamics of the woody vegetation of a savanna forest (Cerradão) in the Cerrado-Amazon transition zone. Acta Botanica Brasilica, 29, 408-416. https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0009

Ribeiro MN, Sanchez M, Pedroni F, Peixoto KDS (2012) Fogo e dinâmica da comunidade lenhosa em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, Mato Grosso. Acta Botanica Brasilica, 26, 203-217. https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000100020

Rocha TEDS, Silva RPD, Nascimento MMD (2016) Mudanças dos hábitos alimentares entre os Akwen Xerente. Revista da Escola de Enfermagem da USP, 50, 96-100.

Santos MA, Paula ME, Garavello E, Reichardt FV (2020) Práticas alimentares Xavante: não soberania e insegurança alimentar. Revista Brasileira de Desenvolvimento Territorial Sustentável GUAJU, Matinhos, v.6, n.2, jul./dez. 2020 www.revistas.ufpr.br/guaju, https://doi.org/10.5380/guaju.v6i2.76818

Scalon MC, Rossatto DR, Oliveras I, Miatto RC, Gray EF, Domingos FMCB, Franco AC (2021) Fire and drought: Shifts in bark investment across a broad geographical scale for Neotropical savanna trees. Basic and Applied Ecology, 56, 110-121. https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.06.011

Seyffarth JAS, Calouro AM, Price PW (1996) Leaf rollers in *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae): fire effect and the plant vigor hypothesis. Rev Bras Biol 56:135–137.

Silva PS, Nogueira J, Rodrigues JA, Santos FL, Pereira JM, DaCamara CC, Libonati R (2021) Putting fire on the map of Brazilian savanna ecoregions. Journal of Environmental Management, 296, 113098. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113098

Silvério DV, Brando PM, Balch JK, Putz FE, Nepstad DC, Oliveira-Santos C, Bustamante MM (2013) Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368(1619), 20120427. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0427

Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes C 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 Science 106: 20359–20364. https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106

Soares Jancoski H, Schwantes Marimon BC, Scalon M, de V. Barros F, Marimon-Junior BH, Carvalho E, Oliveras Menor I (2022) Distinct leaf water potential regulation of tree species and vegetation types across the Cerrado–Amazonia transition. Biotropica, 54(2), 431-443.

ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Silman MR (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora. Science, 342(6156). https://doi.org/10.1126/science.1243092

Vourlitis GL, Pinto Jr OB, Dalmagro HJ, de Arruda PEZ, de Almeida Lobo F, de Souza Nogueira J (2022) Tree growth responses to climate variation in upland and seasonally flooded forests and woodlands of the Cerrado-Pantanal transition of Brazil. Forest Ecology and Management, 505, 119917. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119917

Watson JE, Evans T, Venter O, Williams B, Tulloch A, Stewart C, Lindenmayer D (2018) The exceptional value of intact forest ecosystems. Nature ecology & evolution, 2(4), 599-610. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x

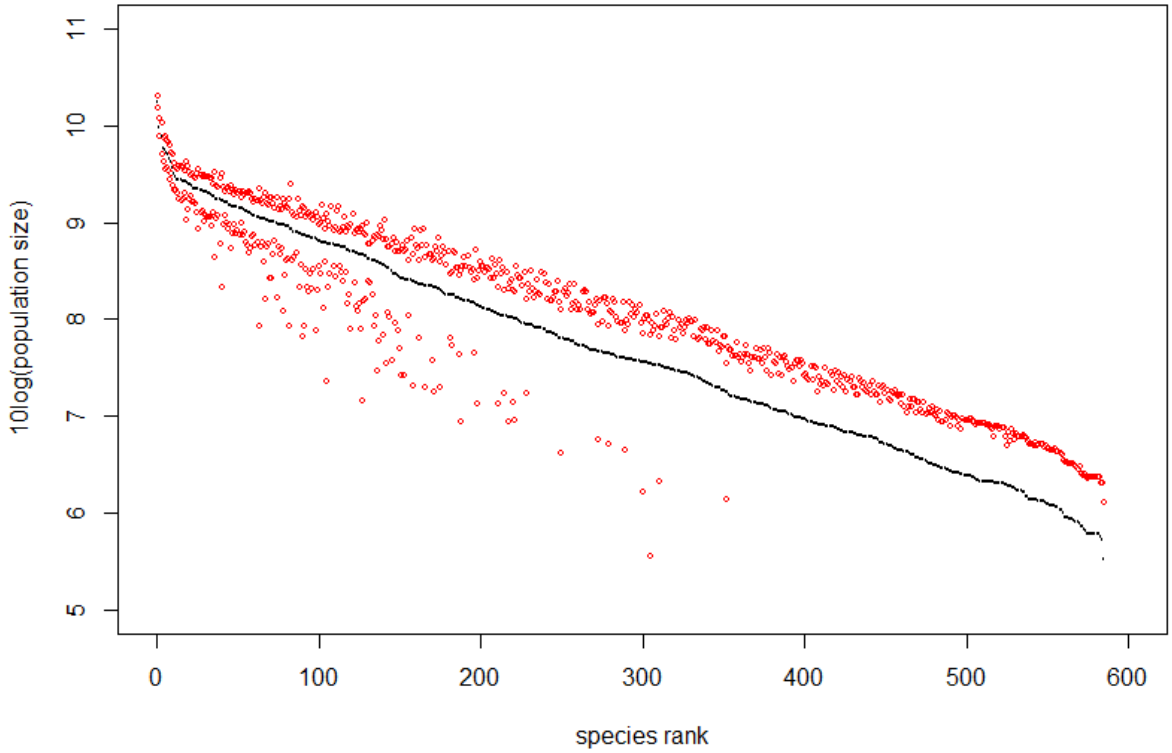
Yuyama LKO, Aguiar JPL, Silva Filho DF, Yuyama K, Jesus Varejão MD, Fávaro DIT, Caruso MSF (2011) Caracterização físico-química do suco de açaí de Euterpe precatoria Mart. oriundo de diferentes ecossistemas amazônicos. Acta Amazonica, 41, 545-552.

Similar para os dois papers

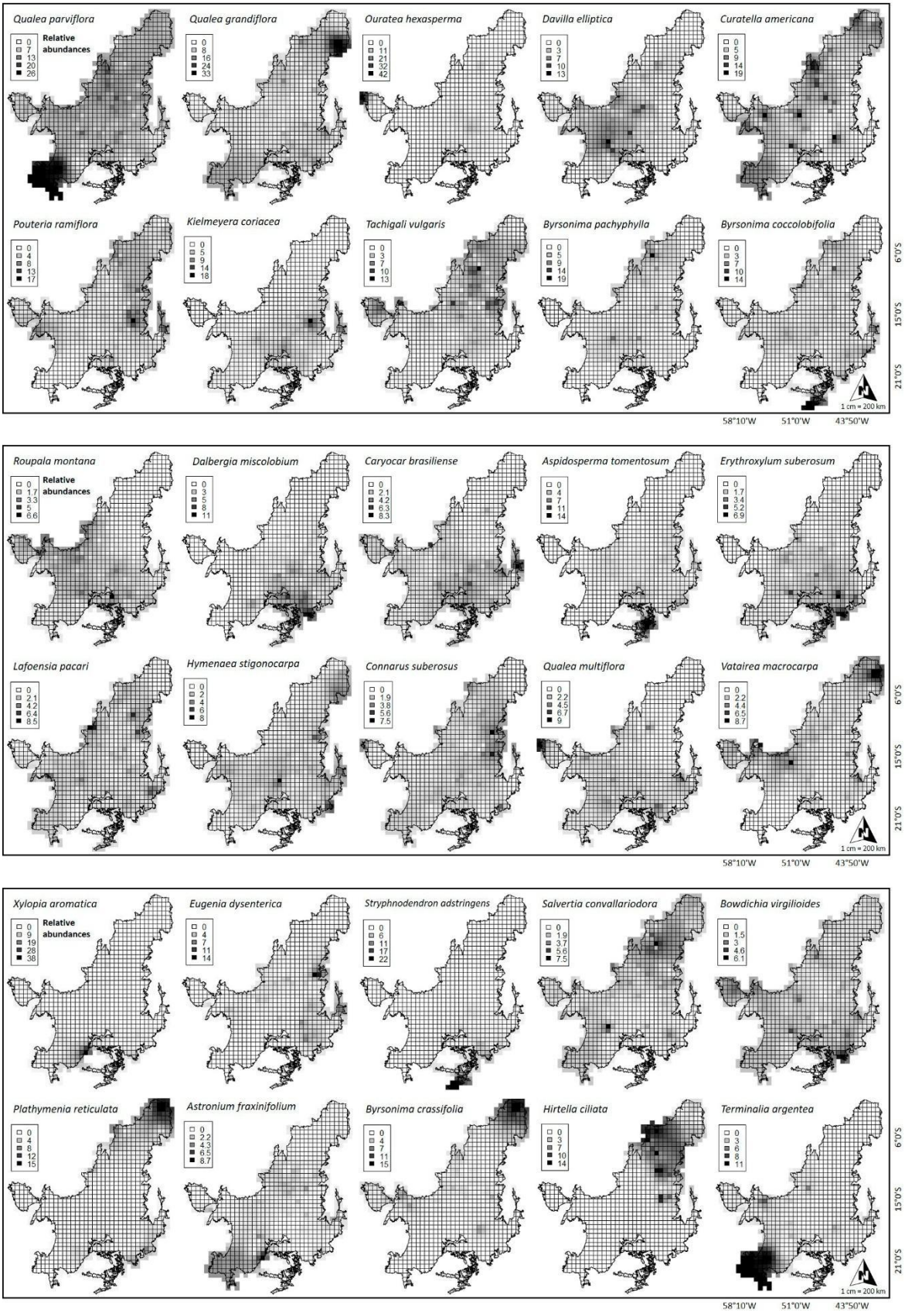
***Acknowledgments*:** Agradecemos a todos os laboratórios e instituições envolvidos na árdua tarefa de recompilar os dados de vegetação, o trabalho de cada um desses professores e estudantes tornou esta investigação possível, somos gratos a todos. FA agradece especialmente aos seus supervisores de doutorado TRF, BHMJ e BSM e ao LABEV (Laboratório de Ecologia Vegetal – UNEMAT, Nova Xavantina, Mato Grosso – Brasil) pelo compromisso científico, logístico e humano na realização deste trabalho. ***Funding*:** FA

agradece ao governo do Brasil, particularmente, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) pelo financiamento recebido para a realização e obtenção do seu doutorado (Código de Financiamento 001), UK Natural Environment Research Council (NERC NE/N011570/1). ***Author contributions***: Conceituação: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Metodologia: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Investigação: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Visualização: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Aquisição de financiamento: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Administração do projeto: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Supervisão: TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Redação – rascunho original: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Redação – revisão e edição: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS. ***Competing interests*:** Os autores não têm interesses conflitantes. ***Data and materials availability*:** Todos os dados estão disponíveis tanto no manuscrito quanto nos materiais suplementares.

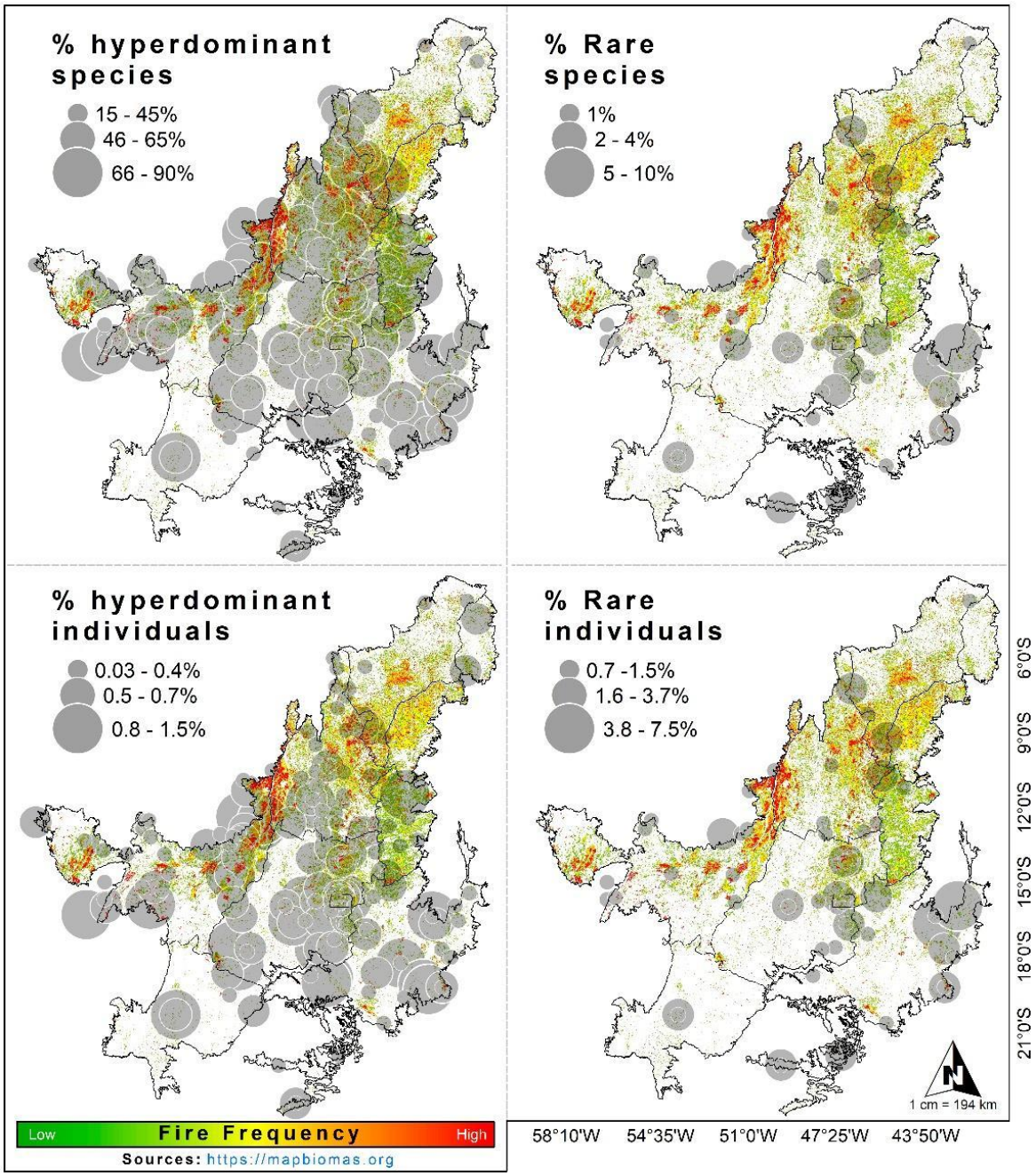
7. Apêndices



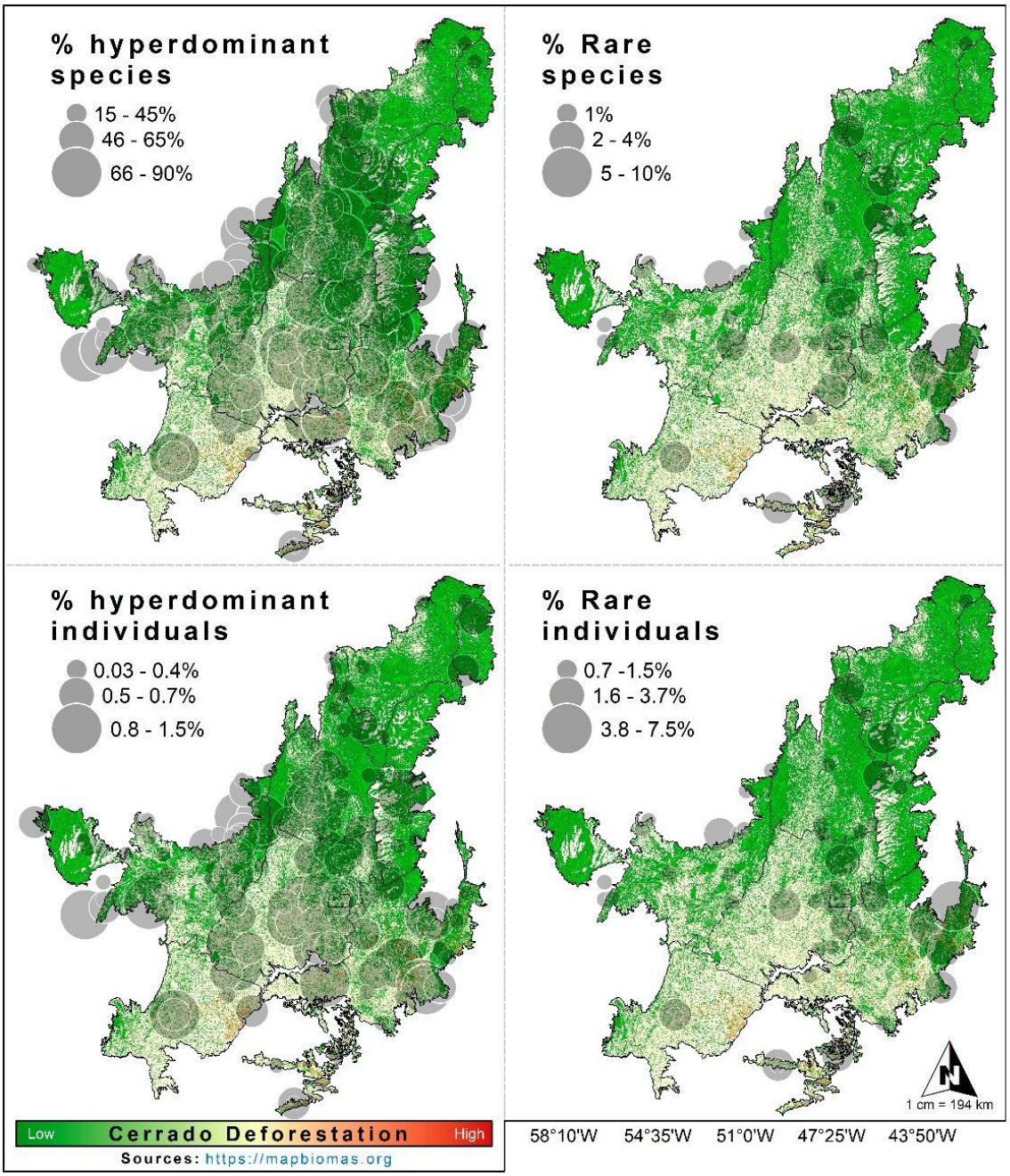
MS-1: Distribuição de abundâncias classificadas (RAD) estimadas para todas as árvores do Cerrado sentido restrito. Valores de RAD obtidos a partir de 500 exercícios de iniciação e intervalos de confiança de 95% para 585 espécies conhecidas (DAS30 $\geq$ 5 cm) e 1605 estimadas.



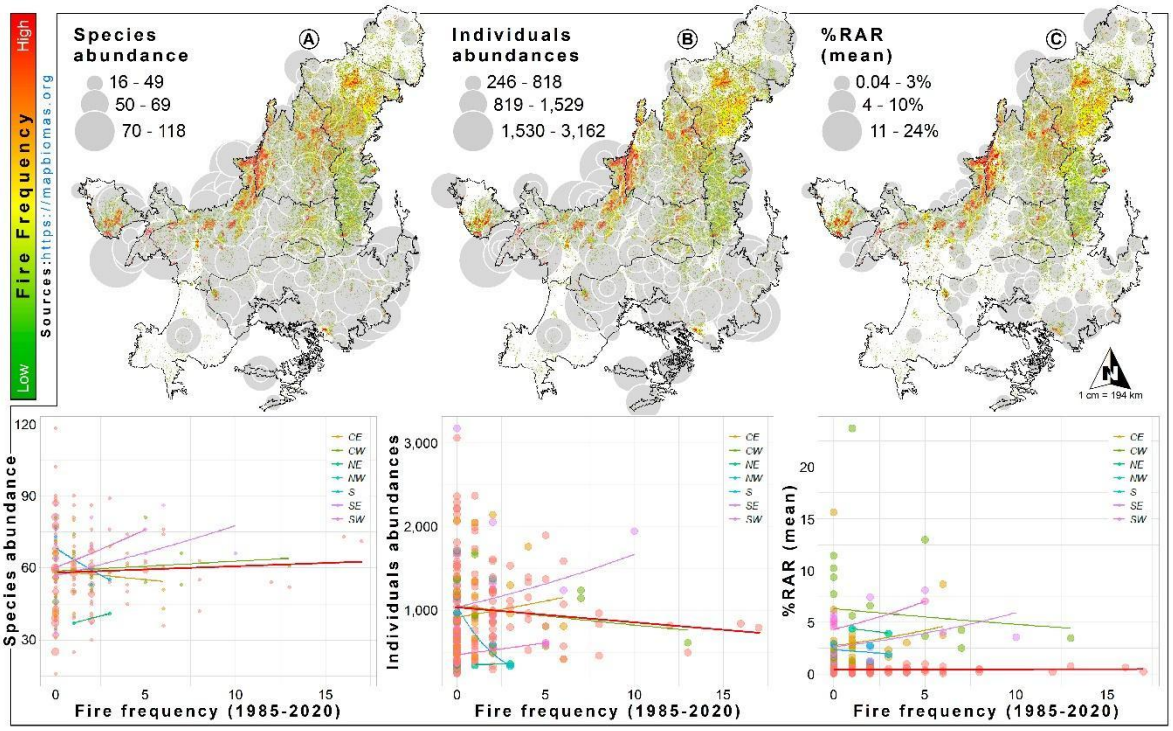
MS-2 (A - C): Distribuição de abundâncias classificadas (RAD). Em gradiente do branco (menores valores) ao preto (maiores valores) padrão espacial de respostas para da abundância relativa de cada espécie hiperdominante no Bioma Cerrado.



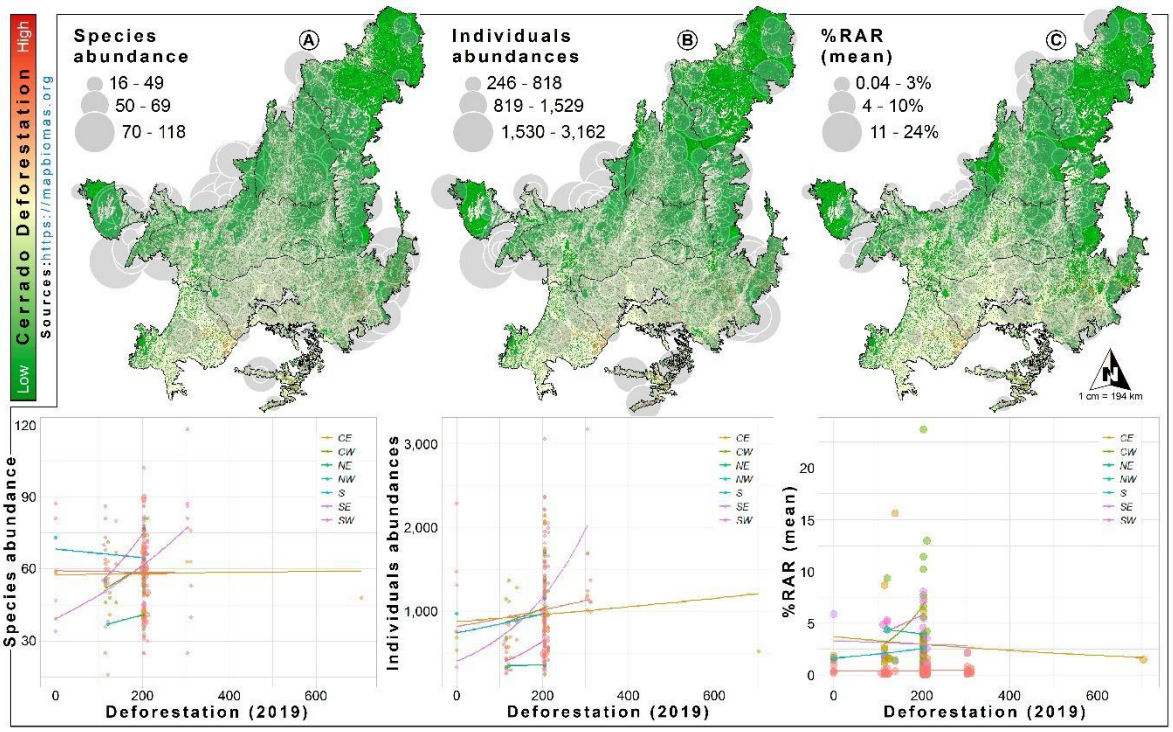
MS-3A: Frequência de fogo, riqueza e abundância de espécies. Distribuição espacial dos percentuais de riqueza e abundância de espécies hiperdominantes e raras (círculos cinza) dentro do Bioma Cerrado, sobrepostos aos distritos biogeográficos e às variações espaciais máximas (cor vermelha) e mínimas (cor verde) das frequências dos eventos de fogo.



MS-3B: Desmatamento, riqueza e abundância de espécies. Distribuição espacial dos percentuais de riqueza e abundância de espécies hiperdominantes e raras (círculos cinza) dentro do Bioma Cerrado, sobrepostos aos distritos biogeográficos e às variações espaciais máximas (cor verde) e mínimas (cor ocre claro) do desmatamento.



MS-4A: Frequência de fogo e padrões regionais de riqueza e abundância de espécies. Em círculos cinza, os gradientes de riqueza de espécies, abundância de indivíduos e abundância relativa média (RAR) em relação à frequência dos eventos de fogo, maiores valores em vermelho e menores valores em verde. Complementado com regressões lineares para avaliar a resposta regional dos distritos biogeográficos à variação dos eventos de fogo. As regiões representadas são centro-oeste (CW), centro-leste (CE), nordeste (NE), noroeste (NW), extremo norte (ExN), sul (S), sudeste (SE) e sudoeste (SW).



MS-4B: Desmatamento e padrões regionais de riqueza e abundância de espécies. Em círculos cinza, os gradientes de riqueza de espécies, abundância de indivíduos e abundância relativa média (RAR) em relação às variações espaciais máximas (cor verde) e mínimas (cor ocre claro) do desmatamento. Complementado com regressões lineares para avaliar a resposta regional dos distritos biogeográficos à variação do desmatamento. As regiões representadas são centro-oeste (CW), centro-leste (CE), nordeste (NE), noroeste (NW), extremo norte (ExN), sul (S), sudeste (SE) e sudoeste (SW).

MS-5: Parcelas para caracterizar a biodiversidade das árvores do Cerrado sentido. Sigla das 222 parcelas e fonte dos dados utilizados nas análises.

Parcelas	LAT	LONG	Fonte
AGB-01	-13.833333	-52.000001	
AGE-01	-15.516667	-47.533333	
ALTO	-14.0497778	-47.5124167	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
APG-01	-15.866667	-47.833333	
ARA-01	-12.94	-46.9	Lemos (2017)
ARA-02	-12.94	-46.942222	Lemos (2017)
ARG-01	-5.74874872	-48.1100269	
ATP-01	-14.000001	-47.333333	
BAL-01	-8.483333	-46.866667	Presente estudo (dados coletados por R. Haidar)
BAL-02	-8.683333	-46.633333	Presente estudo (dados coletados por R. Haidar)
BAL-03	-10.4659237	-47.6955409	Presente estudo (dados coletados por R. Haidar)
BAN-01	-8.78291651	-49.151723	
BAR-01	-12.4292	-51.0297	Marimon et al. (2008)
CCIP	-15.0203944	-57.5479083	ForestPlots.net
CCR-02	-16.050258	-57.49041	
CE-16	-6.10138899	-46.8091704	
CE-17	-3.44722054	-44.3285911	
CE-18	-14.666999	-54.899623	
CE-74	-18.8869	-49.0503	
CE-75	-19.7857	-45.17364	
CE-76	-19.5657	-46.65093	
CHV-01	-14.12	-47.73	ForestPlots.net
CNR-01	-13.250001	-51.833333	
COD-01	-6.9134818	-48.0117238	
COR	-13.531103	-45.400381	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
CPL-01	-8.07	-47.04	Lemos (2017)
CPL-02	-8.047778	-46.796667	Lemos (2017)
CR1	-14.1571389	-47.6071111	ForestPlots.net
CR2	-17.7950556	-48.6639722	ForestPlots.net
CR3	-13.7916111	-47.3949722	ForestPlots.net
CR4	-16.7918333	-47.573	ForestPlots.net
CR5	-15.7925833	-49.3431667	ForestPlots.net
CR6	-14.0315833	-49.0030556	ForestPlots.net

CR7	-17.66475	-52.2776944	ForestPlots.net
CR8	-16.6834722	-49.7591944	ForestPlots.net
CR10	-15.8036389	-48.82775	ForestPlots.net
CRR-01	-13.516667	-45.366667	
CRX-01	-11.0271432	-48.7933817	
CSE4	-15.655528	-57.213833	ForestPlots.net
CT1	-14.1424722	-47.7179444	ForestPlots.net
CT2	-17.7593333	-48.68525	ForestPlots.net
CT3	-13.7496111	-47.4143056	ForestPlots.net
CT4	-16.7253056	-47.6973611	ForestPlots.net
CT6	-14.0365278	-49.0497778	ForestPlots.net
CT7	-18.4828611	-52.0188611	ForestPlots.net
CT8	-16.6249444	-49.7847778	ForestPlots.net
CT10	-15.7977778	-48.8286111	ForestPlots.net
ESA-04	-15.6547389	-57.2142778	ForestPlots.net
ESA-06	-15.6588056	-57.2156944	ForestPlots.net
ESA-08	-15.6565278	-57.2167222	ForestPlots.net
FAG-01	-12.459167	-55.722778	
FAP-01	-14.319444	-51.020556	
FAR-03	-14.600001	-51.933333	
FBL-01	-13.143333	-55.666667	
FBV-01	-13.033333	-52.766667	
FCO-01	-13.300278	-58.371944	
FCT-01	-13.385278	-58.081389	
FFY-01	-15.362778	-55.191389	
FFZ-01	-12.994722	-52.013333	
FGR-01	-13.700861	-57.5985	
FLG-01	-13.0222222	-52.7777778	Presente estudo (dados coletados por Edson S. Lima)
FMM-01	-13.856389	-56.614722	
FNI-01	-16.512389	-47.562917	
FPC-01	-13.149722	-55.646111	
FRF-01	-13.866667	-55.076944	
FRP-02	-11.24	-51.69	ForestPlots.net
FRP-03	-11.100001	-45.300001	ForestPlots.net
FRX-01	-13.874167	-51.660556	
FSA-01	-12.5361111	-55.8702778	Presente estudo (dados coletados por Edson S. Lima)
FSH-01	-12.468056	-55.850833	
FSJ-01	-13.144694	-52.251861	ForestPlots.net
FVD-01	-13.43541	-52.384626	Presente estudo (dados coletados por Edson S. Lima)
GAU-03	-13.47775	-53.353417	ForestPlots.net
GNS-01	-15.266667	-48.666667	
GOV-02	-15.993909	-50.087157	ForestPlots.net
GRM-01	-11.4	-45.17	ForestPlots.net
GRM-02	-16.612889	-42.948694	ForestPlots.net
GSV-01	-15.166667	-45.750001	

INTER	-15.891672	-47.828969	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
JAV-01	-12.576965	-49.9009296	
JBBCV	-15.885751	-47.826024	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
LJD-01	-9.32206496	-48.8381628	
LST-01	-16.726389	-47.697028	
MAN-01	-11.4304219	-47.6974968	
MANSO-01	-15.216816	-55.998969	Presente estudo (dados coletados por Z. Finger)
MARA-01	-12.6631	-51.085	Marimon et al. (2008)
MS-01	-20.5072333	-54.6147667	Presente estudo (dados coletados por M. Bueno)
MEXU	-15.731889	-57.552889	ForestPlots.net
MMA-01	-8.08332919	-46.8400924	
MMA-02	-8.72226719	-47.5789626	
MTE-01	-10.63	-46.21	Lemos (2017)
MTE-02	-10.628611	-46.195833	Lemos (2017)
NAT-01	-10.215204	-48.362348	ForestPlots.net
NXV-01	-14.708121	-52.351854	ForestPlots.net
NXV-03	-14.70795	-52.354657	ForestPlots.net
NXV-05	-14.707926	-52.350044	ForestPlots.net
NXV-10	-14.712837	-52.350355	ForestPlots.net
NXV-11	-14.750001	-52.000001	ForestPlots.net
OK01-07	-17.783128	-48.677444	Raymundo et al. (2017)
OK01-19	-20.360363	-51.402866	Aragão et al. (2013)
OK01-27	-18.133136	-43.260816	Costa et al. (2021)
OK01-28	-13.592154	-52.068165	Nogueira et al. (2001)
OK01-36	-15.743142	-47.907082	Rossi et al. (1998)
OK01-38A	-14.739642	-45.920958	Oliveira (2014)
OK01-38B	-14.682021	-45.859811	Oliveira (2014)
OK01-41	-13.775209	-46.378938	Teixeira (2015)
OK01-45	-15.774987	-47.949991	Costa (2019)
OK01-47	-15.877807	-47.832585	Sarmento e Silva-Júnior (2006)
OK01-49	-15.950991	-47.918714	Medeiros et al. (2007)
OK02-06	-15.87608	-47.850358	Haidar et al. (2008)
OK02-21	-11.748777	-49.051757	Tavares (2017)
OK02-27Cui	-15.229951	-55.555296	Oestreich Filho (2014)
OK02-30	-15.950414	-47.922021	Azevedo (2014)
OK02-33A	-24.172235	-49.66185	Uhlmann et al. (1998)
OK02-33B	-24.181467	-49.665924	Uhlmann et al. (1998)
OK02-44	-15.957931	-47.919339	Almeida et al. (2014)
OK03-07Nat-R	-11.689248	-47.700618	Lemos (2013)
OK03-07Pal-R	-10.174747	-48.283638	Lemos (2013)
OK03-13	-7.011798	-47.46518	Medeiros et al. (2008)
OK03-22	-16.044337	-48.051089	Brant (2011)
OK03-32	-17.173093	-46.786107	Ferreira (2010)
OK03-43	-15.956845	-47.82801	Vieira (2018)

OK04-03	-17.786985	-48.672177	Lopes et al. (2011)
OK04-05A	-15.850772	-52.266617	Ribeiro et al. (2012)
OK04-05B	-15.85951	-52.250203	Ribeiro et al. (2012)
OK04-07	-15.980521	-50.09725	Rios (2018)
OK04-11	-20.855307	-46.029378	Torres et al. (2017)
OK04-16	-12.576775	-46.410654	Silva (2011)
OK04-17	-6.273604	-42.657557	Lindoso et al. (2009)
OK04-22	-4.12301	-42.184617	Lindoso (2008)
OK04-35	-17.390727	-48.06974	Cardoso et al. (2016)
OK04-38	-15.752558	-47.562466	Fernandes et al. (2013)
OK04-40	-11.589157	-49.029083	Silva-Neto et al. (2016)
OK05-08	-16.747153	-43.916151	Pereira et al. (2020)
OK05-30	-15.472825	-42.491039	Lima et al. (2012)
OK05-32	-20.509382	-54.615832	Bueno et al. (2013)
OK05-34	-16.361711	-58.30567	Morais et al. (2019)
OK05-45	-15.803154	-48.81837	Moura et al. (2010)
OK05-47	-16.416168	-44.003954	Campos et al. (2020)
OK05-48A	-17.892767	-51.669844	Silva et al. (2019)
OK05-48B	-17.755082	-51.537418	Silva et al. (2019)
OK06-11A	-18.373515	-45.332488	Giácomo et al. (2013)
OK06-11B	-18.362912	-45.322229	Giácomo et al. (2013)
OK06-22	-19.007418	-48.313353	Faleiro (2007)
OK06-25	-17.718619	-48.133141	Rios et al. (2020)
OK06-40	-19.691828	-52.397283	Pina et al. (2021)
OK06-43	-9.045196	-46.000858	Sampaio et al. (2018)
OK06-46A	-16.455989	-51.897593	Abreu et al. (2012)
OK06-46B	-16.44698	-51.896019	Abreu et al. (2012)
OK06-48	-15.998511	-43.087098	Pereira et al. (2013)
OK06-49	-12.566432	-47.986839	Rêgo et al. (2015)
OK07-08	-15.972521	-47.917809	Oliveira et al. (2019)
OK07-12	-12.055007	-48.578493	Coelho et al. (2017)
OK07-14	-15.939802	-47.860359	Andrade et al. (2002)
OK07-22	-19.252357	-44.399017	Balduíno et al. (2005)
OK07-41	-16.428822	-44.031009	Lima et al. (2021)
OK07-45A	-22.604737	-50.373239	Pinheiro e Durigan (2012)
OK07-45B	-22.584718	-50.375991	Pinheiro e Durigan (2012)
OK08-02	-18.796953	-52.491788	Schardong et al. (2020)
OK08-05	-15.884953	-47.830164	Miranda et al. (2013)
OK08-07	-7.323195	-47.590764	Medeiros e Walter (2012)
OK08-10	-16.632448	-48.661331	Araújo et al. (2012)
OK08-12	-15.617383	-46.444497	Nettesheim et al. (2010)
OK08-30A	-13.276128	-44.619719	Miranda et al. (2017)
OK08-30B	-12.37741	-45.031093	Miranda et al. (2017)
OK08-32	-12.538076	-60.400821	Miranda et al. (2006)
OK08-38A	-15.636473	-48.032069	Santana e Imaña-Encinas (2010)

OK08-38B	-16.60886	-49.259155	Santana e Imaña-Encinas (2010)
OK08-40	-16.190842	-48.1993	Medeiros et al. (2005)
OK08-49	-16.382486	-48.944776	Carvalho e Marques-Alves (2008)
OK09-12	-13.630705	-58.183645	Costa et al. (2014)
OK09-22	-15.53082	-47.594492	Paula et al. (2007)
OK09-27	-19.462707	-44.183923	Pereira et al. (2013)
OK09-33	-15.7985	-49.332944	Abreu et al. (2012)
OK09-46	-15.498069	-48.103217	Paula et al. (2009)
OK10-02	-22.190206	-47.900534	Durigan et al. (2002)
OK10-04	-15.952553	-47.922486	Walter e Guarino (2006)
OK10-07	-13.991594	-52.040355	Felfili et al. (2002)
OK10-22	-19.16866	-48.402084	Costa e Araújo (2001)
OK10-29	-3.377962	-42.590449	Imaña-Encinas e Paula (2003)
OK10-30	-15.766944	-47.854353	Assunção e Felfili (2004)
OK10-39	-15.630732	-47.944721	Sinimbu et al. (2007)
PAL-01	-12.6995025	-46.3394629	
PCV-01	-13.833333	-47.400001	
PEA-01	-12.3097	-51.9228	Marimon et al. (2008)
PEP-01	-15.820129	-48.879032	ForestPlots.net
PEP-02	-15.787535	-48.829815	ForestPlots.net
PIM-01	-10.7155118	-49.4502069	
PIR-01	-6.16376899	-47.9725309	
PLM-01	-10.22	-48.36	
PNB-01	-15.616667	-47.900001	ForestPlots.net
PNCV	-14.139194	-47.767389	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
PNT-01	-15.600833	-47.658611	
POA-02	-10.795583	-51.82175	ForestPlots.net
PRT-01	-17.000001	-46.750001	
PTC-01	-18.783333	-46.333333	
RBM-01	-10.4355952	-48.8143145	
RDV-01	-12.749556	-45.94075	
RPT-02	-18.132217	-43.358674	
SAT-02	-10.39875	-50.64275	ForestPlots.net
SAV-01	-12.1782533	-48.0116868	
SD	-12.705206	-45.814578	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
SDR-01	-16.0245278	-50.0658333	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
SDT-01	-16.0280278	-50.0678611	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
SEC-01	-19.36	-43.62	ForestPlots.net
SEC-02	-19.363389	-43.616472	ForestPlots.net
SEC-03	-19.37	-43.62	ForestPlots.net
SEV-02	-17.789	-43.639	ForestPlots.net
SIL	-16.635056	-48.649722	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
SMT-01	-12.81893	-51.769614	ForestPlots.net
SMT-03	-12.834066	-51.765334	ForestPlots.net
SON-01	-10.598807	-46.5739226	

SOR-01	-12.804028	-55.976222	ForestPlots.net
SRM-01	-13.566667	-48.233333	
STA-01	-11.5853957	-48.9673487	
STT-01	-12.5781377	-48.6163312	
TER-01	-13.62	-46.28	ForestPlots.net
TOC-01	-7.81356482	-47.9425448	
TOC-02	-13.0011248	-48.5337229	
VALE	-15.9053845	-47.8363773	Presente estudo (dados coletados por S. Miranda)
ZEN-CDG	-15.233245	-55.539663	Presente estudo (dados coletados por Z. Finger)
ZEN-SAL	-15.938391	-55.668458	Presente estudo (dados coletados por Z. Finger)

MS-5: Unidades de conservação do Cerrado sentido restrito e das espécies hiperdominantes. As unidades de conservação identificadas respondem às Áreas de Proteção Ambiental (APA), Parque Estadual (PE), Parque Nacional (PN), Estação Ecológica (EE) e Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) identificadas dentro do Cerrado. Detalham-se as áreas e posições geográficas de cada uma e o quanto que conservam (valor percentual) da riqueza de espécies e abundancia de das árvores do Cerrado sentido restrito e das 30 espécies hiperdominantes identificadas.

	Unidades de conservação	Área (ha)	LAT	LONG	Cerrado sentido restrito				Cerrado sentido restrito hiperdominante			
					Riqueza	Conservação (%)	N	Conservação (%)	Riqueza	Conservação (%)	N	Conservação (%)
APs	APA do Planalto Central	503422	-15,84	-4,.83	151	25,8	26350	12,0	29	96,7	13794	13,3
	APA de Pouso Alto	839499	-13,92	-47,5	158	27	7639	3,5	27	90	2214	2,1
	APA da Serra Dourada	37041	-16.00	-50,08	157	26,8	3732	1,7	28	93,3	1646	1,6
	PE da Serra de Caldas Novas	12159	-17,78	-48,67	102	17,4	5833	2,7	25	83,3	2884	2,8
	PN da Chapada dos Veadeiros	240586	-14,07	-47,58	139	23,8	3609	1,6	23	76,7	1449	1,4
	PE da Serra dos Pirineus	2837	-15,8	-48,84	95	16,2	4151	1,9	19	63,3	1313	1,3
	APA Morro da Pedreira	131770	-19,36	-43,62	95	16,2	4561	2,1	20	66,7	1515	1,5
	EE Serra das Araras	27160	-15,65	-57,22	60	10,3	2879	1,3	18	60	1336	1,3
	PE da Serra Azul	11007	-15,85	-52,26	90	15,4	2867	1,3	25	83,3	1071	1
	EE de Pirapitinga	1384	-18,37	-45,33	79	13,5	3098	1,4	27	90	1587	1,5
	APA da Serra da Jibóia	17162	-16,65	-49,77	77	13,2	2358	1,1	24	80	1505	1,5
	Floresta Nacional de Silvânia	486	-16,63	-48,65	84	14,4	2281	1	25	83,3	1192	1,2

	PE da Lapa Grande	15373	-16,74	-43,92	118	20,2	1693	0,8	25	83,3	645	0,6
	PN de Brasília	42356	-15,63	-48.00	82	14	801	0,4	19	63,3	211	0,2
	APA da Escarpa Devoniana	414788	-24,17	-49,66	31	5,3	1701	0,8	8	26,7	765	0,7
	PN das Sempre-Vivas	124156	-17,78	-43,64	90	15,4	885	0,4	21	70	314	0,3
	EE de Assis	1748	-22,59	-50,37	67	11,5	2037	0,9	11	36,7	89	0,1
	PN Grande Sertão Veredas	230854	-15,16	-45,75	63	10,8	778	0,4	23	76,7	497	0,5
	Floresta Nacional de Paraopeba	203	-19,25	-44,4	70	12	1808	0,8	22	73,3	863	0,8
	APA do Lago Paranoá	16071	-15,76	-47,85	54	9,2	818	0,4	21	70	457	0,4
	PE Terra Ronca	56983	-13,69	-46,33	52	8,9	967	0,4	11	36,7	513	0,5
	APA do Rio Preto	1146882	-11,1	-45,3	48	8,2	528	0,2	17	56,7	311	0,3
	APA Serra do Lajeado	111883	-10,17	-48,28	73	12,5	839	0,4	17	56,7	372	0,4
	APA Chapada dos Guimarães	253442	-15,21	-56.00	53	9,1	1252	0,6	17	56,7	390	0,4
	PE do Rio Preto	12185	-18,13	-43,36	42	7,2	489	0,2	15	50	159	0,2
	APA do Jalapão	308331	-10,59	-46,57	38	6,5	292	0,1	14	46,7	187	0,2
	RDS Nascentes Geraizeiras	38177	-15,47	-42,49	39	6,7	434	0,2	12	40	284	0,3
	APA Corumbataí, Botucatu e Tejupá	274910	-22,19	-47,9	40	6,8	1114	0,5	9	30	242	0,2
	PE de Grão Mogol	28391	-16,61	-42,95	60	10,3	1104	0,5	11	36,7	74	0
TIs	Pimentel Barbosa	327594	-13,25	-51,83	86	14,7	1237	0,6	25	83,3	608	0,6

Tirecatinga	130879	-13,30	-58,37	56	9,6	542	0,2	18	60	176	0,2
Utiariti	409666	-13,63	-58,18	71	12,1	793	0,4	18	60	392	0,4

MS-6: Famílias hiperdominantes do Cerrado sentido restrito. Riqueza de espécie e abundância de árvores hiperominantes do Cerrado sentido restrito com as principais espécies com maior dominância dentro de cada família. As seis primeiras famílias representam mais da metade de todas as árvores do Cerrado sentido restrito.

Famílias	Riqueza	N	Principais espécies dominantes	
Vochysiaceae	21	37261	*Qualea grandiflora*	
Fabaceae	96	35393	*Hymenaea stigonocarpa*	
Malpighiaceae	22	12791	*Byrsonima coccolobifolia*	
Myrtaceae	63	11903	*Eugenia dysenterica*	>50%
			Curatella americana	
Dilleniaceae	3	11036	*Davilla elliptica*	
			Davilla grandiflora	
Ochnaceae	6	7280	*Ouratea hexasperma*	
Calophyllaceae	9	7235	*Kielmeyera coriacea*	
Melastomataceae	27	7072	*Miconia albicans*	
Apocynaceae	18	6396	*Aspidosperma tomentosum*	
Erythroxylaceae	10	5087	*Erythroxylum suberosum*	

Capítulo 2 – Distribuição espaço-temporal e estado de conservação de árvores hiperdominantes do Cerrado – Spatial-temporal distribution and conservation status of hyperdominant trees in the Cerrado

A ser submetido na revista: Biodiversity and Conservation

HIGHLIGHTS

- Os registros de ocorrência das espécies hiperdominantes do Cerrado (EHCs) atuam como proxies na estimativa dos padrões espaço-temporais das savanas sul-americanas.
- As EHCs apresentam padrões de distribuição com elevada fidelidade espacial confirmada a partir da validação das nossas predições.
- As predições espaço-temporais das EHCs se equilibram nas perdas e conquistas de novos nichos e a adequabilidade ambiental parece responder com independência às mudanças climáticas futuras.
- O clima atua como uma barreira ambiental que limita o avanço das fitofisionomias savânicas do Cerrado sobre a Amazônia.

Resumo

O Cerrado, a maior savana tropical, é representado por 30 espécies com dominâncias superiores a 50% de todas as espécies (hiperdominância). Os serviços ecossistêmicos fornecidos por este bioma não são consistentes com as prioridades de conservação, sujeitas a decisões baseadas na ameaça e não na oportunidade. Os padrões de distribuição e os limites de adequação ambiental das savanas sul-americanas e do Cerrado são incertos, bem como as respostas espaciais às mudanças climáticas. Com modelos de distribuição de espécies (MDEs) esperamos aprofundar nossa compreensão dos padrões espaço-temporais das 30 espécies hiperdominantes do Cerrado (EHC) e determinar os efeitos das mudanças climáticas. Nossos objetivos são: 1) calcular e validar se os nichos realizados das EHC, estimados a partir de MDEs, poderiam atuar como proxies na caracterização das savanas sul-americanas; 2) avaliar os efeitos das mudanças climáticas nos padrões futuros de distribuição espacial das EHC e, 3) determinar o estado de conservação atual das 30 EHC. Aplicamos diferentes algoritmos de MDEs para estimar a partir de variáveis climáticas os padrões presentes e futuros de adequação ambiental para as 30 EHC. A partir das ocorrências de EHC identificamos os padrões de adequação ambiental, presente e futuro, das savanas sul-americanas. A conservação destas espécies varia de 8,9% em áreas protegidas a 8% em terras indígenas. Devido à associação errônea que toda árvore faz parte de uma floresta e a falta de reconhecimento de outras fisionomias, os interesses regionais de conservação estão focados na Amazônia, ignorando que o Cerrado apresenta as maiores taxas de conversão de terras e os menores níveis de conservação. Porém, com 57% do Cerrado em terras privadas, a conservação deve surgir do interesse socioeconômico particular para resultar em um objetivo ecológico geral.

Palavras-chave: Cerrado, hiperdominância, modelos de distribuição de espécies, MDEs, savanas, conservação; variáveis climáticas

Capítulo 2 – Distribuição espaço-temporal e estado de conservação de árvores hiperdominantes do Cerrado – Spatial-temporal distribution and conservation status of hyperdominant trees in the Cerrado

Abstract

The Cerrado biome, the largest tropical savanna, is represented by 30 species with dominance greater than 50% of all species (hyperdominance). The ecosystem services provided by this biome are inconsistent with conservation priorities and are subject to decisions based on threat rather than opportunity. The distribution patterns and limits of environmental suitability of the South American savannas and the Cerrado are uncertain, as are the spatial responses to climate change. With species distribution models (MDEs) we hope to deepen our understanding of the spatiotemporal patterns of the 30 hyperdominant species of the Cerrado (EHC) and determine the effects of chimate change. Our objectives are: 1) to calculate and validate whether the realized EHC niches, estimated from MDEs, could act as proxies in the characterization of South American savannas; 2) to assess the effects of climate change on future patterns of spatial distribution of EHCs and, 3) to determine the current conservation status of the 30 EHCs. We apply different DEM algorithms to estimate from climatic variables the present and future patterns of environmental suitability for the 30 EHC. Based on the EHC occurrences, we identified the present and future environmental suitability standards of the South American savannas. The conservation of these species varies from 8.9% in protected areas to 8% in indigenous lands. Due to the erroneous association that every tree is part of a forest and the lack of recognition of other physiognomies, regional conservation interests are focused on the Amazon, ignoring that the Cerrado has the highest rates of land conversion and the lowest levels of conservation. However, with 57% of the Cerrado on private land, conservation must arise from particular socio-economic interest to result in an overall ecological objective.

Keywords: Cerrado, hyperdominance, species distribution models, SDMs, savannas, conservation; climatic variables

1. Introdução

O Cerrado, um domínio fitogeográfico megadiverso, representa o maior ecossistema de savana do mundo, um importante *hotspot* de biodiversidade neotropical e o maior centro de endemismo do Brasil (Myers et al. 2000; Ratter et al. 2003; Colli et al. 2020; Vasconcelos et al. 2020; Marques et al. 2022). Processos paleoclimáticos históricos, com predominância de climas frios e secos, levaram à contração do Cerrado em direção ao sul e à expansão em direção ao Atlântico e ao Equador, com o estabelecimento de refúgios de flora e fauna na região central do Cerrado (Kohler et al. 2010; Bueno et al. 2017; Pfeilsticker et al. 2021).

A dinâmica ambiental histórica modela a distribuição espacial heterogênea da riqueza de espécies e abundância de indivíduos; 30 espécies hiperdominantes do Cerrado (EHC), com abundâncias >50% de todos os táxons, foram registradas para o Cerrado (Ratter et al. 2003; Cap. 1). As savanas tropicais estão passando por rápidas conversões que simplificam os serviços ecossistêmicos (Resende et al. 2019; Colman et al. 2022). Nos últimos 30 anos, ~140000 km^2 de vegetação nativa foram convertidos para agricultura e pecuária, restando apenas 57% da vegetação nativa do Cerrado (Grande et al. 2020; Overbeck et al. 2022). Modelos de distribuição de espécies (MDEs) combinam registros de ocorrência com variáveis ambientais para prever padrões espaço-temporais de adequação ambiental, permitindo aproximar o nicho realizado das espécies alvo (Elith e Leathwick 2009; Alvarez et al. 2022).

As espécies arbóreas do Cerrado se enquadram na função abundância-ocupação, com espécies raras localmente escassas e geograficamente restritas e com espécies hiperdominantes, localmente abundantes e com maiores larguras de nicho (Cap. 1; Soulé 1973; Gaston et al. 2000; Pinho et al. 2022). De fato, para o Cerrado, foram confirmados núcleos de hiperdominância acoplados à hipótese núcleo-periferia (HNP), onde a diversidade e abundância de uma espécie diminuem à medida que a distância do centro da área de distribuição aumenta (Cap. 1; Soulé 1973; Gaston et al. 2000; Pfeilsticker et al. 2021). Assim a HNP pode ser ecológica [definida por variáveis bionômicas e cenopéticas (Soberón 2007)], geográfica (definida pelo geoposicionamento) ou histórica ao considerar a estabilidade espaço-temporal das áreas ambientalmente adequadas (Pfeilsticker et al. 2021).

As mudanças climáticas quaternárias estruturaram centros de maior diversidade genética e riqueza de espécies em áreas climaticamente estáveis durante o Pleistoceno: os refúgios de fauna e flora (Bueno et al. 2017; 2018; Buzatti et al. 2018; Alvarez et al. 2021). A hipótese de refúgio explica os altos níveis de endemismo no Cerrado (>40%, Myers et al. 2000) especialmente na região central do Bioma (centros de endemismo, Françoso et al.

2020; Vasconcelos et al. 2020). Os centros de endemismo do Cerrado são estruturados por fatores ambientais (edáfico-climáticos) e processos de especiação mediados pelo fogo, herbivoria e distúrbios antropogênicos, integrados na teoria de estados estáveis alternativos (Beisner et al. 2003; Simon et al. 2009; Bueno et al. 2018; Pausas e Bond 2021; Overbeck et al. 2022). A complexidade é uma característica inerente aos ecossistemas herbáceos e os gradientes de hiperdominância núcleo-periferia criam transições de paisagem, ecótonos que respondem como estados estáveis alternativos (Soulé 1973; Gaston et al. 2000; Beisner et al. 2003; Pausas e Bond 2021; Overbeck et al. 2022).

As savanas neotropicais são amplamente distribuídas e incluídas em biomas climaticamente contrastantes, como a Amazônia, onde manchas de savana são relatadas dentro do Corredor Seco Amazônico estabelecido desde o Último Interglacial (ver Overbeck et al. 2022). O Cerrado representa o maior ecossistema de savana neotropical, e mesmo que os padrões de riqueza e distribuição de espécies arbóreas do Bioma já tenham sido avaliados sob diferentes perspectivas e com dissimiles variáveis, a maioria concorda que as condições climáticas (maiores escalas espaciais) e edáficas (menores escalas espaciais) aportam os maiores efeitos estruturantes sobre sua estrutura e composição (Ratter et al. 2003; Bueno et al. 2018; Elias et al. 2019; Alvarez et al. 2022). Assim, conhecer as distribuições espaço-temporais das espécies é essencial para projetar estratégias ecológicas responsáveis pelos processos de geração e manutenção da biodiversidade de árvores (Hortal et al. 2015; Arroyo-Rodríguez et al. 2020; Marques et al. 2020) e as estratégias ecológicas, derivadas das relações entre características funcionais e fatores ambientais, atuam como um elo mecânico entre os processos biológicos fundamentais e as dinâmicas das comunidades (Dantas e Pausas 2020; Pfeilsticker et al. 2021; De Souza et al. 2022).

Das 58497 espécies de árvores registradas em todo o mundo, 17500 espécies estão em perigo de extinção, 2800 espécies estão em estado crítico e 142 extintas (Irwin et al. 2022). No Brasil, as unidades de conservação, que incluem terras públicas (APs), terras privadas e terras indígenas (TIs), permitem a conservação da biodiversidade (Resende et al. 2019; Alvarez et al. 2021; Colman et al. 2022), da cobertura vegetal (Françoso et al. 2016; 2020), dos serviços ecossistêmicos (Resende et al. 2019; Arroyo-Rodríguez et al. 2020), do solo e recursos hídricos (Marimon-Junior et al. 2019; Colman et al. 2022), de biomas (Pausas e Bond 2021; Overbeck et al. 2022) e, da cultura e economia regional e mundial (Deutsch e Fletcher 2022). Para o Cerrado, foram estimadas perdas significativas de vegetação nativa derivadas da expansão da fronteira agrícola (Li et al. 2021; Colman et al. 2022), principalmente nos estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia (região do MATOPIBA).

Cerca de 47% da vegetação nativa do Cerrado já foi convertida para outros usos, em taxas superiores às relatadas para a Amazônia, e espera-se que até 2030 o Cerrado prevaleça exclusivamente em unidades de conservação (Françoso et al. 2020). Françoso et al. (2015) estimaram que apenas 8% da vegetação remanescente do Cerrado está contida em unidades de conservação, em um padrão similar ao que achamos no primeiro capítulo. Apesar das diferentes abordagens para a conservação do Cerrado (Buzatti et al. 2018; Diniz-Filho et al. 2020; Vasconcelos et al. 2020), a distribuição heterogênea das ações antrópicas e da biodiversidade dificulta as políticas regionais de conservação (Françoso et al. 2016; 2020). A conservação do Cerrado não está planejada, visto que as unidades de conservação são estabelecidas de maneira oportunista, representando um cenário de conservação reativo, com decisões baseadas em ameaças e não em oportunidades de planejamento e ação (Françoso et al. 2020).

As espécies hiperdominantes são arquitetas de paisagens e biomas, onde uma maior dominância aumenta e garante de maneira proporcional a manutenção dos processos vitais dos ecossistemas (Capítulo 1; ter Steege et al. 2013; De Souza et al. 2022). Os padrões de distribuição e os gradientes de dominância e de endemismo destas espécies respondem a processos biogeográficos históricos (refúgios: Bueno et al. 2017; Vasconcelos et al. 2020; Pfeilsticker et al. 2021) e a fatores endógenos atuais (ações antrópicas e fogo: Li et al. 2021; Durigan 2020; Deutsch e Fletcher 2022). No entanto, os processos que modelam a distribuição de espécies e abundâncias ainda apresentam lacunas de conhecimento que dificultam os esforços de conservação das savanas neotropicais, visto que elas apresentam altas taxas de conversão de terras e baixos níveis de conservação (Arroyo-Rodríguez et al. 2020; Colli et al. 2020; Diniz-Filho et al. 2020; Marques et al. 2020; Overbeck et al. 2022).

A partir dessas informações, questiona-se se as 30 EHCs que representam o Cerrado conseguem atuar como proxies para calcular os nichos realizados e representar os limites ambientais dos ecossistemas savânicos sul-americanos? Se os efeitos negativos sobre o Cerrado são principalmente antrópicos (Li et al. 2021), e as EHCs apresentam estratégias ecológicas eficientes frente a eventos extremos de seca e fogo (Durigan 2020), será que as mudanças climáticas futuras (Hofmann et al. 2021) poderão afetar os padrões espaço-temporais de distribuição e largura de nicho das EHCs? Sabendo que a vegetação remanescente do Cerrado está contido em apenas 8% das unidades de conservação do Brasil (Françoso et al. 2015; 2020) e que os padrões espaciais de distribuição poderiam não depender das mudanças climáticas, quanta adequabilidade ambiental das EHCs é contido e será contido potencialmente frente às mudanças climáticas? Para responder às questões

acima os nossos objetivos são: 1) calcular e validar se os nichos realizados das EHC, estimados a partir de MDEs, poderiam atuar como proxies na caracterização das savanas sul-americanas; 2) avaliar os efeitos das mudanças climáticas nos padrões futuros de distribuição espacial das EHC e, 3) determinar o estado de conservação atual das 30 EHC.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O Brasil é o país com maior riqueza de flora do mundo (BFG 2022). As savanas são um dos principais biomas neotropicais e o Cerrado é a savana com as maiores contribuições para a biodiversidade global (Cap. 1; Myers et al. 2000; Overbeck et al. 2022). As savanas do Brasil ocorrem em uma ampla gama de condições climáticas, geralmente com longa estação seca, temperaturas oscilando de 18°C a 28°C e precipitação variando de 800 a mais de 2000 mm por ano (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Alvares et al. 2013). As diferentes fitofisionomias savânicas ocorrem em solos pobres em nutrientes, principalmente do tipo Latossolo ou em solos areno-quartzosos, com presença também em solos calcários mais ricos (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Bueno et al. 2018; Elias et al. 2019; Marimon-Junior et al. 2019). Em relação à topografia, as savanas do Brasil estão associadas, principalmente, aos planaltos da região central onde o clima é do tipo Aw (Alvares et al. 2013). O Cerrado apresenta elevada rotatividade de espécies com mudanças drásticas dependendo dos gradientes ambientais (Bueno et al. 2018; Devecchi et al. 2020; Elias et al. 2019). A paisagem é representada por mosaicos com diferentes densidades de cobertura de espécies lenhosas, com fitofisionomias que vão desde campos abertos sem árvores (campo limpo) até florestas densas (cerradão) que, devido à perda de material inflamável, não são classificadas como savana (Ribeiro e Walter 2008; Bueno et al. 2018). Independentemente da fisionomia, a maioria são espécies perenes, intolerantes à sombra que co-evoluíram com eventos de fogo (Simon et al. 2009), predação por megafauna (Dantas e Pausas 2020) ou fatores edafoclimáticos restritivos (Elias et al. 2019; Marimon-Junior et al. 2019).

2.2. Coleta e edição de registros de ocorrência

Selecionamos as 30 espécies hiperdominantes do Cerrado (EHC) como espécies indicadoras, individualmente e também considerando todas elas como uma única espécie, para identificar condições de habitat, mudanças ambientais e respostas espaço-temporais de ocorrência (Cap. 1; De Cáceres et al. 2012; Pfeilsticker et al. 2021). Os registros de ocorrência (OCCs) foram obtidos de parcelas de inventários de vegetação localizadas dentro

dos limites geográficos do Cerrado (MAPBIOMAS v.7.0: https://mapbiomas.org). Foram considerados apenas indivíduos com diâmetro à altura de 30 cm do solo (DAS30) ≥ 5 cm. Consideramos exclusivamente parcelas não afetadas por enchentes ou por variações do lençol freático e que permitiriam caracterizar o Cerrado sentido restrito, que inclui as fitofisionomias de cerrado ralo, cerrado rupestre, cerrado típico e cerrado denso (Ratter et al. 2003; Ribeiro e Walter 2008). Para melhorar a representatividade do Cerrado, ampliando a qualidade e a quantidade de dados, complementamos os OCCs a partir de dados públicos extraídos de 120 publicações científicas. Após a correção e filtragem de erros tipográficos e de sinonímia incorporamos um total final de 4006 OCCs distribuídos heterogeneamente dentro do Bioma e entre as espécies modeladas (Tab. 1).

Tab. 1. Dados de entrada e saída aos modelos de distribuição de espécies (MDEs). Registros de ocorrência para gerar os MDEs (OCCs-MDEs) e registros de ocorrência obtidos desde a plataforma *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) para validar as predições (porcentagem de OCCs sobrepostas às predições binárias). Para cada espécie os valores dos tamanhos em número de células e superfície, junto com os valores de sobreposição das predições binárias as áreas protegidas (APs) e terras indígenas (TIs).

Espécies	**OCCs-MDE**	**OCCs-GBIF**	**Validação (OCCs - % sobreposição)**	**Tamanho de nicho (células - km²)**		**Unidades de consevação**			
						Células em TIs	**TIs (%)**	**Células em APs**	**APs (%)**
Qualea grandiflora	200	373	287 - 76,9	188340	828696	15390	8,2	19266	10,2
Qualea parviflora	198	336	288 - 85,7	223760	984544	19432	8,7	23238	10,4
Byrsonima coccolobifolia	181	617	480 - 77,8	270236	1189038	21252	7,9	25020	9,3
Pouteria ramiflora	170	345	268 - 77,7	258801	1138724	22769	8,8	27398	10,6
Hymenaea stigonocarpa	170	345	251 - 72,7	178313	784577	14545	8,2	14022	7,9
Bowdichia virgilioides	167	1002	483 - 48,2	237904	1046777	21336	9,0	23629	9,9
Connarus suberosus	165	278	241 - 86,7	217246	955882	15228	7,0	18071	8,3
Lafoensia pacari	165	326	215 - 65,95	251721	1107572	20867	8,3	26033	10,3
Roupala montana	159	781	303 - 38,8	223928	985283	18119	8,1	19614	8,8
Kielmeyera coriacea	154	301	271 - 90,03	201191	885240	14407	7,2	16047	8,0
Caryocar brasiliense	141	192	181 - 94,27	184695	812658	13095	7,1	14987	8,1
Vatairea macrocarpa	141	69	51 - 73,.91	179490	789756	16210	9,0	17211	9,6
Aspidosperma tomentosum	137	632	516 - 81,65	158346	696722	10440	6,6	12876	8,1
Davilla elliptica	135	437	380 - 86,96	160251	705104	13265	8,3	12040	7,5
Qualea multiflora	135	263	227 - 86,31	152532	671140	12823	8,4	11201	7,3
Ouratea hexasperma	134	198	127 - 64,14	151866	668210	13275	8,7	13106	8,6
Tachigali vulgaris	133	147	103 - 70,07	207095	911218	18346	8,9	21157	10,2
Salvertia convallariodora	132	90	67 - 74,44	174032	765740	15671	9,0	18210	10,5
Plathymenia reticulata	126	383	248 - 64,75	199351	877144	19606	9,8	19022	9,5

Erythroxylum suberosum	122	408	261 - 63,97	184405	811382	12775	6,9	14543	7,9
Byrsonima pachyphylla	120	276	240 - 86,96	153683	676205	13835	9,0	13601	8,9
Curatella americana	118	764	286 - 37,44	198767	874574	17721	8,9	17272	8,7
Stryphnodendron adstringens	115	137	103 - 75,18	130111	572488	7837	6,0	7119	5,5
Xylopia aromatica	115	1295	323 - 24,94	230738	1015247	19074	8,3	22611	9,8
Dalbergia miscolobium	107	303	234 - 77,23	188281	828436	14982	8,0	17071	9,1
Eugenia dysenterica	99	184	128 - 69,57	135338	595487	11122	8,2	9157	6,8
Astronium fraxinifolium	91	397	237 - 59,7	182849	804535	14283	7,8	17224	9,4
Terminalia argentea	76	179	137 - 76,54	183690	808236	15186	8,3	14584	7,9
Byrsonima crassifolia	71	1452	575 - 39,6	249020	1095688	23839	9,6	25189	10,1
Hirtella ciliata	29	174	77 - 44,25	69129	304167	3135	4,5	6168	8,9

2.3. Parametrização, modelagem e avaliação

Para visualizar as distribuições espaciais de abundâncias em cada parcela e os esforços de amostragem registrados para o Cerrado (Fig. 1), aplicamos desde a plataforma de livre aceso QGIS versão 3.26.3 (QGIS.org 2020) uma análise de densidade de kernel (Kernel Density Estimation – KDE). Para as predições no cenário atual utilizamos as 19 variáveis ambientais (VAs) da plataforma WorldClim (https://www.worldclim.org). Para as projeções futuras (período 2041–2060) utilizamos os modelos de circulação global CCSM4, MPI-ESM-P e MIROC-ESM [Representative Carbon Pathway (RCP) = 8,5]. Escolhemos o RCP-8,5, o cenário mais extremo de emissões contínuas de gases de efeito estufa, devido ao contexto climático global e às ações humanas intensificadas em frequência e intensidade (Schwalm et al. 2020). O RCP-8,5 foi adotado pelo Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas em 2004 e representa o cenário mais pessimista e provável para projeções até o ano 2100, simulando o caminho responsável pelas mudanças climáticas globais mais severas (Schwalm et al. 2020; Hofmann et al. 2021).

Incorporamos as VAs com resolução espacial de ~5 km (no Equador), essa resolução permite representar a dinâmica climática e as respostas da flora na escala macroecológica (Barve et al. 2011; Alvarez et al. 2022). Padronizamos todos as VAs (média zero e |1| desvio padrão) e delimitamos a extensão espacial aos limites geográficos sul-americanos, para não limitar o cálculo da adequação ambiental das espécies alvo (Soberón et al. 2007; Barve et al. 2011). Aplicamos a análise de componentes principais (PCA) para diminuir a multicolinearidade das VAs (De Marco e Nóbrega 2018), projetamos os coeficientes lineares do cenário presente no cenário futuro e usamos os primeiros oito eixos do PCA (explicaram o 95% da variação).

Embora o uso de um único algoritmo seja suficiente para modelar a distribuição espacial das espécies (Alvarez et al. 2020; Zhang et al. 2022), utilizamos a abordagem de modelagem ensamblada, para que os *overfits* e *underfits* nas predições dos algoritmos permitissem representar os limites máximo e mínimo de adequação ambiental das espécies alvo (Barve et al. 2011). Considerando o elevado desempenho dos algoritmos da família de MDEs (Elith et al. 2006), selecionamos os algoritmos MaxEnt (ME), Support Vector Machine (SVM) e Random Forest (RF). Executamos os algoritmos da plataforma R (R Development Core Team 2020: http://www.R-project.org) do pacote ENMTML (de Andrade et al. 2020: https://github.com/andrefaa/ENMTML). Delimitamos as pseudo-ausências ambientalmente, a partir da menor adequação ambiental calculada pelo algoritmo Bioclim (ver de Andrade et al. 2020). Treinamos os algoritmos com 70% dos dados e os

avaliamos com os 30% restantes, executando 10 réplicas para cada algoritmo. Configuramos todos os MDEs da maneira mais simples, reduzindo a incerteza dos resultados associados às configurações paramétricas (ver Alvarez et al. 2022). Aplicamos ME usando recursos lineares com parâmetros padrões, 1.000 iterações, 10.000 pontos de fundo e saída logística. Ajustamos RF usando 500 árvores e configuramos o SVM de maneira padrão, usando a função linear de kernel com saída probabilística. Usamos os pacotes dismo (Hijmans et al. 2017) para executar ME, kernlab para SVM (Karatzoglou et al. 2004) e randomForest para RF (Liaw e Wiener 2002).

Cortamos as matrizes de adequação de cada algoritmo usando o *lowest presence training threshold* (LPT). As predições binárias permitiram identificar as áreas de presença/ausência das espécies 30 EHCs na América do Sul (Barve et al. 2011). Com base no consenso da média ponderada, montamos as matrizes de adequação para os cenários atual e futuro (de Andrade et al. 2020). Para produzir uma distribuição final para cada espécie, aplicamos um método de consenso, geramos as predições considerando todos os modelos com valores de *true skill statistic metric* (TSS: Allouche et al. 2006) maiores que o valor médio de TSS. Avaliamos o desempenho dos modelos utilizando a métrica TSS, que varia entre -1 e 1, onde os modelos que atingem valores de 0.5 ou superiores são considerados adequados. Para complementar a avaliação do TSS, também utilizamos a área abaixo da curva *receiver operating characteristic* (ROC-AUC) e o índice de Jaccard. Tanto AUC quanto Jaccard variam de 0 a 1, com valores próximos a 1 mostrando perfeita correspondência entre as ocorrências conhecidas da espécie e sua distribuição modelada (Allouche et al. 2006).

2.4. Validação das predições e estado de conservação

Para validar os modelos, descarregamos da plataforma de acesso aberto *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, https://www.gbif.org) 12684 registros de ocorrência (GBIF-OCCs) das 30 EHC (Tab. 1). Validamos as predições de adequação ambiental sobrepondo os GBIF-OCCs de cada espécie hiperdominante nas respectivas predições binárias. Para estimar o desempenho dos modelos e a correspondência das predições com a presença conhecida das espécies, calculamos o valor percentual de sobreposição entre o número de GBIF-OCCs registrado para cada espécie e os limites geográficos das predições ambientais. Avaliamos o estado de conservação das 30 espécies hiperdominantes do cerrado sentido restrito sobrepondo as predições binárias de cada espécie nos limites geográficos das unidades de conservação (UCs). Extraímos as UCs desde

MAPBIOMAS (v7.0, https://mapbiomas.org) e avaliamos o estado de conservação dentro de Tierras Indígenas (TIs) e de Áreas Protegidas (APs) classificadas como: Áreas de Proteção Ambiental (APA), Parque Estadual (PE), Parque Nacional (PN), Estação Ecológica (EE) e Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) (Tab. 1).

2.5. Megaespécie: 30 espécies hiperdominantes em uma

Seguindo o conceito de espécies indicadoras consideramos as 30 espécies hiperdominantes do cerrado sentido restrito como uma única espécie (De Cáceres et al. 2012) para caracterizar a macroorganização do Cerrado e a resposta das comunidades de savana à dinâmica ambiental. Assumimos que esta simplificação em uma "megaespécie" contempla, representa e resume todas as espécies hiperdominantes do Cerrado (EHCs), visto que cada táxon possui requisitos ambientais específicos, mas não são exclusivos. Na escala macroecológica avaliada as EHCs apresentam respostas climáticas semelhantes com seletividade e preferência de habitats compartilhados (Cap. 1; ter Steege et al. 2013). Esta metodologia, quando não representar especificamente a adequabilidade ambiental de cada espécie, permite identificar os limiares máximos e mínimos que configuram e estruturam os nichos dos ecossistemas savânicos.

3. Resultados

Todos os algoritmos aplicados para todas as espécies apresentaram em média elevados desempenhos conseguindo descrever os padrões de distribuição espacial das espécies alvo [AUC (0,8 ± 0,003; média ± desvio padrão), TSS (0,7 ± 0,02) e Jaccard (0,8 ± 0,01)]. Os resultados obtidos do KDE (Fig. 1) mostram as distribuições geográficas das densidades de espécies, identificando áreas com: 1) maiores densidades de espécies hiperdominantes (em vermelho); 2) maiores densidades de espécies raras (em azul) e; 3) maior sobreposição de ambos os grupos, áreas que identificamos e definimos como núcleos de dominância de espécies (NDEs: Cap. 1) sobrepostos a áreas climaticamente estáveis e refúgios históricos de biodiversidade. Os principais NDEs estão localizados na região central do Cerrado, na região de Brasília (Distrito Federal), com NDEs menores associados e próximos ao município de Nova Xavantina (Mato Grosso), Cuiabá (Mato Grosso), Cavalcante (Goiás), Bacaiúva (Minas Gerais), Campo Grande (Mato Grosso do Sul) e Palmas (Tocantins). O KDE também permitiu identificar cinco zonas de "conhecimento obscuro" para o Cerrado, onde os dados são escassos ou ausentes (Fig. 1).

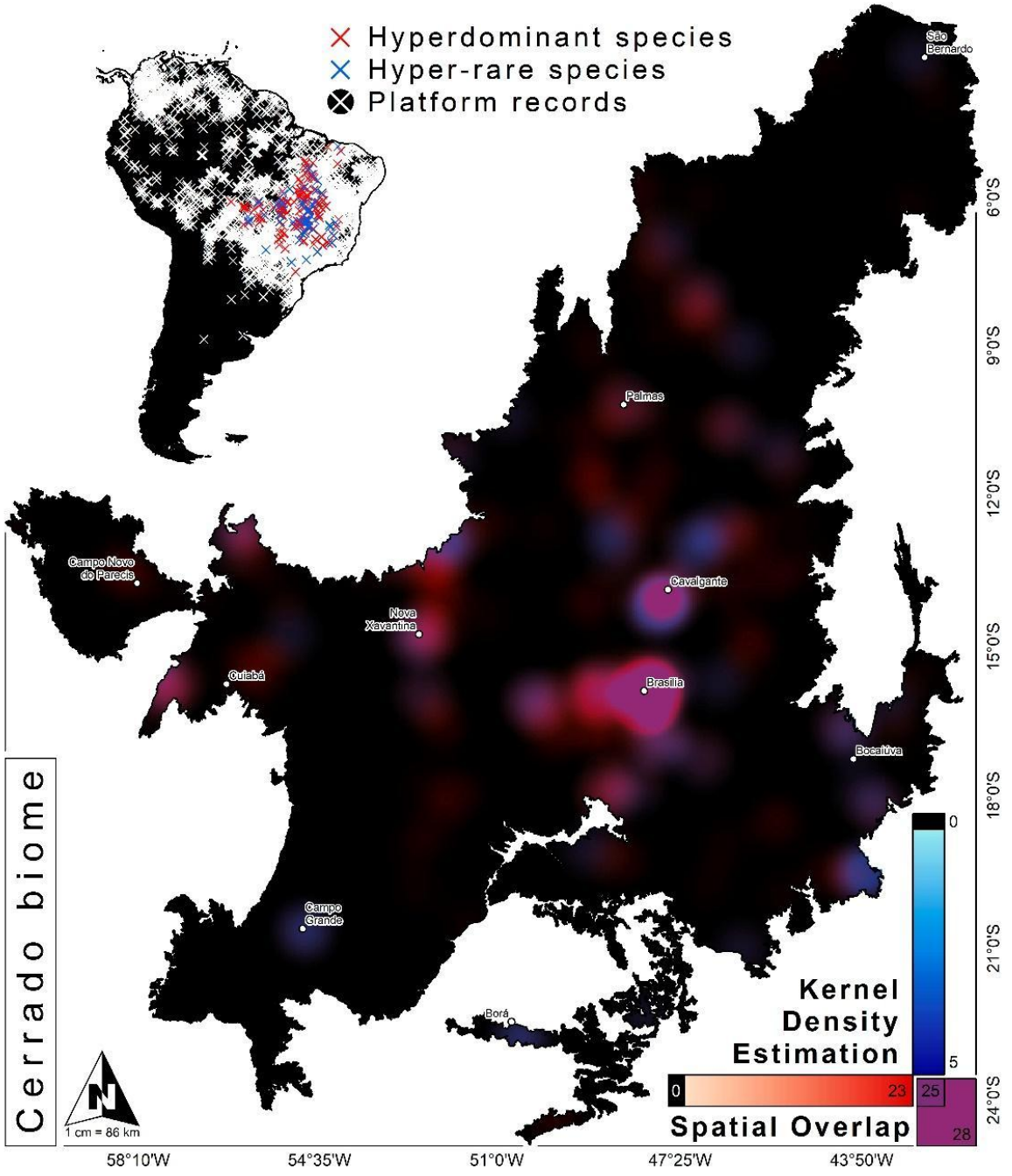


Fig. 1: Padrões de distribuição espacial dos registros de ocorrência das espécies hiperdominantes (abundâncias > 50%, cruzes vermelhas), espécies raras (< 2 registros, cruzes azuis) e das ocorrências obtidas desde a *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, cruzes brancas) das 30 espécies hiperdominantes do Cerrado. Os gradientes de cores representam as variações máximas (cor azul e vermelho) e mínimas (cores mais claras) das densidades de ocorrência e a sobreposição entre as espécies hiperdominantes e raras.

Nossos resultados permitiram resumir os padrões espaciais presentes e futuros de adequação ambiental (predição ambiental contínua, PACs) e presença/ausência (predição ambiental binária, PABs) das 30 espécies de árvores hiperdominantes de Cerrado sentido restrito (Fig. 2).

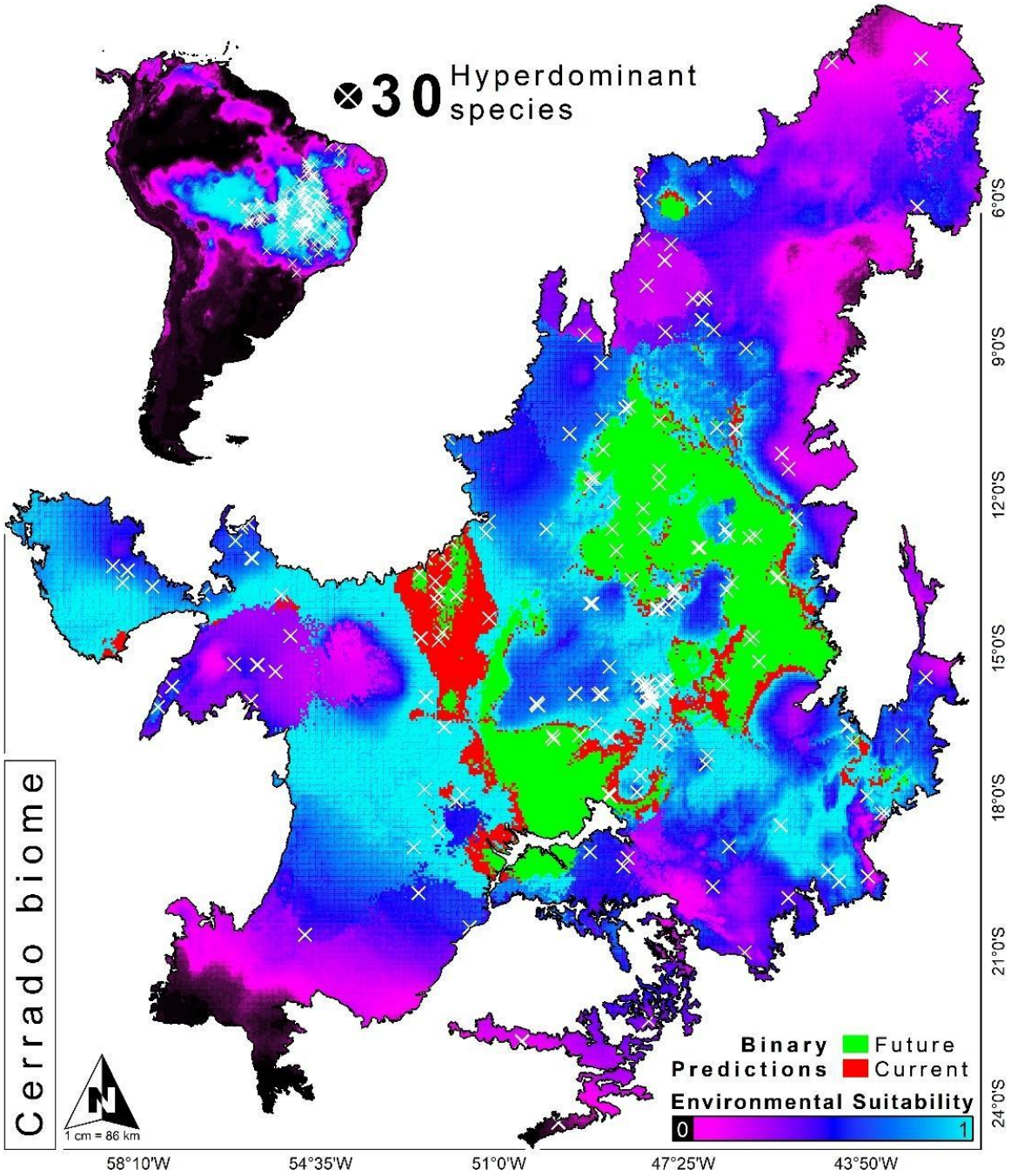


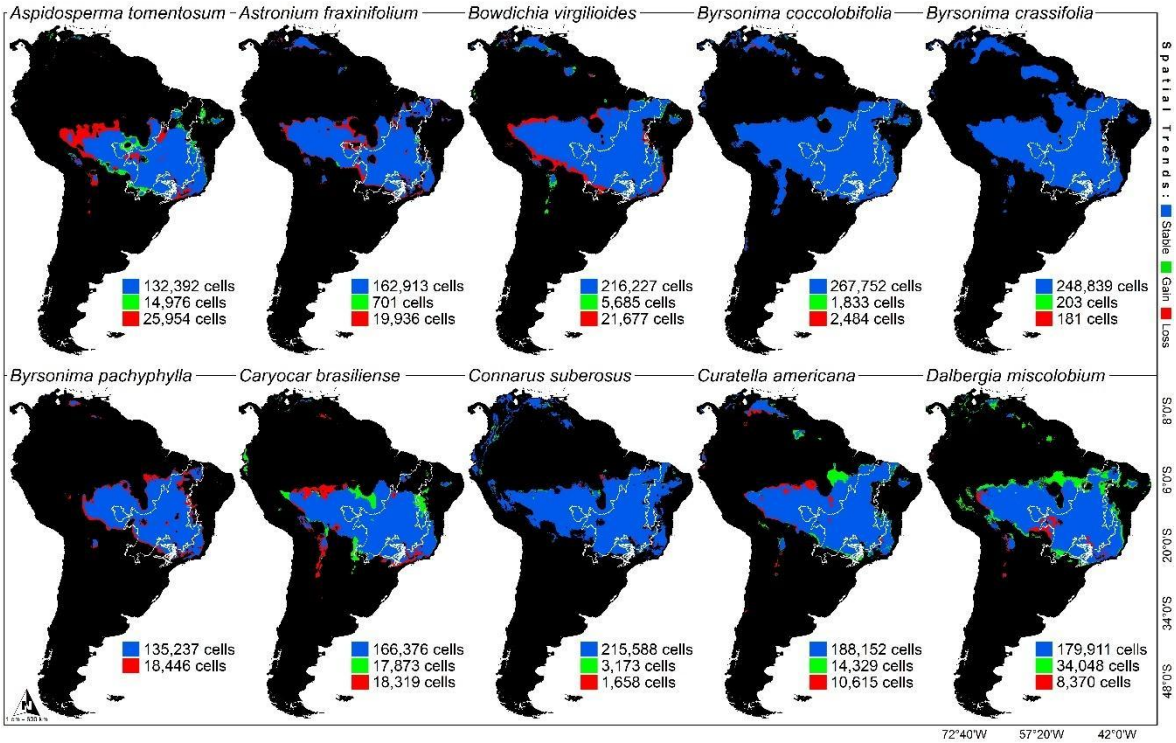
Fig. 2: Predições binárias de presença/ausência no cenário atual (cor verde) e no cenário futuro (cor vermelho) e em gradiente de cores a previsão contínua de adequação ambiental das 30 espécies hiperdominantes do Cerrado, na América do Sul e dentro dos limites geográficos do Cerrado. As cruzes brancas representam os dados de ocorrência das 30 espécies hiperdominantes.

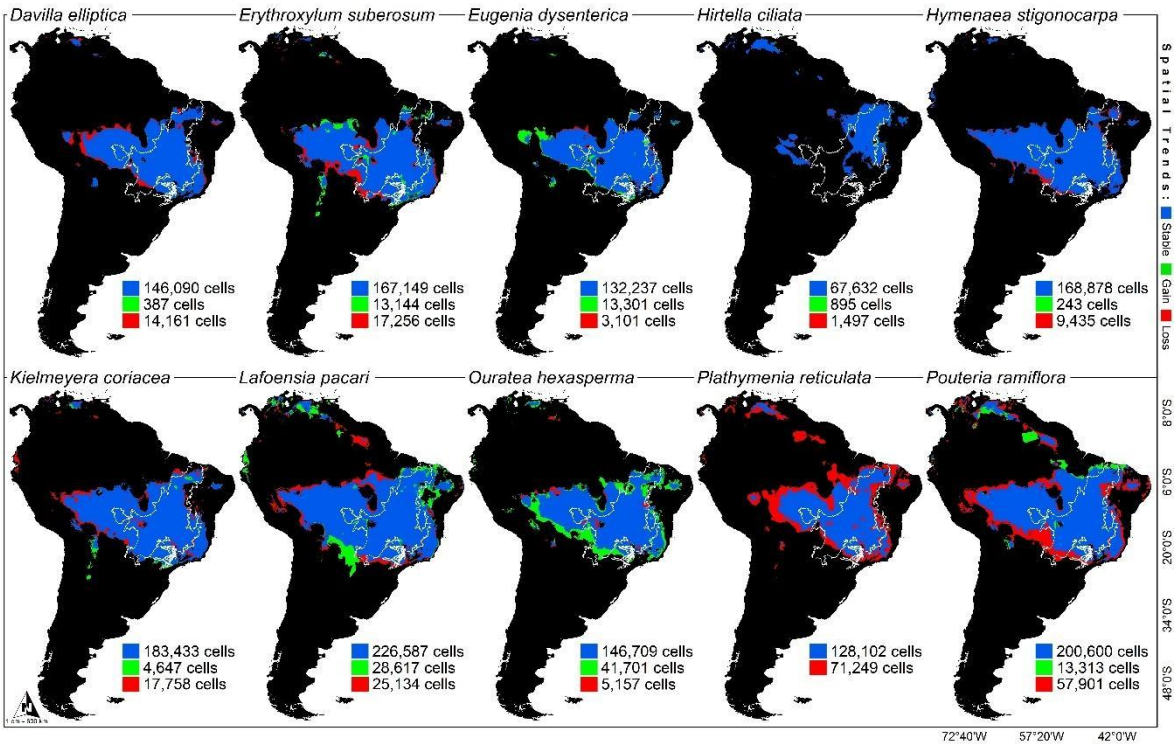
Na escala geográfica sul-americana, as PACs das 30 EHCs mostram elevada correspondência espacial com as regiões biogeográficas onde as fitofisionomias savânicas sul-americanas são atualmente relatadas: Guiana, Venezuela, Bolívia, Brasil e Argentina (Fig. 2). Este padrão espacial apresenta uma mancha contínua de alta adequação ambiental,

em tons de turquesa, entre 5 - 20°S e 50 - 70°W (Fig. 2). No entanto, em tons cor fúcsia, as PACs também sugerem algumas regiões adequadas associadas a grandes feições topográficas, como no Planalto Central brasileiro, na Cordilheira dos Andes (Peru e Equador) e na Patagônia Argentina (Fig. 2). Por outro lado, na escala geográfica do Cerrado, as PACs apresentam um padrão heterogêneo de adequação, com maiores valores de adequação associados principalmente à região central do Bioma, com manchas isoladas nas regiões norte, centro-oeste e centro-leste (Fig. 2).

Em relação às PABs do cenário atual (cor verde), as predições estão associadas às feições topográficas que definem a paisagem do Cerrado, por exemplo, os planaltos Central, dos Veadeiros, da Chapada dos Guimarães, das serras do Espinhaço e de Goiás e do Vale do Rio Araguaia (Fig. 2). As PABs definem duas grandes manchas de presença, uma entre 8 - 20°S e 58 - 65°W (PAB-CW), sobreposta à Serra dos Pacaás Novos (Rondônia) e ao Parque de Aripuanã (Rondônia - Mato Grosso) e outra entre 6 - 17°S e 44 - 53° W (PAB-CE), que coincide com diferentes acidentes topográficos, com destaque ao Planalto Central e à Serra Geral do Tocantins. Tanto os PACs quanto as PABs permitiram identificar áreas com baixa ou nenhuma adequação ambiental. Quando consideramos os efeitos das mudanças climáticas, as PABs do cenário futuro (cor vermelho) apresentaram predições com padrões espaciais semelhantes aos reportados para o cenário atual, mas com menor amplitude espacial, principalmente na PAB-CW (Fig. 2).

Quando avaliamos a distribuição espacial das 30 espécies hiperdominantes do Cerrado em uma escala espacial maior, considerando os limites geográficos sul-americanos, as predições de adequação coincidiram com os dados de ocorrência e com as distribuições espaciais dos ecossistemas savânicos (Fig. 1), permitindo aproximar os nichos formados pela espécie fora dos limites geográficos do Cerrado (Fig. 3). Os MDEs específicos de cada espécie hiperdominante (Fig. 3) apresentaram pontos de similaridade e convergência nas PABs: 1) limitados entre 3 - 23°S e 40 - 74°W, 2) com tamanhos médios de áreas de adequação ambiental estável de 175380 células (~771675 km^2); 3) ao comparar os cenários presente e futuro, as espécies apresentaram incrementos em média de 15479 células (~68106 km^2) e 11872 células (~52240 km^2) de perda de hábitats; 4) embora a estabilidade espacial tenha permanecido associada à região central de cada PBP, tanto as perdas quanto os ganhos em adequação ambiental localizaram-se principalmente nas bordas das predições sul-americanas e, 5) A ausência de PABs em escala sul-americana foi delimitada, principalmente, entre um quadrante ao norte dos limites das predições (6 - 11°S e 50 - 79°W) e outro ao sul (23 - 54°S e 22 - 48°W).


Aspidosperma tomentosum
132,392 cells
14,976 cells
25,954 cells
Astronium fraxinifolium
162,913 cells
701 cells
19,936 cells
Bowdichia virgilioides
216,227 cells
5,685 cells
21,677 cells
Byrsonima coccolobifolia
267,752 cells
1,833 cells
2,484 cells
Byrsonima crassifolia
248,839 cells
203 cells
181 cells
Byrsonima pachyphylla
135,237 cells
18,446 cells
Caryocar brasiliense
166,376 cells
17,873 cells
18,319 cells
Connarus suberosus
215,588 cells
3,173 cells
1,658 cells
Curatella americana
188,152 cells
14,329 cells
10,615 cells
Dalbergia miscolobium
179,911 cells
34,048 cells
8,370 cells
Spatial Trends: Stable Gain Loss
S:0.8
S:0.9
S:0.92
S:0.94
S:0.84
72°40'W
57°20'W
42°0'W


Davilla elliptica
146,090 cells
387 cells
14,161 cells
Erythroxylum suberosum
167,149 cells
13,144 cells
17,256 cells
Eugenia dysenterica
132,237 cells
13,301 cells
3,101 cells
Hirtella ciliata
67,632 cells
895 cells
1,497 cells
Hymenaea stigonocarpa
168,878 cells
243 cells
9,435 cells
Kielmeyera coriacea
183,433 cells
4,647 cells
17,758 cells
Lafoensia pacari
226,587 cells
28,617 cells
25,134 cells
Ouratea hexasperma
146,709 cells
41,701 cells
5,157 cells
Plathymenia reticulata
128,102 cells
71,249 cells
Pouteria ramiflora
200,600 cells
13,313 cells
57,901 cells
Spatial Trends: Stable Gain Loss
S:0.8
S:0.9
S:0.92
S:0.94
S:0.84
72°40'W
57°20'W
42°0'W

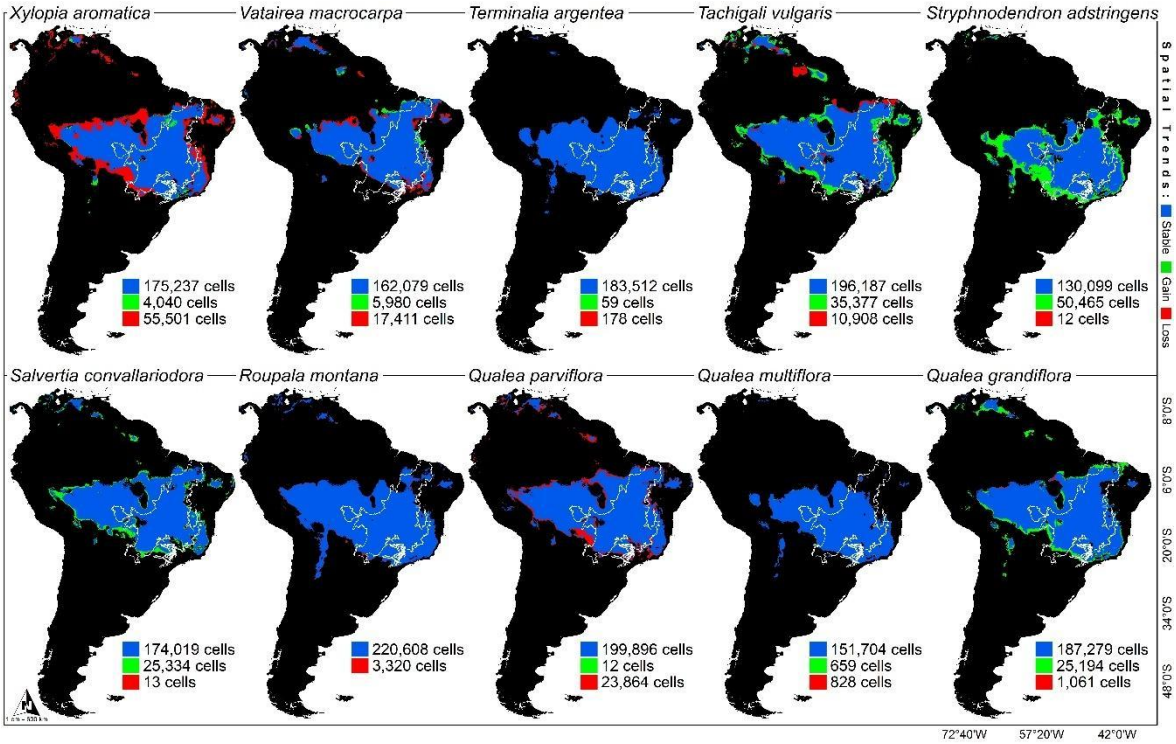
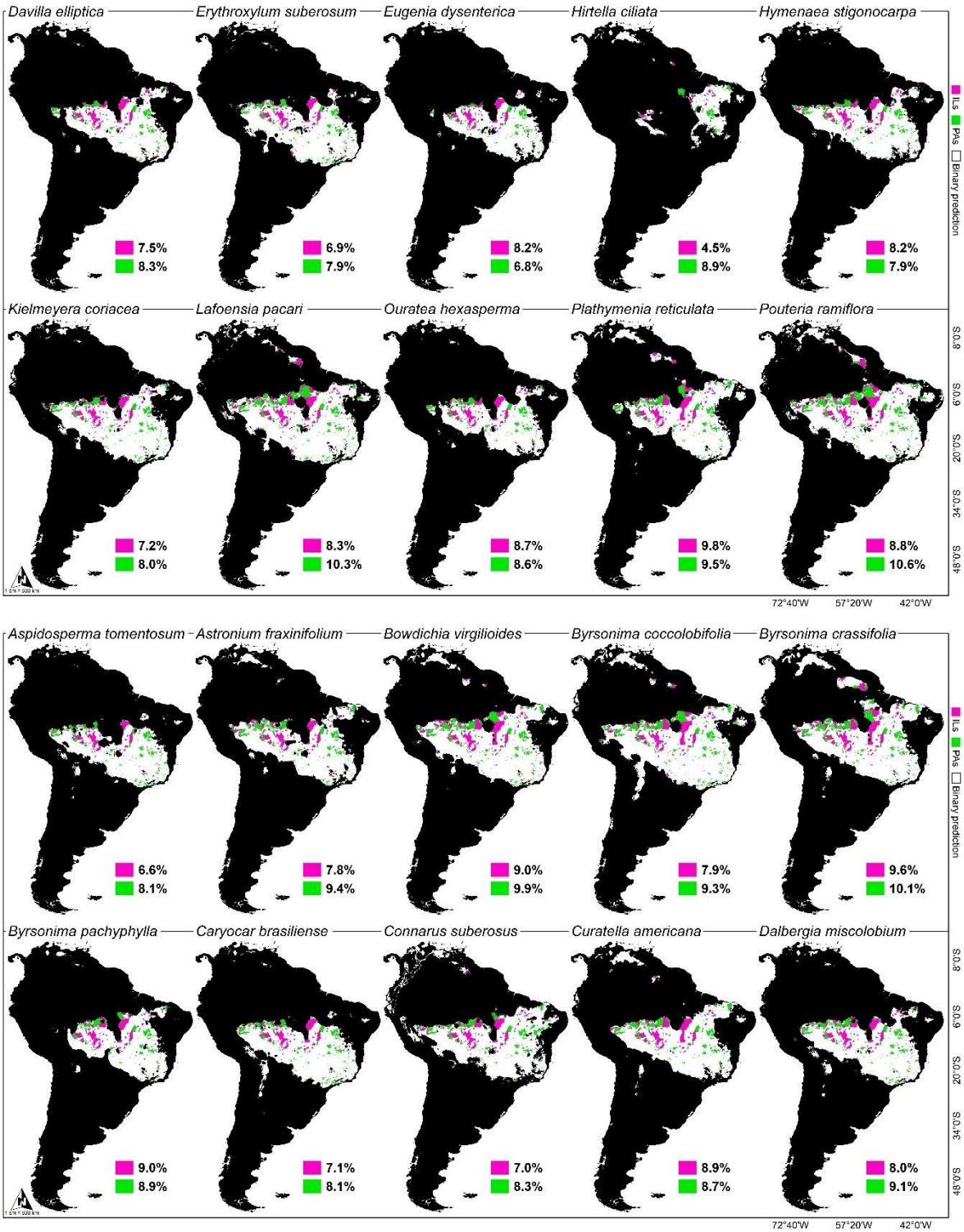


Fig. 3 (a - c): Distribuição espaço-temporal das 30 espécies hiperdominantes do Cerrado na América do Sul com os correspondentes ganhos (cor verde), perdas (cor vermelho) e estabilidade (cor azul) das predições de adequação ambiental ao comparar o cenário atual com o cenário futuro de mudanças climáticas.

Isoladamente, *Plathymenia reticulata* (71249 células), *Pouteria ramiflora* (57901) en *Xylopia aromatica* (55501), seriam as espécies com maiores perdas de adequação ambiental. Enquanto, *Stryphnodendron adstringens* (50465), *Ouratea hexasperma* (41701) e *Tachigali vulgaris* (35377) seriam as espécies com maiores ganhos de adequação ambiental (Fig. 3). Por outro lado, *Byrsonima coccolobifolia* (267752), *Byrsonima crassifolia* (248839) e *Lafoensia pacari* (226587) apresentariam a maior estabilidade nas predições espaço-temporais de ambiente de adequação (Fig. 3).

Os padrões espaciais de distribuição PABs foram semelhantes (Fig. 4), portanto, as sobreposições com APs e TIs não apresentaram grandes variações entre as espécies hiperdominantes modeladas. As sobreposições espaciais das PABs foram baixas (em média 8,5%), tanto para APs quanto para TIs (Fig. 4). As espécies com maior sobreposição entre as predições e as APs foram *Salvertia convallariodora* (10,5%) e *Qualea parviflora* (10,4%), com sobreposições menores registradas para *Stryphnodendron adstringens* (6%) e *Eugenia dysenterica* (6,8%). Comparativamente, os valores de sobreposição com TIs foram menores para todas as espécies; as maiores sobreposições com TIs foram registradas para *Plathymenia reticulata* (9,8%) e *Byrsonima crassifolia* (9,6%), enquanto as sobreposições

mais baixas foram para *Hirtella ciliata* (4,5%) e *Stryphnodendron adstringens* (6%). As APs com maiores contribuições para a conservação, independente da espécie avaliada, foram a APA do Planalto Central (Brasília), APA das Bacias do Gama e Cabeça de Veado (Brasília), EE Jardim Botânico de Brasília (Brasília) e a APA de Pouso Alto (Goiás). No caso das TIs, as maiores contribuições foram da Terra Indígena Pimentel Barbosa, TI Tirecatinga e TI Utiariti, todas localizadas em Mato Grosso.


Davilla elliptica
7.5%
8.3%
Erythroxylum suberosum
6.9%
7.9%
Eugenia dysenterica
8.2%
6.8%
Hirtella ciliata
4.5%
8.9%
Hymenaea stigonocarpa
8.2%
7.9%
Kielmeyera coriacea
7.2%
8.0%
Lafoensia pacari
8.3%
10.3%
Ouratea hexasperma
8.7%
8.6%
Plathymenia reticulata
9.8%
9.5%
Pouteria ramiflora
8.8%
10.6%
Aspidosperma tomentosum
6.6%
8.1%
Astronium fraxinifolium
7.8%
9.4%
Bowdichia virgilioides
9.0%
9.9%
Byrsonima coccolobifolia
7.9%
9.3%
Byrsonima crassifolia
9.6%
10.1%
Byrsonima pachyphylla
9.0%
8.9%
Caryocar brasiliense
7.1%
8.1%
Connarus suberosus
7.0%
8.3%
Curatella americana
8.9%
8.7%
Dalbergia miscolobium
8.0%
9.1%
ILs
PAs
Binary prediction
S:0.8
S:0.9
S:0.97
S:0.34
S:0.84
72°40'W
57°20'W
42°0'W

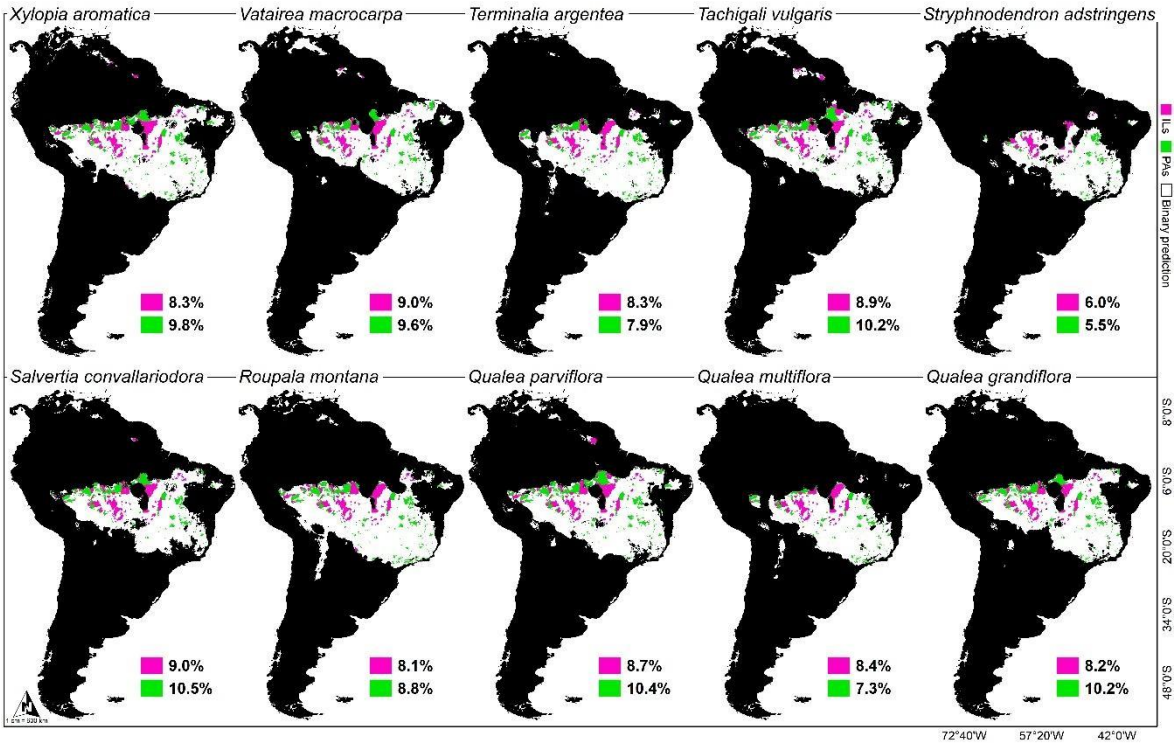
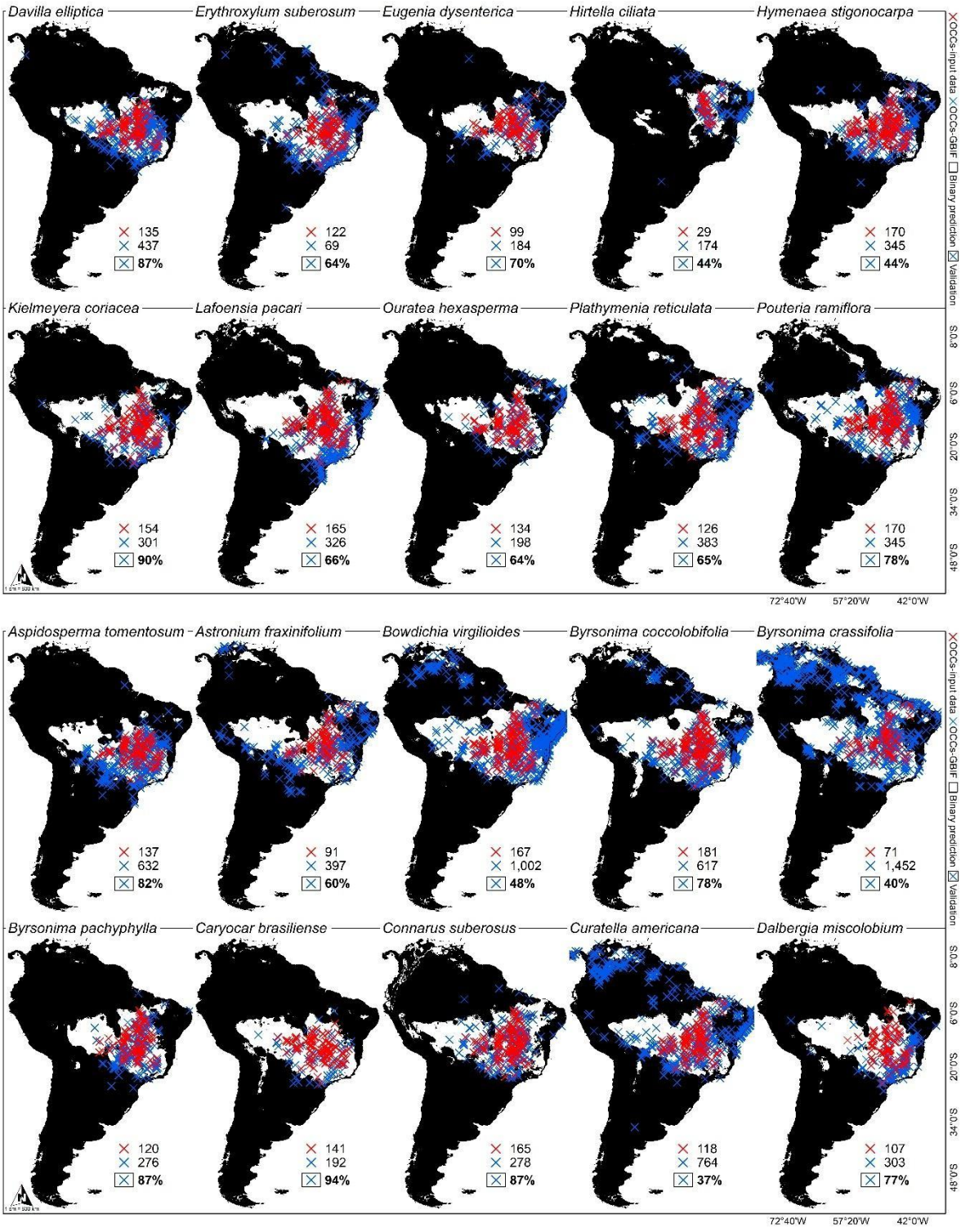


Fig. 4 (a - c): Unidades de conservação do Brasil distribuídas em áreas protegidas (APs, cor verde) e terras indígenas (TIs, cor rosa). Os valores representam a sobreposição espacial de cada unidade de conservação com as predições binárias (cor branca) obtidas para cada espécie hiperdominante do Cerrado.

A validação de campo, para todas as PABs de todas as espécies, apresentou valores percentuais médios de 69% (Fig. 5), com maiores concordâncias entre as predições e os dados GBIF para *Caryocar brasiliense* (94,3%), *Kielmeyera coriacea* (90%) e *Byrsonima pachyphylla* (87%). Enquanto as menores concordâncias foram para *Xylopia aromatica* (25%), *Curatella americana* (37%) e *Roupala montana* (39%).


Davilla elliptica
135
437
87%
Erythroxylum suberosum
122
69
64%
Eugenia dysenterica
99
184
70%
Hirtella ciliata
29
174
44%
Hymenaea stigonocarpa
170
345
44%
Kielmeyera coriacea
154
301
90%
Lafoensia pacari
165
326
66%
Ouratea hexasperma
134
198
64%
Plathymenia reticulata
126
383
65%
Pouteria ramiflora
170
345
78%
72°40'W
57°20'W
42°0'W
OCCs-input data
OCCs-GBIF
Binary prediction
Validation
S:0.8
S:0.9
S:0.02
S:0.34
S:0.48
Aspidosperma tomentosum
137
632
82%
Astronium fraxinifolium
91
397
60%
Bowdichia virgilioides
167
1,002
48%
Byrsonima coccolobifolia
181
617
78%
Byrsonima crassifolia
71
1,452
40%
Byrsonima pachyphylla
120
276
87%
Caryocar brasiliense
141
192
94%
Connarus suberosus
165
278
87%
Curatella americana
118
764
37%
Dalbergia miscolobium
107
303
77%

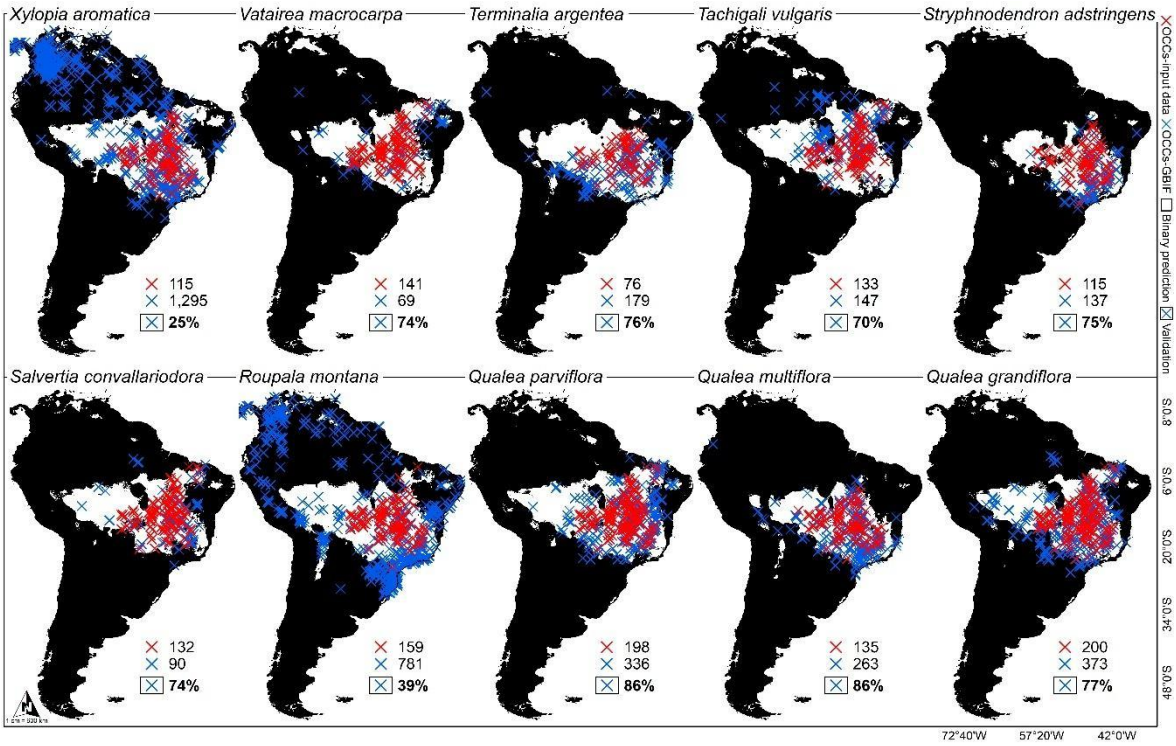


Fig. 5 (a - c): Validação dos modelos obtidos a partir da superposição espacial das predições binárias de cada espécie hiperdominante do Cerrado (cor branca) com os registros de ocorrência usados para construir os modelos (cruzes cor vermelho) e com os registros de ocorrência obtidos desde a *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, cruzes cor azul) para cada espécie hiperdominante. Os valores percentuais derivam de estimar o número de registros de ocorrência do GBIF que ficaram sobrepostos às predições binárias de cada espécies.

4. Discussão

Adequação ambiental das savanas sul-americanas. Tanto as PABs quanto PACs calculados a partir de dados de EHCs permitiram identificar as savanas tropicais sul-americanas, ajustado não apenas à presença atual dos ecossistemas de savanas sul-americanas, mas também aos padrões biogeográficos históricos. Nossas predições mostraram manchas associadas a corredores de savana, como o Corredor Seco Amazônico, que na direção noroeste-sudeste, conecta as savanas da Venezuela com as do centro e norte do Brasil (Bueno et al. 2017). Estudos paleoecológicos sugerem que durante o Último Máximo Glacial (UMG; 20 - 13 Ka) a Amazônia teve uma distribuição ininterrupta (Kohler et al. 2010; Bueno et al. 2017; Costa et al. 2018). No entanto, a teoria dos refúgios do Pleistoceno sugere que durante o UMG a redução nas temperaturas, na precipitação e nas ações antrópicas [eliminação da megafauna (Dantas e Pausas 2020) e uso do fogo

(Feldpausch et al. 2022)] levaram à expansão das savanas sul-americanas, em particular do Cerrado, fragmentando a Floresta Amazônica (Kohler et al. 2010; Buzatti et al. 2018; Costa et al. 2018). Além disso, foi sugerido que a expansão do Cerrado e a contração da vegetação úmida da Amazônia foram favorecidas pelo aumento da temperatura e insolação de verão durante o Último Interglacial (LIG; 130 - 116 Ka), com a posterior contração durante o UMG e reexpansão durante o Holoceno (de Carvalho e Mustin 2017; Bueno et al. 2017; Devecchi et al. 2020).

Variações paleoclimáticas, padrões centro-periferia e NDEs. O padrão núcleo-periferia de biodiversidade e endemismo, junto com os NDEs do Cerrado estão associados à região central do Bioma e respondem às flutuações paleoclimáticas históricas e às variações topográficas regionais (Cap. 1; Soulé 1973; Gaston et al. 2000; Diniz-Filho et al. 2009; Bueno et al. 2017; Costa et al. 2018; Vidal et al. 2019; Vasconcelos et al. 2020; Pfeilsticker et al. 2021). Durante o UMG as maiores altitudes (acima de 800 m) da região central do Brasil apresentavam clima frio e semiárido, com ventos fortes, exposição parcial do solo e elevada erosão (Bueno et al. 2017; Overbeck et al. 2022). Durante este período, as condições ambientais propícias estavam associadas a depressões interplanálticas e encostas abrigadas do vento, com clima mais quente, solos mais profundos e maior armazenamento de água (Overbeck et al. 2022). Estudos filogeográficos de três espécies hiperdominantes do Cerrado, *Caryocar brasiliense* (13ª posição de 30 EHCs: ver Diniz-Filho et al. 2009), *Hymenaea stigonocarpa* (17ª) e *Plathymenia reticulata* (26ª) mostraram maior diversidade genética nas depressões da região central do Cerrado, sugerindo maior estabilidade climática durante o UMG (Bueno et al. 2017; Buzatti et al 2018; Diniz-Filho et al. 2020; Pfeilsticker et al. 2021). Como sugerido pelo enriquecimento isotópico resultante da substituição floresta/savana, aumentos de temperatura e umidade durante o Holoceno favoreceram a expansão da vegetação savânica típica do Cerrado, como indicado, por exemplo, pela ampla distribuição de *Curatella americana* (5ª posição) entre o Cerrado, a Mata Atlântica e a Amazonia (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Bueno et al. 2017).

Hiperdominância na topografia sul-americana e do Cerrado. As PABs sul-americanas estão associadas às diferentes fitofisionomias de savanas que estruturam e definem o Cerrado. Nossas predições estão sobrepostas às montanhas tabulares de quartzito na região do Planalto das Guianas (os Tepuyes, Overbeck et al. 2022) e à maior elevação do Brasil, o Pico da Neblina (2994 m). Para estas regiões foram reportadas formações de campo rupestre, conectando os estados brasileiros de Roraima e Amazonas com a Serra de Pacaraima, na Venezuela (Overbeck et al. 2022). Também registramos predições

sobrepostas a formações de cerrado rupestre, com o centro de distribuição nos estados de Minas Gerais, Bahia, Goiás e Tocantins, associadas à Serra do Espinhaço (Minas Gerais e Bahia) e às serras de Goiás (Vasconcelos et al. 2020; Overbeck et al. 2022). Coincidindo com os registros de formações de savana em campos de altitude (Vasconcelos et al. 2020), nossas predições também estiveram associadas a montanhas granítico-gnáissicas na costa leste do Brasil, principalmente às serras da Bocaina, do Caparaó, Geral, da Mantiqueira, do Mar e dos Órgãos. Embora não tenhamos incluído as espécies de gramíneas, nossas predições também se sobrepõem parcialmente à região de campos e pastagens do Río de La Plata nos planaltos da Bacia do Paraná (Overbeck et al. 2022). De modo geral, as nossas predições mostram um corredor contínuo latitudinal sobreposto às Serras Subandinas que conectam topograficamente as savanas do Brasil com as savanas do Chaco na Bolívia e na Argentina (Crisci et al. 2006).

Uma barreira climática nas savanas. Fractais na costa da Inglaterra mostraram que os efeitos das variáveis ambientais dependem da escala de medição (Mandelbrot 1967). Em escala local, interações bióticas definem nichos Hutchinsonianos, enquanto, em escalas maiores, interações com o clima definem nichos Eltonianos (Domisch et al. 2015; Hortal et al. 2015). Nossas predições de distribuição de espécies, baseadas em preditores climáticos, permitiram obter respostas macroecológicas de tendência espacial, ainda assim não ignoramos que as variáveis e as escalas de efeito que estruturam e definem as comunidades são diferentes (Bueno et al. 2017; 2018; Elias et al. 2019; Li et al. 2021; Alvarez et al. 2022). Em escala macroecológica, todas as predições obtidas para as espécies hiperdominantes do Cerrado mostraram adequação ambiental delimitada tanto ao norte quanto ao sul do Bioma. Nesse caso, a similaridade nos padrões espaciais obtidos para todas as espécies, a partir de variáveis exclusivamente climáticas, pode responder à distribuição espacial da zona de convergência intertropical (ZCIT). Nesta zona convergem os ventos alísios e os ventos do oeste de ambos os hemisférios, gerando um cinturão de baixa pressão, acoplado pelas células de Hadley ao cinturão de chuva tropical (Alvares et al. 2013). Basicamente, a barreira ambiental das savanas sul-americanas, em escala macroecológica, é definida pelos limites climáticos entre os climas de monção tropical (Am) e o clima da savana tropical (Aw), tanto ao norte quanto ao sul da Bacia Amazônica (Alvares et al. 2013).

As espécies do Cerrado e também as EHCs, evoluíram com eventos extremos de seca e fogo (Simon et al. 2009; Silvério et al. 2013; Bueno et al. 2017), mas as mudanças climáticas parecem não afetar a fidelidade ambiental e espacial destas espécies (Durigan 2020; Hofmann et al. 2021). No entanto, as mudanças climáticas e o avanço do arco do

desmatamento atuam em sinergia e se complementam na criação de nichos vazios, favorecendo o avanço do Cerrado sobre a Amazônia (Silvério et al 2013; Hofmann et al. 2021), o que poderá ter sérias repercussões futuras nos tamanhos e proporções das espécies nas comunidades. Embora as predições de adequação ambiental futuras das EHCs sejam semelhantes, relatamos algumas exceções. *Stryphnodendron adstringens* (23ª posição de hiperdominância) apresentaria maior adequação ambiental no futuro, essa resposta pode ser argumentada pelo fato da espécie apresentar elevadas concentrações de fenóis e flavonóides em suas folhas e provocar efeito alelopático na germinação de outras espécies (Silva et al. 2006). Entretanto, Braga (2019) observou que as populações de *S. adstringens* no Cerrado, mais próximas da borda do refúgio histórico, apresentam maior diversidade genética que pode estar associada a múltiplos refúgios históricos e transição ecológica de ambientes florestais para savânicos. Além disso, os grupos genéticos, modelados sob as condições climáticas atuais e futuras, apontaram perdas e homogeneização da variação genética para essas espécies.

Enquanto a adequação ambiental de *Plathymenia reticulata* (26ª) diminuirá no futuro, possivelmente condicionada pela baixa diversidade genética que a espécies apresenta, principalmente nas populações do nordeste brasileiro e no sul do Cerrado, exibindo quase que exclusivamente haplótipos comuns, também encontrados na região central (Novaes et al. 2010). Os autores observaram ainda que, a recente origem das espécies ou a extinção de algumas populações devido ao clima mais seco e frio durante o UMG podem ter provocado a baixa diversidade genética de *P. reticulata*, o que poderia contribuir para a redução da adequação ambiental futura da espécie.

Os limites do Cerrado são dinâmicos. Os padrões de distribuição da flora do Cerrado respondem às flutuações climáticas históricas que podem ter promovido a colonização bidirecional entre biomas adjacentes (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Simon et al. 2009; Bueno et al. 2017; Bruzatti et al. 2018). A raridade do Cerrado, localizada principalmente na marginalidade do nicho, depende da influência dos biomas vizinhos, principalmente das contribuições da Mata Atlântica, da Amazônia e da Caatinga (Françoso et al. 2020; Pinho et al. 2022). A transição Cerrado-Amazônia é representada por conexões sinuosas de comunidades de savana e floresta onde a alta composição de espécies dificulta a identificação dos limites geográficos (Marimon et al. 2006; Marques et al. 2020). Nossas predições da PAB-CW estão associadas, principalmente às savanas de Sipaliwini-Parú e do Amapá, na Bacia do Rio Branco (de Carvalho e Mustin 2017; Overbeck et al. 2022). As savanas amazônicas também ocorrem ao leste da Amazônia, na região de Santarém/Monte

Alegre até Oriximiná/Óbidos (Devecchi et al. 2020; Overbeck et al. 2022). Na região sul da Amazônia está a transição Cerrado-Amazônia, em Mato Grosso e Rondônia (Devecchi et al. 2020), onde nossas predições também sugerem adequação ambiental. Embora existam formações de savana associadas à Ilha de Marajó (Campos Tesos), nossas predições não sugerem adequação ambiental associada (Overbeck et al. 2022). No caso da transição Cerrado-Caatinga, nossas predições se sobrepõem ao Planalto do Araripe e à Chapada Diamantina, onde alguns estudos registraram maior semelhança com a flora do Cerrado central do que com a própria Caatinga (Overbeck et al. 2022). Na transição Cerrado-Pantanal, um pequeno fragmento sul das nossas predições coincidiu com os campos e savanas do Pantanal, estas savanas cobrem 31% da área do Pantanal (Silva et al. 2000). Apesar de utilizarmos em nossas análises as espécies hiperdominantes e exclusivas do Cerrado sentido restrito, nossas predições nos permitiram calcular os nichos realizados das formações de savana, sem distinções fitofisionômicas.

Hiperdominância espacial no Cerrado. As predições obtidas para as espécies hiperdominantes do nosso estudo coincidem com Pfeilsticker et al. (2021), que registraram maior adequação ambiental para *Qualea grandiflora* (2ª de maior hiperdominância em nosso estudo) na região central do Bioma, coincidindo com os padrões espaciais de espécies típicas e endêmicas do Cerrado (Bridgewater et al 2004; Ratter et al 2003; Buzatti et al 2018). Os PACs também coincidem com estudos biogeográficos históricos que identificaram centros de endemismo para o Cerrado, com homogeneidade na composição de espécies e associados a características topográficas, como o Planalto Central, Serra dos Veadeiros, Chapada dos Guimarães, Serra do Espinhaço e no Vale do Araguaia (Ratter et al. 2003; Bridgewater et al. 2004; Mews et al. 2016; Françoso et al. 2020; Vasconcelos et al. 2020). Os centros de endemismo coincidem com áreas de estabilidade climática durante o Quaternário e Pfeilsticker et al. (2021) corroboraram a partir dos MDEs a presença de áreas climaticamente estáveis na região central do Bioma identificadas como refúgios para espécies típicas do Cerrado (Bueno et al. 2017; Buzatti et al. 2018; Costa et al. 2018; Vasconcelos et al. 2020; Overbeck et al. 2022). Esses padrões se encaixam na função abundância-ocupação, com melhores condições ecológicas localizadas no centro da área de distribuição, como foi observado para *Q. grandiflora* e *Annona crassiflora* por Pfeilsticker et al. (2021).

O clima seleciona, o solo determina. A utilização de variáveis exclusivamente climáticas permitiu identificar áreas com adequação ambiental associadas a segmentos da Cordilheira dos Andes e da Patagônia Argentina, regiões com condições climáticas típicas de ecossistemas desérticos e de savana (Overbeck et al. 2022). Confirmamos que o clima

identifica corretamente a adequação ambiental das árvores (Bueno et al. 2017; Alvarez et al. 2022), no entanto, há um efeito hierárquico aninhado entre o clima e as variáveis edáficas, hídricas e bióticas que definem a presença ou ausência de árvores. As condições climáticas podem ser aptas para as EHCs, porém, as condições edáficas e hídricas poderiam limitar e definir a presença ou não destas espécies nestas áreas (Elias et al. 2019; Alvarez et al. 2022). Por outra parte, a colonização do Cerrado seguiu um eixo sul-norte e, coincidindo com Françoso et al. (2020), nossas predições sugerem adequação ambiental em áreas onde os remanescentes do Cerrado desapareceram devido à ação humana, por exemplo, no Rio de Janeiro e em São Paulo (Durigan e Ratter 2006; Bueno et al. 2017).

O Cerrado existe antes dos inventários. Nossas maiores densidades de KDE estão próximas a cidades que representam polos de pesquisa, com universidades, laboratórios e centros de investigação na área de botânica e ecologia; apenas a região centro-oeste possui quatro universidades com grandes aportes na ecologia e botânica do Cerrado (https://www.botanica.org.br). Em particular, o Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade do Estado de Mato Grosso, no campus de Nova Xavantina, já produziu centenas de publicações que contribuíram para ampliar o conhecimento sobre o Cerrado, seguindo os passos de pesquisadores brasileiros e estrangeiros que realizaram pesquisas durante a Expedição Xavantina-Cachimbo, entre 1967 e 1971 (Ratter et al. 1973; Marimon et al. 2006; Mews et al. 2016; Marques et al. 2020). Não temos dúvidas de que o número e a proximidade de universidades e centros de pesquisa facilitaram a logística para a realização de inventários no Cerrado, padrão que se enquadra na lacuna de conhecimento Wallaceana; existindo deficiências e heterogeneidades nas informações sobre os padrões de distribuição geográfica das espécies (Hortal et al. 2015). No entanto, e independentemente dos esforços amostrais, a região central do Cerrado tem registrado e mantido historicamente os maiores índices de endemismo, riqueza, abundância e diversidade genética (Bridgewater et al. 2004; Françoso et al. 2020; Vasconcelos et al. 2020; Marques et al. 2022). Neste sentido, cinco áreas do Cerrado apresentaram baixa ou nenhuma adequabilidade ambiental, na região sul, próximo a Bela Vista (MS) e Iaras (SP); na região leste, próximo a Montezuma (MG) e Caetité (BA), na região oeste, próximo a Vilhena (RO) e Comodoro (MT) e, na região norte, próximo a Belágua (MA) e Aroazes (PI). Estas áreas, tal como sugeridas por Bridgewater et al. (2004) e Françoso et al. (2020), podem ser consideradas zonas de "conhecimento obscuro" onde devem ser focados esforços futuros de amostragens, para reduzir as lacunas de conhecimento (Hortal et al. 2015).

Metade do Cerrado sentido restrito está em terras privadas, não em terras conservadas. Os baixos valores de sobreposição dos PACs obtidos para o Cerrado sentido restrito tanto para as APs (em média 8,9%) quanto para as TIs (em média 8%) coincidem com os resultados obtidos para todo o Bioma, onde apenas 8% estão protegidos legalmente em unidades de conservação (Françoso et al. 2015; 2020). Se considerarmos que 44% da área do Brasil é privada (Sparovek et al. 2019) e que 57% da vegetação nativa remanescente do Cerrado está dentro de propriedades privadas (Ricciardi et al. 2021; Colman et al. 2022), verificamos que a responsabilidade pelo futuro de um bioma de interesse internacional cabe exclusivamente ao Brasil e seus produtores e fazendeiros (Strassburg et al. 2017; Ricciardi et al. 2021; Colman et al. 2022). Nossas predições se sobrepuseram a áreas climaticamente estáveis do Cerrado, um *hotspot* global de biodiversidade com maior proporção de espécies fora das unidades de conservação (Myers et al. 2000; Marques et al. 2022). Esses resultados coincidem com Bueno et al. (2017), que observaram que a conservação é relativamente efetiva no Distrito Federal e em Tocantins, enquanto outras áreas climaticamente estáveis, como as localizadas nos estados de Minas Gerais e São Paulo, não apresentam unidades de conservação. Os refúgios climaticamente estáveis continham, e ainda contêm, a maior diversidade genética, riqueza, abundância e endemismo, sendo importantes para a conservação do Cerrado (Bueno et al. 2017; Buzatti et al. 2018; Vasconcelos et al. 2020; Pfeilsticker et al. 2021). Nesse sentido, o planejamento de conservação e o desenho de redes de áreas protegidas também deverão ser baseados na biogeografia ecológica, designando unidades de acordo com centros de endemismo (Arroyo-Rodríguez et al. 2020; Françoso et al. 2020; Vasconcelos et al. 2020).

Regionalização para a conservação do Cerrado. As APs e TIs com maiores contribuições para a conservação do Cerrado estão localizadas principalmente na região central do Bioma e também nas regiões noroeste e centro-oeste. O norte do Cerrado tem a maior proporção de vegetação nativa remanescente, no entanto, a região do MATOPIBA está sendo considerada como prioritária para a expansão agrícola atual (Françoso et al. 2020; Overbeck et al. 2022). Assim, os planos de manejo e a conservação do Cerrado devem ser ajustados regionalmente (Colman et al. 2022), especialmente para as regiões NE, NW e SW, onde novas áreas protegidas deverão ser propostas e, nas regiões CE, S e CW deverá ser recomendada a criação de novas reservas privadas e promoção da regeneração natural de áreas degradadas. No entanto, modificações nas estratégias regionais de conservação podem aumentar os riscos da biodiversidade do Cerrado, dos serviços ecossistêmicos e das comunidades, onde um exemplo extremo é a Instrução Normativa Nº 9/2020, que permite a

ocupação e comercialização de produtos oriundos de TIs sem autorização (Colman et al. 2022). As taxas de desmatamento na Amazônia normalmente chamam a atenção e representam um alerta nacional e internacional, porém, o Cerrado é o bioma brasileiro com as maiores perdas proporcionais, representando 23% entre 1985 e 2019 (MAPBIOMAS 2020; Colman et al. 2022). Até 2070, é esperado que a densidade populacional deverá dobrar a produção agrícola no Brasil, diante da hipotética perda de unidades de conservação, Colman et al. (2022) estimaram a prevalência de apenas 35% do Cerrado, causando um colapso na persistência temporal e espacial do Cerrado.

Escopo e limitações científicas dos MDEs. Este estudo permitiu conhecer os padrões espaciais presentes e futuros e o estado de conservação das 30 espécies hiperdominantes do cerrado sentido restrito. Apesar de configurar os MDEs com registros de ocorrência limitados geograficamente ao Cerrado, a validação de campo mostrou elevada correspondência entre as predições sul-americanas e os dados de presença conhecida das espécies modeladas. Em escala macroecológica, os padrões espaciais responderam à dinâmica climática, porém, avaliar esses padrões em diferentes escalas espaciais e com as respectivas variáveis de efeito (solo, fogo, ação antrópica, fragmentação) poderá trazer novas conclusões sobre as interações espécie/ambiente. Extrapolar essas questões científicas para outros continentes permitiria entender a resposta global das savanas. Os padrões aqui obtidos com o KDE e a distribuição espacial dos GBIF-OCCs mostraram que as informações estão disponíveis, basta atualizar, validar e centralizar os esforços científicos regionais para alcançar novas fronteiras no conhecimento inerente ao Cerrado (Cap. 1).

5. Referências bibliográficas

Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal Of Applied Ecology, 43:1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JDM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift, 22(6), 711-728. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Alvarez F, da Silva SG, Guevara-Chumacero LM, Fernandes Ferreira F, Alvarez Borla L, de Sousa RF, Silva DP (2021) The ghost vampire: spatio-temporal distribution and conservation status of the largest bat in the Americas. Biodiversity and Conservation, 30(14), 4359-4377. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02311-7

Alvarez F, Morandi PS, Marimon-Junior BH, Exavier R, Araújo I, Mariano LH, Marimon BS (2022) Climate defined but not soil-restricted: the distribution of a Neotropical tree through space and time. Plant and Soil, 471(1), 175-191. https://doi.org/10.1007/s11104-021-05202-6

Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Tabarelli M, Watling JI, Tischendorf L, Benchimol M, Tscharntke T (2020) Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. Ecology Letters, 23(9):1404–1420. https://doi.org/10.1111/ele.13535

Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Villalobos F (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. Ecological modelling, 222(11), 1810-1819. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011

Beisner BE, Haydon DT, Cuddington K (2003) Alternative stable states in ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 1(7), 376-382. https://doi.org/10.2307/3868190

Braga RS (2019) Diversificação e radiação recente de *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae) no cerrado: consequências genéticas frente às mudanças climáticas. Tese de doutorado, PPG em Genética e Melhoramento de Plantas, Universidade Federal de Goiás.

Bridgewater S, Ratter JA, Ribeiro JF (2004) Biogeographic patterns, β-diversity and dominance in the Cerrado biome of Brazil. Biodiversity and Conservation 13: 2295-2318. https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000047903.37608.4c

Bueno ML, Dexter KG, Pennington RT, Pontara V, Neves DM, Ratter JA, de Oliveira-Filho AT (2018) The environmental triangle of the Cerrado Domain: Ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. Journal of Ecology, 106(5), 2109-2120. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12969

Bueno ML, Pennington RT, Dexter KG, Kamino LHY, Pontara V, Neves DM, de Oliveira-Filho AT (2017) Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. Ecography, 40(3), 403-414. https://doi.org/10.1111/ecog.01860

Buzatti RSDO, Pfeilsticker TR, De Magalhaes RF, Bueno ML, Lemos-Filho JP, Lovato MB (2018) Genetic and historical colonization analyses of an endemic savanna tree, *Qualea grandiflora*, reveal ancient connections between Amazonian savannas and Cerrado core. Frontiers in Plant Science, 9, 981. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00981

Colli GR, Vieira CR, Dianese JC (2020) Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. Biodiversity and Conservation, 29(5), 1465-1475. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01967-x

Colman CB, Guerra A, de Oliveira Roque F, Rosa IM, de Oliveira PTS (2022) Identifying priority regions and territorial planning strategies for conserving native vegetation in the Cerrado (Brazil) under different scenarios of land use changes. Science of the Total Environment, 807, 150998. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150998

Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB et al (2018) Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. Global Ecology and Biogeography, 27(3):285–297. https://doi.org/10.1111/geb.12694

Crisci JV, Sala OE, Katinas L, Posadas P (2006) Bridging historical and ecological approaches in biogeography. Australian Systematic Botany, 19(1), 1-10.

Dantas VL, Pausas JG (2020) Megafauna biogeography explains plant functional trait variability in the tropics. Global Ecology and Biogeography, 29(8), 1288-1298. https://doi.org/10.1111/geb.13111

de Andrade AFA, Velazco SJE, Júnior PDM (2020) ENMTML: An R package for a straightforward construction of complex ecological niche models. Environmental Modelling & Software, 125, 104615. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615

De Cáceres M, Legendre P, Wiser SK, Brotons L (2012) Using species combinations in indicator value analyses. Methods in Ecology and Evolution, 3(6), 973-982. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00246.x

de Carvalho WD, Mustin K (2017) The highly threatened and little known Amazonian savannahs. Nature Ecology & Evolution, 1(4), 1-3. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0100

De Marco PJ, Nóbrega CC (2018) Evaluating collinearity effects on species distribution models: an approach based on virtual species simulation. PLoS ONE 13(9), e0202403. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403

De Souza HJ, Miguel EP, Resende RT, Matricardi EAT, Rezende AV, Leal FA, Dos Santos ML (2022) Effects of functional traits on the spatial distribution and hyperdominance of tree species in the Cerrado biome. iForest-Biogeosciences and Forestry, 15(5), 339. https://doi.org/10.3832/ifor3920-015

Deutsch S, Fletcher R (2022) The 'Bolsonaro bridge': Violence, visibility, and the 2019 Amazon fires. Environmental Science & Policy, 132, 60-68. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2022.02.012

Devecchi MF, Lovo J, Moro MF, Andrino CO, Barbosa-Silva RG, Viana PL, Zappi DC (2020) Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. Botanical Journal of the Linnean Society, 193(4), 478-503. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa025

Diniz-Filho JAF, de Oliveira Ferraz Barbosa AC, Chaves LJ, da Silva e Souza K, Dobrovolski R, Rattis L, de Campos Telles MP (2020) Overcoming the worst of both worlds: integrating climate change and habitat loss into spatial conservation planning of genetic diversity in the Brazilian Cerrado. Biodiversity and Conservation, 29(5), 1555-1570. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1667-y

Diniz-Filho JAF, Nabout JC, Bini LM, Soares TN, de Campos Telles MP, de Marco P, Collevatti RG (2009) Niche modelling and landscape genetics of *Caryocar brasiliense* ("Pequi" tree: Caryocaraceae) in Brazilian Cerrado: an integrative approach for evaluating central–peripheral population patterns. Tree Genetics & Genomes, 5(4), 617-627. https://doi.org/10.1007/s11295-009-0214-0

Domisch S, Jaehnig SC, Simaika JP, Kuemmerlen M, Stoll S (2015) Application of species distribution models in stream ecosystems: the challenges of spatial and temporal scale, environmental predictors and species occurrence data. Fundamental and Applied Limnology, 45-61. https://doi.org/10.1111/eff.12552

Durigan G (2020) Zero-fire: Not possible nor desirable in the Cerrado of Brazil. Flora, 268, 151612. https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151612

Durigan G, Ratter JA (2006) Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962–2000. Edinburgh Journal of Botany, 63(1), 119-130. https://doi.org/10.1017/S0960428606000357

Elias F, Junior BHM, de Oliveira FJM, de Oliveira JCA, Marimon BS (2019) Soil and topographic variation as a key factor driving the distribution of tree flora in the Amazonia/Cerrado transition. Acta Oecologica, 100, 103467. https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103467

Elith JH, Graham CP, Anderson R, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Zimmermann, N (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography, 29(2), 129-151. https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

Feldpausch TR, Carvalho L, Macario KD, Ascough PL, Flores CF, Coronado ENH (2022). Forest Fire History in Amazonia Inferred From Intensive Soil Charcoal Sampling and Radiocarbon Dating. Frontiers in Forests and Global Change 5. Available at: https://www.frontiersin.org/article/10.3389/ffgc.2022.815438

Françoso RD, Brandão R, Nogueira CC, Salmona YB, Machado RB, Colli GR (2015) Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. Natureza & conservação, 13(1), 35-40. https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.04.001

Françoso RD, Dexter KG, Machado RB, Pennington RT, Pinto JR, Brandao RA, Ratter JA (2020) Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. Biodiversity and Conservation, 29(5), 1477-1500.4. https://doi.org/10.1007/s10531-019-01819-3

Gaston KJ, Blackburn TM, Greenwood JJ, Gregory RD, Quinn RM, Lawton JH (2000) Abundance–occupancy relationships. Journal of Applied Ecology, 37, 39-59. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00485.x

Grande TO, Aguiar L, Machado RB (2020) Heating a biodiversity hotspot: connectivity is more important than remaining habitat. Landscape ecology, 35(3), 639-657. https://doi.org/10.1007/s10980-020-00968-z

Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, Elith J, Hijmans MRJ (2017) Package 'dismo'. Circles, 9(1), 1-68.

Hofmann GS, Cardoso MF, Alves RJ, Weber EJ, Barbosa AA, de Toledo PM, de Oliveira LF (2021) The Brazilian Cerrado is becoming hotter and drier. Global Change Biology, 27(17), 4060-4073. https://doi.org/10.1111/gcb.15712

Hortal J, de Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ (2015) Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 46(1), 523-549. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400

Irwin A (2022) No tree left behind. Nature, 609(7925), 24-27.

Karatzoglou A, Hornik K, Smola A, Zeileis A (2004) Kern-lab - An S4 package for kernel methods in R. Journal of Statistical Software, 11:1–20. https://doi.org/10.18637/jss.v011.i09

Kohler P, Bintanja R, Fischer H, Joos F, Knutti R, LoMHann G et al (2010) What caused Earth's temperature variations during the last 800,000 years? Data-based evidence on radiative forcing and constraints on climate sensitivity. Quaternary Science Reviews, 29(1–2):129–145. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.026

Li S, Sparrow SN, Otto FE, Rifai SW, Oliveras I, Krikken F, Wallom D (2021) Anthropogenic climate change contribution to wildfire-prone weather conditions in the Cerrado and Arc of deforestation. Environmental Research Letters, 16(9), 094051. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac1e3a

Liaw A, Wiener M (2002) Classification and regression by random forest. R News 2:18–22.

Mandelbrot B (1967) How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension. Science, 156(3775), 636-638. https://doi.org/10.1126/science.156.3775.636

Marimon BS, Lima EDS, Duarte TG, Chieregatto LC, Ratter JA (2006) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado–Amazonian Forest ecotone. Edinburgh Journal of Botany, 63(2-3), 323-341. https://doi.org/10.1017/S0960428606000576

Marimon-Junior BH, Hay JDV, Oliveras I, et al (2019) Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. Plant Soil 450:65–79. https://doi.org/10.1007/s11104-019-04257-w

Marques EQ, Marimon-Junior BH, Marimon BS, Matricardi EA, Mews HA, Colli GR (2020) Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. Biodiversity and Conservation 29 (5): 1501-1517. https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z

Marques NC, Machado RB, Aguiar LM, Mendonça-Galvão L, Tidon R, Vieira EM, Bustamante M (2022) Drivers of change in tropical protected areas: Long-term monitoring of a Brazilian biodiversity hotspot. Perspectives in Ecology and Conservation. https://doi.org/10.1016/j.pecon.2022.02.001

Mews HA, Pinto JRR, Lenza E, Domingos ACF (2016) A cobertura de rochas é boa preditora da variação na riqueza de espécies e na estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Rupestre?. Revista Brasileira de Biociências, 14(3).

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotsposts for conservation priorities. Nature, 403, 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: The Cerrados of the Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York, pp. 91–120. https://doi.org/10.7312/oliv12042-007

Overbeck GE, Vélez-Martin E, da Silva Menezes L, Anand M, Baeza S, Carlucci MB, Müller SC (2022) Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 125687. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125687

Pausas JG, Bond WJ (2021) Alternative biome states challenge the modelling of species' niche shifts under climate change. Journal of Ecology, 109(12), 3962-3971. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13781

Pfeilsticker TR, Buzatti RS, Muniz AC, Bueno ML, Lemos-Filho JP, Lovato MB (2021) Genetic and functional leaf trait diversity throughout the distribution of two Cerrado tree species: Testing the centre-periphery hypothesis. Journal of Biogeography, 48(9), 2258-2274. https://doi.org/10.1111/jbi.14148

Pinho BX, Trindade DP, Peres CA, Jamelli D, de Lima RA, Ribeiro EM, Tabarelli M (2022) Cross-scale drivers of woody plant species commonness and rarity in the Brazilian drylands. Diversity and Distributions, 28(7), 1497-1511. https://doi.org/10.1111/ddi.13587

QGIS.org (2020) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.org

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07- 0. http://www.R-project.org

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. Edinburgh Journal of Botany 60: 57–109. https://doi.org/10.1017/S0960428603000064

Resende FM, Cimon-Morin J, Poulin M, Meyer L, Loyola R (2019) Consequences of delaying actions for safeguarding ecosystem services in the Brazilian Cerrado. Biological Conservation, 234, 90-99. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.009

Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Cerrado: ecologia e flora, 1, 151-212.

Ricciardi V, Mehrabi Z, Wittman H, James D, Ramankutty N (2021) Higher yields and more biodiversity on smaller farms. Nature Sustainability, 4(7), 651-657. https://doi.org/10.1038/s41893-021-00699-2

Schwalm CR, Glendon S, Duffy PB (2020) RCP8. 5 tracks cumulative CO2 emissions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117(33), 19656-19657. https://doi.org/10.1073/pnas.2007117117

Silva GB, Martim L, da Silva CL, Young MCM, Ladeira AM (2006) Potencial alelopático de espécies arbóreas nativas do Cerrado. Hoehnea 33(3):331-338.

Silva MPD, Mauro R, Mourao G, Coutinho M (2000) Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. Brazilian Journal of Botany, 23, 143-152. https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000200004

Silvério DV, Brando PM, Balch JK, Putz FE, Nepstad DC, Oliveira-Santos C, Bustamante MM (2013) Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368(1619), 20120427. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0427

Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes C 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 Science 106: 20359–20364. https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106

Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology letters, 10(12), 1115-1123. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x

Soulé M (1973) The epistasis cycle: A theory of marginal populations. Annual Review of Ecology and Systematics, 4, 165–187. https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.001121

Sparovek G, Reydon BP, Pinto LFG, Faria V, de Freitas FLM, Azevedo-Ramos C, Ribeiro V (2019) Who owns Brazilian lands?. Land use policy, 87, 104062. https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.104062

Strassburg BB, Brooks T, Feltran-Barbieri R, Iribarrem A, Crouzeilles R, Loyola R, Balmford A (2017) Moment of truth for the Cerrado hotspot. Nature Ecology & Evolution, 1(4), 1-3. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099

ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Silman MR (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora. Science, 342(6156). https://doi.org/10.1126/science.1243092

Vasconcelos TN, Alcantara S, Andrino CO, Forest F, Reginato M, Simon MF, Pirani JR (2020) Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. Proceedings of the Royal Society B, 287(1923), 20192933. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2933

Zhang X, Qin X, Alvarez F, Chen Z, Wu Z (2022) Potential impact of land-use change on habitat quality in the distribution range of crocodile lizards in China. Ecology and Evolution, 12(10), e9390. https://doi.org/10.1002/ece3.9390

Similar para os dois papers

***Acknowledgments*:** FA agradece ao governo do Brasil, particularmente, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) pelo financiamento recebido para a realização e obtenção do seu doutorado (Código de Finanças 001), UK Natural Environment Research Council (NERC NE/N011570/1). ***Competing interests*:** Os autores não têm interesses conflitantes. ***Author contributions*:** Conceituação: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Metodologia: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Investigação: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Visualização: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Aquisição de financiamento: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Administração do projeto: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Supervisão: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Redação – rascunho original: FA, RTF, BHMJr, BSM, LCC, HTS; Redação – revisão e edição: FA, TRF, BHMJr, BSM, LCC, HTS. ***Data and materials availability*:** Todos os dados estão disponíveis tanto no manuscrito quanto nos materiais suplementares.