



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

Tese de Doutorado

Análise Fitogeográfica do cerrado: conexões florísticas, padrões estruturais, relações ecológicas e modelagem de sua distribuição potencial

Alexandro Solórzano

Brasília, junho de 2011



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

**ANÁLISE FITOGEOGRÁFICA DO CERRADÃO: CONEXÕES FLORÍSTICAS,
PADRÕES ESTRUTURAIS, RELAÇÕES ECOLÓGICAS E MODELAGEM DE
SUA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL**

**Tese apresentada ao Programa
de Pós-graduação em Ecologia
da Universidade de Brasília,
como requisito parcial para a
obtenção do título de Doutor
em Ecologia.**

Alexandro Solórzano

**Orientadores: Jeanine Maria Felfili (*in memoriam*)
John Du Vall Hay**

**Brasília, junho de 2011
Alexandro Solórzano**

**ANÁLISE FITOGEOGRÁFICA DO CERRADÃO: CONEXÕES FLORÍSTICAS,
PADRÕES ESTRUTURAIS, RELAÇÕES ECOLÓGICAS E MODELAGEM DE
SUA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL**

Tese aprovada junto ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de doutor em Ecologia.

Banca examinadora:

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Orientador – UnB

Prof. Dr. Aldicir Scariot
Membro Titular – UnB

Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira-Filho
Membro Titular – UFMG

Dr. Bruno Machado Teles Walter
Membro Titular – Embrapa

Prof. Dr. José Felipe Ribeiro
Membro Titular – Embrapa

Prof. Dr. José Roberto Rodrigues Pinto
Membro Suplente – UnB

Dedicatória

À filha ilustre do Cerrado, Jeanine Maria Felfili.

AGRADECIMENTOS

À Dra. Jeanine Maria Felfili (*in memoriam*), por ter me aberto as portas do Cerrado, pela orientação, a transmissão de conhecimento e a amizade. Uma perda irreparável para a comunidade científica e para os esforços de conservação do Cerrado, mas que deixou um legado importante através dos seus alunos.

Ao Dr. José Roberto Rodrigues Pinto, pela amizade e a consideração em assumir a tarefa nada fácil de dar continuidade à orientação da minha tese, mesmo que informalmente, em virtude de questões burocráticas. Sua ajuda – desde os primórdios, quando eu preparava meu projeto para o exame de qualificação, até os atenciosos comentários no fechamento da tese – foi fundamental para o amadurecimento e o aprofundamento deste trabalho. Você é um importante modelo de pesquisador e professor, que tem me inspirado no caminho acadêmico.

Ao Dr. John Du Vall Hay, pela paciência e a consideração de assumir, junto ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, a orientação da minha tese de doutorado. Sua ajuda foi muito importante para a finalização do trabalho, bem como seu apoio à minha colaboração com os pesquisadores da Colorado State University.

Ao Dr. Niall Hanan, do Natural Resource Ecology Laboratory da Colorado State University, pela oportunidade de conhecer outro laboratório de pesquisa ecológica em savanas tropicais e pelos insights em certas questões da tese. Além de me ajudar a me instalar no Colorado, ele mediou contatos com outros pesquisadores, fundamentais na minha pesquisa.

Ao Dr. Sunil Kumar, do Natural Resource Ecology Laboratory da Colorado State University, pela paciência em me ensinar todos os passos necessários para realizar a modelagem dos meus dados, além de sua contribuição para a discussão teórica e metodológica do meu capítulo de modelagem.

Ao professor Dr. Antonio Alberto Jorge Farias Castro, da Universidade Federal do Piauí, pelo inestimável apoio logístico e o financiamento para a realização dos trabalhos de campo no Piauí, através do CNPq – PELD Site 10, e à sua família, pelo acolhimento e a hospitalidade em Teresina.

À Dra. Beatriz S. Marimon, da Universidade Estadual do Mato Grosso, pela ajuda no planejamento do trabalho de campo no Parque Estadual do Araguaia e pela hospedagem e a hospitalidade em Nova Xavantina.

Ao André Targa, do Instituto Neotropical, pela ajuda e o apoio na minha busca de áreas de cerrado no Mato Grosso do Sul, e pelo acolhimento e a hospitalidade em Bonito.

Ao Herson Lima, Diretor do Parque Estadual Araguaia, pelo acolhimento e a ajuda no trabalho de campo.

Ao Ricardo F. Haidar, do Instituto Oikos, pelo planejamento e a ajuda no trabalho de campo em Rio da Conceição (TO).

À Juliana Sylvestre Silva, pela conceção de dados de sua dissertação do ARIE do cerrado em Brasília, pela coleta de solos nessa mesma área e pela ajuda no trabalho de campo do Parque Nacional Sete Cidades (PI).

Ao Newton Rodrigues de Oliveira, pela fundamental ajuda nos trabalhos de campo e na identificação do material botânico.

Ao Dr. Manuel Claudio da Silva Júnior, pelos ensinamentos botânicos e pela ajuda na identificação de material botânico.

À Dra. Carolyn C. Proença, pela ajuda na incorporação das minhas coletas no herbário da UnB e na identificação das espécies.

À Ana Elisa S. Bacelar (Zuquinha), pela ajuda na confecção dos mapas das áreas de estudo.

A todas as pessoas que me ajudaram no campo: Ani C. Giotto, Fábio, Ruth Raquel Soares de Farias e Raimundo Nonato Lopes, pelo auxílio nos trabalhos de campo e na identificação dos materiais coletados no Parque Nacional Sete Cidades; Fábio e Bruno, pela ajuda, a disposição e o empenho no trabalho de campo no Parque Estadual Araguaia; e Ayuni, pela ajuda no trabalho de campo em Paracatu (MG).

Aos amigos da UnB – Benedito Alísio, Fabrício Alvim, Iona'i de Moura, Iris Roitman, Juliana Sylvestre Silva, Aryanne Amaral, Ana Elisa S. Bacelar, Mariana Vitali, Galiana Lindoso, Pricilla Albertasse, Lilian Manica, Karina Moreyra, Samuel Astete, Nadini, Luane, Alan Feccio, Fred Takahashi, Eduardo Santos, Daniel Gressler, Neander Heming e Isis Arantes –, pelas discussões e trocas de conhecimento, além dos necessários momentos de descontração. E às minhas colegas de orientação, com as quais compartilhei momentos de aprendizagem e dor: Ani, Priscilla, Fernanda, Mariana, Cândida e Maura.

Às minhas estagiárias do departamento de Geografia da UnB, Brisly e, em especial, Ananda, por toda a paciência e a ajuda na organização dos meus dados.

À CAPES e ao CNPq, pela concessão da minha bolsa de doutorado; ao PPG Ecologia da UnB e CNPq-PELD (Sítio 10), pelo auxílio financeiro para as pesquisas de campo.

Aos pesquisadores e taxonomistas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, que me auxiliaram na valiosa identificação de material botânico: Alexandre Quinet (Lauraceae), Adriana Lobão (Annonaceae), Ronaldo Marquete (Flacourtiaceae), Sebastião José da Silva Neto (Rubiaceae), Dra. Nilda Marquete (Combretaceae).

À secretaria e coordenação da PPG Ecologia da UnB, pela preciosa ajuda nas tramitações burocráticas.

Às curadorias do Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro e Herbário da Universidade de Brasília, pela facilidade de acesso aos seus acervos, bem como pela qualidade do material consultado.

À biblioteca da PUC-Rio, por ter sido o meu refúgio no processo de finalização da tese.

Finalmente, mas não menos importante, à minha família, em especial aos meus pais, pelo apoio, o amor e o carinho, tão importantes nas situações mais estressantes. Destaco os valiosos conselhos do meu pai, um acadêmico brilhante, que, com toda a sua experiência, soube me fazer ver o mundo acadêmico sob outra ótica, sempre, claro, me dando apoio nas ocasiões de dificuldade e tensão. E, ainda, aos meus amigos mais próximos, pelos momentos de distração e descontração, fundamentais para que eu não perdesse a cabeça.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	x
GENERAL ABSTRACT.....	xii
INTRODUÇÃO GERAL	1
Objetivo geral	2
Objetivos específicos.....	3
Justificativa.....	3
CAPÍTULO 1: Revisão de literatura: nomenclatura, principais determinantes e descrição estrutural do cerradão	5
Definição de savana.....	5
O cerradão na nomenclatura internacional	8
Definição e descrição da fitofisionomia cerradão	12
Determinantes do cerradão	14
Características do cerradão mesotrófico e distrófico.....	17
Estrutura do cerradão.....	20
Conexões florísticas do cerradão.....	26
CAPÍTULO 2: Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de cerradão ao longo do bioma Cerrado.....	28
RESUMO	28
ABSTRACT	28
Introdução.....	29
Materiais e métodos.....	31
Resultados.....	36
Discussão.....	45
Conclusão	51
CAPÍTULO 3: Efeito de variáveis climáticas na distribuição da vegetação lenhosa do cerradão em escala regional.....	52
RESUMO	52
ABSTRACT	52
Introdução.....	53
Material e métodos	55
Resultados.....	59
Discussão.....	63
Conclusões.....	68
Anexo: Variáveis ambientais consideradas na CCA, com as médias e desvio padrão, amostradas nas seis áreas estudadas	69
CAPÍTULO 4: Modelagem da distribuição potencial do cerradão, uma fisionomia ameaçada do bioma Cerrado: abordagens de comunidade x espécies dominantes	71
RESUMO	71
ABSTRACT	71
Introdução.....	72
Material e Métodos.....	75
Resultados.....	81
Discussão.....	88
Conclusão	93
Anexo: Variáveis ambientais, com suas respectivas fontes, consideradas nos modelos de comunidade e de espécies.....	95
CONCLUSÕES GERAIS	97

CONSIDERAÇÕES FINAIS	99
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	100

RESUMO GERAL

O cerrado é uma das fitofisionomias do Cerrado que se destaca das demais por apresentar estrutura florestal e composição mista de espécies tipicamente florestais junto com espécies típicas do cerrado *stricto sensu* e espécies generalistas. Inúmeros trabalhos descreveram tanto o aspecto fisionômico como florístico do cerrado. No entanto, não há padronização no critério de inclusão, esforço amostral e tamanho das unidades amostrais, o que dificulta as comparações e o levantamento de padrões claros sobre o perfil estrutural da vegetação lenhosa do cerrado. Apesar de existirem estudos que relacionam a variação da vegetação do cerrado *lato sensu* com variáveis edáficas e climáticas, pouco se sabe sobre a distribuição da vegetação do cerrado em escala regional, relacionada a fatores ambientais. Buscamos com este trabalho descrever o perfil florístico-estrutural do componente lenhoso do cerrado; avaliar o grau de sobreposição de espécies florestais, savânicas e generalistas; investigar a influência das variáveis climáticas e edáficas na variabilidade florística do componente lenhoso do cerrado, bem como mapear sua distribuição potencial para todo o bioma Cerrado. O trabalho foi realizado em seis áreas distribuídas em porções marginais e centrais do bioma Cerrado: Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Tocantins, Piauí e Distrito Federal. Em cada uma das seis áreas de cerrado amostradas foram inventariadas dez parcelas de 20 × 50 m, totalizando 60 parcelas. O critério de inclusão dos indivíduos na amostragem foi $D_{30} \geq 5$ cm (diâmetro a 30 cm do solo maior ou igual a 5 cm). Para a análise fitossociológica foram analisados os parâmetros densidade (DR), frequência (FR), dominância (DoR), valor de cobertura (VC) e valor de importância (VI). Para análise das interações entre a vegetação e as variáveis ambientais realizou-se a Análise de Correspondência Canônica (CCA). Utilizaram-se as seguintes variáveis na análise: estacionalidade da precipitação, evapotranspiração potencial anual e latitude. Para a modelagem da distribuição potencial do cerrado foram utilizadas 42 amostras de cerrado, com dados oriundos das 60 parcelas e dados de literatura, ao longo do bioma. O programa Maxent foi usado para modelar a distribuição potencial de cerrado em virtude do seu bom desempenho com conjuntos de dados de presença. O conjunto de 21 variáveis ambientais foi usado no modelo final: variáveis climáticas (ETP, precipitação, temperatura), fisiográficas (altitude, inclinação de acumulação de fluxo) e índices de vegetação (EVI, NDVI). A vegetação lenhosa do cerrado não apresentou estrutura homogênea ou consistência florística, apresentando-se como fisionomia bastante heterogênea. Estruturalmente a vegetação lenhosa apresentou grandes variações, com formações mais abertas e mais densas (densidade variando de 652 a 1.732 ind./ha e área basal variando de 12,83 a 22,45 m²/ha). A riqueza em espécies nas áreas variou de 49 (MS) a 124 (MT). Das 308 espécies registradas nas seis áreas, apenas seis ocorreram em todas elas (*Qualea grandiflora* Mart., *Qualea parviflora* Mart., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Vatairea macrocarpa* [Benth.] Ducke, *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng. e *Machaerium acutifolium* Vogel) e 184 foram exclusivas de uma das áreas. O padrão geral de dissimilaridade florística e estrutural nas seis áreas indicou grande heterogeneidade da distribuição da flora lenhosa do cerrado, seguindo o padrão de outras fitofisionomias do bioma. A CCA indicou a separação das parcelas da área PI, relacionadas positivamente com o primeiro eixo, ou seja, o gradiente de estacionalidade climática e latitude. O segundo eixo foi relacionado com a evapotranspiração potencial anual. Portanto, a vegetação lenhosa do cerrado apresentou-se heterogênea, com a variação da composição florística nitidamente associada a gradiente climático-latitudinal. O modelo de distribuição potencial do cerrado apresentou um bom desempenho. Variáveis climáticas e fisiográficas, especialmente a estacionalidade da

precipitação e o índice de acumulação de fluxo, foram importantes descritores para a distribuição do cerrado em escala regional. A área total prevista como adequada (9% do bioma Cerrado) foi considerada alta, mas em conformidade com as descrições passadas para o bioma, anteriores à intensificação do uso do solo. As evidências das flutuações climáticas nos últimos 30 mil anos têm mostrado uma cobertura mais elevada de floresta no bioma num passado recente, antes da intensificação do fogo antrópico. Estas evidências indicam que uma maior área de ocorrência do cerrado é plausível sob as atuais condições ambientais.

Palavras-chave: cerrado – fitogeografia – estrutura – composição florística – relação vegetação × variáveis ambientais – modelo de distribuição – Maxent – bioma Cerrado

GENERAL ABSTRACT

The Cerrado biome is a complex biome comprised of different vegetation types (phytophysognomies) of which the *cerradão* is among the less studied communities, mainly because of its limited current distribution and rapid disappearance with land use change, due to its location in level terrain with well drained soil and higher fertility. The *cerradão* can, however, play a key role in conservation initiatives because of its mixed flora of savanna (*cerrado stricto sensu*), forest and generalist species. A large number of studies describe structure and composition of *cerradão*, however there is no standardization regarding data collection, rendering it difficult to conduct ample comparisons and the emergence of a structural and floristic profile for the *cerradão*. Also, little is known regarding the distribution of *cerradão* vegetation at a regional scale related to climate and soil variables. Our aim is to establish a structural-floristic profile of the *cerradão* woody component; verify the overlap of forest, savanna and generalist species; investigate the influence of environmental constraints in the variability of the woody flora of the *cerradão*, and verify how climate and soil variables contribute in this analysis; as well as to model the potential distribution of the *cerradão* community for the entire Cerrado biome. The study was conducted in six areas distributed in marginal and central portions of the Cerrado biome in the states: MG, MS, MT, TO, PI and DF. In each of the six sampled areas the vegetation with $D_{30} \geq 5$ cm (diameter at 30 cm from ground level greater or equal to 5 cm) was recorded in ten plots of 20×50 m, totalling 60 plots. We used the following phytosociological parameters to describe the structural-floristic profile of the *cerradão*: density (DR), frequency (FR), dominance (DoR), cover value (VC) and importance value (VI). In order to analyze the interactions between vegetation and environmental variables we performed Canonical Correspondence Analysis (CCA). We use the following variables in the analysis: seasonality of precipitation, annual potential evapotranspiration and latitude. For the modelling approach we used 42 samples of *cerradão*, as presence-only data from the 20×50 plots and data from literature, through out the whole Cerrado biome. We used Maxent, to model the *cerradão* potential distribution due to its high performance with presence-only data sets. A set of 21 environmental variables, ranging from climatic (PET, precipitation, temperature), physiographic (altitude, slope, flow accumulation) and vegetation indices (EVI, NDVI) where used in the final model. The *cerradão* did not present a homogenous structure or floristic consistency among sites, presenting itself as a heterogeneous phytophysognomy. Structurally it presented great variations, with both open and closed formations (density 652-1732 ind. ha⁻¹; basal area 12.83-22.45 m² ha⁻¹). Species richness varied from 49 (MS) to 129 (MT). Floristical variation and dissimilarity was strong among the six sites with only six species occurred in all six sites (*Qualea grandiflora* Mart., *Qualea parviflora* Mart., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Vatairea macrocarpa* [Benth.] Ducke, *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng. and *Machaerium acutifolium* Vogel), whereas 184 species (from a total of 308) are exclusive to one site. Although species composition is comprised of a mixture of forest and savanna species, we detected a greater participation of savanna species. The general floristic and structural dissimilarity pattern observed indicated a great heterogeneity of *cerradão* woody flora distribution following the general pattern for the Cerrado biome. The CCA indicated the separation of the PI site, positively related to the first axis, i.e. the climate seasonality gradient. The second axis was related to annual potential evapotranspiration. So the *cerradão* woody flora is heterogeneous with floristic composition related to a general climatic-latitudinal pattern. Overall the Maxent model

for the *cerradão* vegetation rendered a good performance. Climatic and physiographic variables, namely precipitation seasonality and flow accumulation index, were important descriptors for *cerradão* distribution at the regional scale. The total area predicted as suitable (9% of the Cerrado biome) was considered high, although in accordance to past descriptions for the biome, previous to the intensification of land use. Evidence of past climatic fluctuations have shown a higher forest cover in the biome in recent past, before intensification of human induced fire together with evidence of current forest expansion under fire suppressed environments, which leads us to conclude that a higher cover of *cerradão* is plausible under current climatic conditions.

Kew words: *cerradão* – phytogeography – structure – floristic composition – vegetation x environment relation – distribution model – Maxent – Cerrado biome

INTRODUÇÃO GERAL

Apesar de, no Brasil, o termo cerradão ser bem resolvido fisionomicamente, ele esbarra numa dificuldade de se enquadrar dentro de uma nomenclatura internacional, podendo ser classificado como um tipo de floresta, bosque ou savana densa.

Esta fitofisionomia encontra-se no meio de um debate sobre as possíveis explicações do gradiente estrutural no bioma Cerrado, particularmente referente às questões ligadas à co-ocorrência do cerradão e cerrado *stricto sensu* em solos com o mesmo *status* nutricional. A identificação de dois tipos de cerradão (Ratter, 1971; Ratter *et al.*, 1977; 1978) ocorrendo em solos mesotróficos ou distróficos introduziu novos questionamentos sobre o cerradão, como a importância da umidade do solo (Araújo & Haridasan, 1988; Marimon-Júnior & Haridasan, 2005) e uma maior disponibilidade de nutrientes do solo no passado (Haridasan, 1992).

O cerradão é uma das fitofisionomias do bioma Cerrado menos estudadas, em razão de sua atual escassez no bioma, estando seriamente ameaçado (Klink & Machado, 2005; Sano *et al.*, 2010). É almejado por agricultores por indicar solos com boas condições para a agricultura (Goodland, 1971). Assim, ainda existem muitas questões pendentes sobre o cerradão, como os seus principais determinantes, as relações com diferentes tipos de solos e suas conexões florísticas. A compreensão desses fatores, em escala regional, por meio de gradiente latitudinal-climático permitirá algumas inferências fitogeográficas e a identificação de padrões florístico-estruturais associados à diferenças climáticas, fisiográficas e edáficas. Esses resultados poderão subsidiar medidas de manejo e conservação, indicando locais com elevada diversidade e com floras complementares, de uma fitofisionomia que está pouco representada em Unidades de Conservação.

Nesse contexto, a presente tese avaliou o cerradão na perspectiva ecológica e fitogeográfica. De modo geral, buscou-se compreender algumas questões ainda obscuras, como: a) suas possíveis conexões florísticas e seus padrões de diversidade; d) eventuais padrões estruturais ao longo do bioma; b) as relações com fatores climáticos; c) a modelagem da distribuição potencial original e atual desta fitofisionomia. O texto está dividido em quatro capítulos que tratam dos pontos mencionados acima.

O primeiro capítulo é uma revisão do estado da arte sobre o cerradão, onde buscaram-se fontes históricas sobre estudos ecológicos e botânicos. Com isso, procurou-se informar as principais características ecológicas, florísticas e estruturais do

cerradão. Esta revisão propiciou a análise comparativa da nomenclatura internacional para o cerradão, haja vista a grande diversidade de nomes encontrados em estudos de diferentes naturezas.

O segundo capítulo trata da análise da estrutura fitossociológica de todas as áreas do cerradão amostradas no presente estudo e nele são feitas comparações com dados disponibilizados na literatura. Com isso objetivou-se compreender o padrão estrutural e florístico do estrato arbóreo-arbustivo do cerradão, com a possibilidade de comparar áreas marginais e áreas core do Cerrado. Ao mesmo tempo, realizou-se uma análise da compartimentação das espécies do cerradão em três grupos (savânicas, florestais e generalistas) a fim de verificar o grau de sobreposição da flora do cerradão com outras fisionomias.

O terceiro capítulo relaciona as variáveis ambientais com a estrutura e a composição da vegetação. Buscou-se compreender quais variáveis têm influência no componente de espécies lenhosas do cerradão, bem como verificar, dentro do contexto de um gradiente latitudinal de escala meso, como as variáveis regionais (climáticas) e locais (edáficas) contribuem nesta análise.

O quarto capítulo foi elaborado com a colaboração do Dr. Sunil Kumar e do Dr. Niall Hanan, do Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University. Nesse capítulo realizou-se a modelagem da distribuição potencial original do cerradão para o bioma Cerrado. Trata-se de um modelo da potencial distribuição do cerradão baseada em variáveis ambientais preditivas do nicho ecológico realizado. O modelo adotado foi gerado pelo programa MAXENT, que usa o método de máxima entropia para calcular a probabilidade de ocorrência do cerradão em uma dada área.

Objetivo geral

Compreender os aspectos ecológicos e fitogeográficos da flora lenhosa do cerradão, a partir da análise da estrutura e da composição da vegetação arbustivo-arbórea, da sobreposição florística de espécies generalistas, florestais e savânicas e da relação da vegetação com fatores ambientais, e realizar a modelagem da distribuição espacial potencial do cerradão ao longo do bioma Cerrado.

Objetivos específicos

- Descrever o perfil florístico-estrutural da vegetação lenhosa em seis áreas de cerrado: três na região central do bioma (DF, MG e TO); uma próximo à região Amazônica (MT); uma próximo ao Pantanal (MS); e uma em região de contato com a Caatinga (PI).
- Avaliar o grau de sobreposição de espécies florestais, savânicas e generalistas nas áreas analisadas e identificar as espécies que tipificam o cerrado.
- Compreender a influência dos condicionantes ambientais na variabilidade florística do componente lenhoso do cerrado, bem como verificar, dentro do contexto de gradiente latitudinal, como as variáveis regionais (climáticas) e locais (edáficas) contribuem nesta análise.
- Mapear a distribuição potencial original do cerrado para todo o bioma Cerrado e comparar esta distribuição potencial – usando um modelo único no nível da comunidade (cerrado como um todo) – com um mapa baseado na combinação de vários modelos individuais das espécies dominantes que ocorrem no cerrado.

Justificativa

O cerrado é, atualmente, uma das fitofisionomias menos estudadas do Cerrado, em parte por causa de sua baixa ocorrência natural, em parte por estar seriamente ameaçado pela ocupação antrópica do bioma. Ocorre escassamente em Unidades de Conservação e em reservas legais em propriedades particulares. Esta fitofisionomia, por abranger tanto espécies do cerrado *stricto sensu* quanto das demais formações florestais (mata de galeria, matas secas, etc.), pode ser considerada chave na conservação de parte significativa das espécies do bioma.

Ainda existem muitas questões pendentes sobre o cerrado, como quais seriam os seus principais determinantes. Quais são as relações dos vegetais com fatores edáficos, altitudinais e climáticos? Quais são suas possíveis conexões florísticas e seus padrões de diversidade? Há padrões estruturais no bioma? A compreensão dessas questões, dentro da escala regional, permitirá inferências fitogeográficas e a identificação de prováveis padrões florístico-estruturais associados à diferenças climáticas e edáficas. Portanto,

estudos em escala regional podem permitir detectar padrões mais amplos e a construção de modelos regionais. É de fundamental importância esclarecer os processos e padrões ecológicos para estabelecer novos parâmetros e prioridades de conservação e manejo do bioma Cerrado.

Revisão de literatura: nomenclatura, principais determinantes e descrição estrutural do cerrado

Definição de savana

O termo savana tem sua origem nos povos ameríndios, sendo inicialmente usado por Oviedo y Valdés em 1535 (Cole, 1986; Collinson, 1988) para definir uma área com predomínio de gramíneas e sem a presença de árvores. Com o passar do tempo, foi incorporado a este conceito a presença de árvores e arbustos (estrato lenhoso), em maior ou menor grau. Portanto, savana passou a designar uma vegetação mista de espécies lenhosas e herbáceas encontradas nas latitudes tropicais. Apesar de o termo savana estar explicitamente ligado a associações gramíneo-lenhosas nas latitudes tropicais, nos EUA a terminologia abrange formações fora desta zona climática. Atualmente, savana abrange uma grande variedade de tipos fisionômicos, que variam de acordo com os continentes (Hill *et al.*, 2011). Este conceito abrange desde formações exclusivamente de gramíneas até savana arborizada (*savanna woodlands*), que ocorre em forma de mosaico junto com formações florestais (Hill *et al.*, 2011). Em alguns países não existe a distinção entre savana natural e uma vegetação que tenha sido originada de desmatamento, queima ou uso intensivo de áreas florestais (Cole, 1986; Collinson, 1988).

Alguns autores caracterizam as savanas a partir de um escopo climático em que se destaca a baixa pluviosidade anual com presença de duas estações bem marcadas (seca e úmida) (Mistry, 2000). Outros autores enfocam um escopo fisionômico da vegetação em que as savanas apresentam uma fisionomia mista de gramíneas e lenhosas. Walter (2006), em sua revisão sobre o conceito de savana no mundo e no Brasil, destacou 12 definições para este termo. Ficou evidente, a partir das definições dadas pelos autores, a importância de fatores climáticos, latitudinais, geográficos, florísticos, ecológicos, pirofíticos (fogo) e históricos (tempo em diversas escalas).

Na região Neotropical, o termo savana é usado para designar tanto áreas com predomínio de gramíneas e ervas xeromorfas como áreas com a codominância de espécies arbóreas e herbáceas (Cole, 1986). Na África, savana designa desde bosques decíduos, formações mistas de gramíneas e árvores esparsas até campos limpos. Na Austrália, o termo tem sido usado para bosques abertos de árvores altas com um estrato

graminoso definido e formações mais abertas de campo, compostas por gramíneas e pequenas árvores e arbustos. Na Ásia (Índia), os bosques de vegetação decídua e mesófila, semelhantes aos bosques decíduos africanos, têm sido considerados savanas, porém apresentam uma origem distinta, pois resultam de desmatamento, fogo, pastagem e cultivo das florestas decíduas ao longo de vários séculos (Cole, 1986).

As savanas tropicais cobrem cerca de 23 milhões de km² (20% da superfície terrestre) e estão situadas entre as florestas equatoriais úmidas e as regiões áridas e semiáridas das latitudes intermediárias (Cole, 1986; Collinson, 1988). E encontram-se distribuídas em quatro continentes, cobrindo 65% da África, 60% da Austrália, 45% da América do Sul e 10% da Índia e do Sudeste Asiático (Cole, 1986). Walter (2006) destacou que o mapa de distribuição geográfica das savanas varia de acordo com o tipo de classificação adotada e também em relação à escala do mapa, que poderá mostrar um detalhamento maior da distribuição desta vegetação. Assim, estimativas mais recentes da extensão global de savanas sugerem que elas cobririam cerca de 33,3 milhões de km² (Ramankutty & Foley, 1999).

Já foram feitas diversas tentativas de classificação da vegetação mundial. A maior parte delas, porém, apresenta limitações para uma aplicação universal e geralmente problematiza a questão das savanas tropicais (Cole, 1986). Assim, uma classificação das savanas mundiais deveria acomodar todos os tipos de savanas para os quais o termo é aplicado nos diferentes continentes. Cole (1986) destaca a classificação em duas escalas: (1) em escala global, a classificação deveria ser baseada na fisionomia da vegetação, pois a variação florística entre os continentes é grande demais para ser incorporada na classificação; (2) em escala regional (continente, subcontinente, país, etc.), a classificação deveria levar em conta principalmente a composição florística para delimitar os subtipos de savana, pois a composição florística está relacionada a condicionantes ambientais específicos.

Na região Neotropical, as savanas abrangem todas as formações campestres com maior ou menor grau de cobertura lenhosa e as formações arbustivo-arbóreas, abarcando desde campos limpos até savanas florestais, que ocorrem no Brasil, Venezuela, Colômbia, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Paraguai, Bolívia e norte da Argentina. No Brasil, o termo savana é utilizado para designar o bioma Cerrado, mas especialmente o cerrado *lato sensu*, que compreende os campos limpos, campos sujos e cerrado *strictu sensu*, sendo que o cerradão, apesar de compor o cerrado *lato sensu*, não é considerado uma formação savânica (Ribeiro & Walter 2008). A Caatinga é

considerada uma savana estépica dominada por vegetação xerofítica e espinhenta e o Pantanal, uma savana que apresenta campos com predomínio de gramíneas e árvores esparsas (semelhante a uma savana parque) que sofre inundação sazonal (Cole, 1986). Este último ocorre em áreas contíguas do Paraguai e da Bolívia. Também ocorrem alguns fragmentos relictuais de savana arborizada na bacia Amazônica, principalmente nos estados de Roraima e Amapá (Cole, 1986). Junto com o Cerrado, os Llanos possuem as maiores áreas contínuas de savana da América do Sul. Os Llanos, que ocorrem na Venezuela e na Colômbia, apresentam campos de gramíneas, que são inundados nos períodos de chuva, entremeados de palmeiras e árvores esparsas. Além destas áreas, alguns autores consideram o Chaco, que abrange o Paraguai, a Bolívia e parte da Argentina, como savana. Segundo Walter (1988), “trata-se de uma vegetação com aspecto de parque, contendo bosques, extensas pradarias sujeitas a inundações periódicas, savanas de palmeiras e pântanos”. Walter (2006) ainda acrescenta às savanas Neotropicais as formações campestres do México e de Cuba.

No Brasil, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 1992) sistematizou a classificação da vegetação brasileira, adotando uma nomenclatura universal. Esta proposta de classificação foi baseada principalmente na “Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um Sistema Universal” de Veloso *et al.* (1991). Dentre os conceitos adotados para auxiliar na classificação e na normatização dos termos, o IBGE utilizou a classificação das formas de vida de Raunkiaer (IBGE, 1992). Ao mesmo tempo, foram adotados termos como Domínio, Sistema e Formação, com base em terminologias de Kant, Drude, Grisebach, Schimper e ElleMBERG & Mueller-Dombois (IBGE, 1992). Sendo assim, esta classificação da vegetação brasileira definiu seis grandes Classes de Formações: Floresta Ombrófila, Floresta Estacional, Campinarana, Savana, Savana-Estépica e Estepe. Estas Formações não compreendem os biomas brasileiros e agrupam vegetações de acordo com características gerais da fisionomia da vegetação. Assim, nesta classificação, o bioma Cerrado compreende formações savânicas (i.e. savana arborizada, savana parque e savana gramíneo-lenhoso) do Brasil Central e também formações florestais (Florestas Ombrófilas e Florestas Estacionais) onde se inclui o cerradão (Savana Florestada).

No Brasil, o termo Savana também abrange o Pantanal Mato-Grossense, além das áreas de savana amazônica (IBGE, 1992, 1997). Já a Savana-Estépica abrange a Caatinga do sertão árido nordestino, os campos de Roraima (na fronteira com a

Venezuela) e o Chaco Sul-Mato-Grossense (entre a Serra da Bodoquena e rio Paraguai) (IBGE, 1992, 1997).

O cerradão na nomenclatura internacional

Percebe-se que alguns pesquisadores estrangeiros designaram diversos nomes para classificar o cerradão dentro de uma terminologia internacional (i.e. em inglês; Tabela 1). Dentre os pesquisadores estrangeiros destaca-se J.A. Ratter, que teve um importante papel no processo de levantamento florístico do Cerrado e de identificação de padrões fitogeográficos e que adotou diversos termos para designar o cerradão. Ratter *et al.* (2006) classificaram os cerradões do Brasil como um arvoredo denso (*dense woodland*). Já em outros trabalhos (Ratter, 1992; Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Ratter *et al.*, 1997) o cerradão é tratado como um arvoredo quase fechado (*almost closed woodland*) e como uma savana arborizada grande e quase fechada (*large, nearly-closed arboreal savanna*) (Furley & Ratter, 1990b). Ratter (1971) descreveu um subtipo de cerradão como uma savana arborizada baixa e descontínua (*low broken savana woodland*). Da mesma forma, o termo *savanna woodland* foi aplicado aos cerradões (Ratter *et al.*, 1973), sendo descrito como uma formação com um dossel relativamente contínuo e uma cobertura esparsa de gramíneas.

Furley & Ratter (1990a) estudaram os solos e a vegetação de fragmentos de cerradão no Mato Grosso e definiram esta fitofisionomia como uma savana lenhosa densa (*densly wooded savanna*). Eles tentaram caracterizar melhor esta formação, considerando-a um arvoredo esclerófilo (*sclerophyllous woodland*), destacando o fato de que às vezes é chamado de floresta aberta (*open forest*) ou arvoredo (Furley, 1999). Em publicação mais recente (Furley, 2007), o cerradão foi considerado uma *savanna woodland*.

Em alguns estudos que tratam da dinâmica da fronteira savana-floresta, o cerradão é tido, de maneira geral, como um tipo de floresta transicional ou como uma forma de transição entre o Cerrado e floresta. Neste caso, Furley & Ratter (1990a), trataram o cerradão como uma savana arborizada grande e quase fechada (*large nearly-closed arboreal savanna*). Ainda nesta ótica, Oliveira-Filho & Ratter (2002) destacaram que o cerradão ocorre como manchas no meio de uma paisagem dominada por vegetação savânica, mas também ocorrendo na fronteira savana-floresta, resultando numa transição difusa e mal definida. Dubs (1992), que estudou as transições entre floresta e

savana no Pantanal, considerou o cerradão como um tipo de floresta, mas especificamente uma floresta savânica (*savanna forest*).

Por sua vez, Guarim *et al.* (2000) citaram o cerradão como uma floresta savânica (*savanna forest*) e depois, ao longo do trabalho, o definem como savana arborizada densa (*dense savanna woodland*). Box (2002), que realizou um estudo biogeográfico comparativo entre os hemisférios Norte e Sul – ou seja, em uma escala mundial –, destacou que o Cerrado ocorre em um gradiente que varia desde campos gramíneos até fragmentos florestais de cerradões fechados-sempreverdes-latifoliados (*closed evergreen broad-leaved cerradão forest patches*).

Fearnside (2000) é contraditório ao considerar num primeiro momento o cerradão como um cerrado alto (*high cerrado*), mas depois o classifica como outras florestas fechadas (*other closed forests*), junto com a floresta atlântica (ombrófila densa) e floresta de araucária (ombrófila mista), num estudo comparativo sobre a biomassa e o estoque de carbono em ecossistemas fora da Amazônia e do Cerrado. Vourlitis *et al.* (2001) também apresentam mais de uma definição para o cerradão, uma vez que, no título do trabalho, chamam o cerradão de floresta tropical de transição (*transitional tropical forest*) e depois, ao longo do texto, apresentam o cerradão como uma variante do cerrado que pode ocorrer como um bosque arbóreo denso (*open arboreal woodland*) ou floresta fechada (*closed forest*).

Já Haridasan (1992), em estudo comparativo de solos, composição florística e nutrientes foliares entre cerrado *strictu sensu* e cerradão, definiu este último como uma floresta xeromórfica (*xeromorphic forest*), enquanto o termo *savanna woodland* foi adotado para o cerrado *stricto sensu*. Em trabalho similar, o cerradão foi tratado apenas como uma floresta de interflúvio, em referência à posição que ocupa no terreno, uma vez que ocorre em solos distróficos e mesotróficos (Araújo & Haridasan, 1988). Em estudo sobre o gradiente estrutural do cerrado *lato sensu*, Ribeiro & Tabarelli (2002) definiram o cerradão como uma forma bem desenvolvida de floresta do cerrado (*well developed forest form of cerrado*).

Alguns autores propuseram uma classificação das diferentes fitofisionomias do Cerrado. Goodland (1971), em sua análise das fisionomias do cerrado *lato sensu*, destacou que a mesma ocorre num gradiente que varia desde uma vegetação herbácea, gramínea, arbustiva, passando por um tipo de pomar (*orchard*) e arvoredo (ou bosque) e chegando quase a uma vegetação florestal (cerradão). O autor explica que o cerradão é um tipo de floresta em que se verifica uma densa cobertura de dossel. Peres *et al.*

(1983), ao realizarem uma comparação da produção e da composição de serapilheira em áreas de cerradão, consideraram a vegetação do cerradão como uma espécie de arvoredo (*woodland-like vegetation*). Posteriormente, Batalha *et al.* (2002) interpretam o cerradão como sendo um bosque alto (*tall woodland*).

Eiten (2001) classificou o cerradão como um arvoredo com dossel aberto. No entanto, a categoria estrutural de floresta também se aplica aos cerradões com cobertura de dossel superior a 60%. Neste sentido, o cerradão também foi classificado como Floresta Tropical Xeromorfa Latifoliada Semidecídua (Eiten, 1983). Cole (1986) classificou o cerradão como um arvoredo denso (*dense woodland*).

Já Coutinho (1978) traduziu o cerradão como uma formação florestal (*forest formation*), destacando que, na verdade, a sua inclusão dentro do conceito de savana é um tanto confusa e contraditória. Oliveira-Filho *et al.* (1989) consideraram o cerradão uma floresta densa com dossel relativamente fechado (*dense forest with more or less closed canopy*), o que parece contraditório, pois denso implica fechado. Recentemente, em uma nova proposta de classificação da vegetação brasileira, Oliveira-Filho (2009) adotou a terminologia usada pelo IBGE (1992) para classificar o cerradão: Savana florestada (*forested savanna*).

Tabela 1. Comparação das diferentes categorias de cerradão

AUTOR	CATEGORIAS PARA O CERRADÃO
	Floresta (<i>Forest; Savanna Forest</i>)
Goodland (1971)	Floresta (<i>forest</i>)
Coutinho (1978)	Formação florestal (<i>forest formation</i>)
Dubs (1992)	Floresta savânica (<i>savanna forest</i>)
Guarim <i>et al.</i> (2000)	Floresta savânica (<i>savanna forest</i>)
Haridasan (1992)	Floresta xeromórfica (<i>xeromorphic forest</i>)
Eiten (1983)	Floresta tropical xeromorfa latifoliada semidecídua
Vourlitis <i>et al.</i> (2001)	Floresta tropical de transição; floresta fechada (<i>transitional tropical forest; closed forest</i>)
Ribeiro & Tabarelli (2002)	Forma bem desenvolvida de floresta do cerrado (<i>well developed forest form of cerrado</i>)
Box (2002)	Fragmentos de cerradão-floresta fechada e sempreverde (<i>closed evergreen broad-leaved cerradão forest patches</i>)

Floresta (<i>Forest; Savanna Forest</i>) cont.	
Fearnside (2000)	florestas fechadas (<i>other closed forests</i>)
Oliveira-Filho <i>et al.</i> (1989)	Floresta densa com dossel fechado (<i>dense forest with more or less closed canopy</i>)
IBGE (1992); Oliveira-Filho (2009)	Savana florestada (<i>forested savanna</i>)
Araújo & Haridasan (1988)	Floresta de interflúvio (<i>upland forest</i>)
Bosque ou Arvoredo (<i>Woodland</i>)	
Voutlitis <i>et al.</i> (2001)	Bosque arbóreo denso (<i>open arboreal woodland</i>)
Furley (1999)	Arvoredo (ou bosque) esclerófilo (<i>sclerophyllous woodland</i>)
Cole (1986)	Bosque denso (<i>dense woodland</i>)
Ratter <i>et al.</i> (2006)	Bosque denso (<i>dense woodland</i>)
Batalha <i>et al.</i> (2002)	Bosque alto (<i>tall woodland</i>)
Bosque de savana ou Savana arborizada (<i>Savanna Woodland</i>)	
Fearnside (2000)	Cerrado alto (<i>high cerrado</i>)
Guarim <i>et al.</i> (2000)	Savana arborizada densa (<i>dense savanna woodland</i>)
Furley & Ratter (1990a)	Savana lenhosa densa (<i>densly wooded savanna</i>)
Furley & Ratter (1990a)	Savana arborizada grande e quase fechada (<i>large nearly-closed arboreal savanna</i>)
Furley (2007)	Savana arborizada ou bosque de savana (<i>savanna woodland</i>)
Ratter <i>et al.</i> (1973)	Savana arborizada ou bosque de savana (<i>savanna woodland</i>)
Ratter (1971)	Savana arborizada baixa e descontínua (<i>low broken savanna woodland</i>)
Ratter <i>et al.</i> (1997)	Savana arborizada grande e quase fechada (<i>large nearly-closed arboreal savanna</i>)

Percebe-se, então, que o cerrado apresenta uma ampla variedade de tratamentos, por diferentes autores, variando desde savanas arborizadas e savanas florestais até arvoredos densos e florestas propriamente ditas. A classificação do cerrado dentro de um padrão internacional esbarra em algumas dificuldades, pois trata-se de uma formação vegetal única, com apenas algumas semelhanças com outras formações em outros continentes.

A partir da classificação oficial da vegetação brasileira (IBGE, 1992), o cerrado foi classificado como savana florestada. Apesar de esta classificação fugir de termos vernaculares e locais e usar termos científicos difundidos e aplicáveis em âmbito internacional, a classificação do cerrado como savana florestada é confusa e contraditória. Para aqueles que conhecem o cerrado e verificam sua estrutura florestal, com composição florística mista, o termo savana florestada é bastante viável, visto que remete ao porte florestal do cerrado e à composição mista de espécies savânicas e florestais. No entanto, essa classificação é um pouco confusa, pois não fica claro se o cerrado é uma floresta ou uma savana, ou ainda como uma vegetação pode ter, ao mesmo tempo, duas fisionomias contrastantes.

Com o intuito de estabelecer um termo que seja compreensível e equiparável com outras formações mundiais (i.e. em inglês), propomos que o cerrado seja designado, na nomenclatura internacional, como *upland mixed forest* ou *upland cerrado forest* (floresta mista de interflúvio). *Upland* uma vez que ocorre em planaltos e chapadas, nas porções de interflúvio e longe dos córregos e rios; *mixed* considerando que apresenta flora mista, com espécies típicas de cerrado *stricto sensu*, das formações florestais do bioma e espécies generalistas; e *forest* por apresentar estrutura florestal. No entanto, no contexto nacional, a adoção do termo vernacular cerrado é mais apropriada, pois já apresenta uma boa definição com embasamentos estruturais, edáficos e florísticos.

Definição e descrição da fitofisionomia cerrado

O conceito de Cerrado possui diversas interpretações, sendo que geralmente designa a vegetação xeromorfa arbórea, arbustiva, savânica e campestre do Brasil Central (Eiten, 1978). Coutinho (1978) propôs o conceito de floresta-ecótono-campo, em que o Cerrado é visto como um complexo de formações oreádicas, abrangendo desde o campo limpo (campos oreádicos) até o cerrado (floresta oreádica) e os ecótonos entre estes dois extremos, designados de formações savânicas intermediárias ou savanas oreádicas (campo sujo, campo cerrado e cerrado *stricto sensu*).

Utiliza-se o termo cerrado *lato sensu* para designar as formações campestres, savânicas até o extremo florestal chamado de cerrado, no bioma Cerrado (Coutinho, 1978; Ribeiro & Walter, 2008). Para a delimitação do bioma Cerrado, Ribeiro & Walter (1998) destacam onze tipos fitofisionômicos: formações florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerrado), formações savânicas (Cerrado *stricto sensu*, Parque de

Cerrado, Palmeiral e Vereda) e formações campestres (Campo Sujo, Campo Rupestre e Campo Limpo).

Fisionomicamente, o cerradão apresenta um dossel predominantemente contínuo com cobertura entre 50% e 90% (Ribeiro & Walter, 2008), em que as copas das árvores tocam-se, denotando um aspecto fechado (Rizzini, 1997). Esta fitofisionomia geralmente apresenta três estratos distinguíveis: arbóreo, arbustivo e herbáceo (Ribeiro & Walter, 2008). O estrato arbóreo fica em torno de 8 a 15 m, com indivíduos emergentes atingindo 20 m (Goodland & Ferri, 1979). O segundo estrato, composto por arbustos e arvoretas, apresenta altura entre 2 e 5 m. O estrato inferior, herbáceo, geralmente é pouco desenvolvido, e está quase ausente nas porções com maior cobertura de dossel e, conseqüentemente, com maior sombreamento (Oliveira-Filho & Ratter, 2002).

Ratter *et al.* (1977) observaram que o cerradão pode apresentar uma grande variação fisionômica, com matas baixas com altura entre 6 e 7 m, com cobertura de dossel parcialmente fechada, até cerradões mais altos com 15 a 20 m de altura, ou seja, verdadeiras florestas, com dossel quase 100% fechado. O cerradão ainda pode ser identificado por outras características fisionômicas: as árvores, mesmo aquelas comuns no cerrado *stricto sensu*, apresentam no cerradão fuste reto com ramificações mais altas (Waibel, 1948) e ritidoma mais fino, sendo menos adaptadas à passagem do fogo (Ratter, 1992).

Portanto, o cerradão é uma das formações florestais que ocorre no bioma Cerrado, junto com as Matas Secas (floresta sempre verde, semidecídua e decídua), Mata Ciliar e Mata de Galeria (Ribeiro & Walter, 2008). O cerradão se destaca das demais fitofisionomias florestais por ser uma formação florestal com aspectos xeromórficos (Ribeiro & Walter, 2008). Apesar de ser considerada uma formação perenifólia, algumas espécies que são comuns ao cerrado *stricto sensu* apresentam caducifólia durante a estação seca (Ribeiro & Walter, 2008). Por este motivo, Eiten (1983) considerou o cerradão como uma formação latifoliada e semidecídua.

Outros autores tipificam o cerradão como uma formação florestal com características próprias, destacando-se de outras formações florestais e das formações savânicas do Planalto Central. Rizzini (1963), em um primeiro momento, considerou o cerradão como uma Floresta Xeromorfa. Após interpretar que o aspecto esclerófilo desta vegetação se deve à ação da radiação solar (heliomorfismo) e não à deficiência hídrica (xermorfismo), ele passou a adotar usualmente o termo cerradão, que

corresponde a uma floresta mesófila esclerófila (Rizzini, 1997). Heringer *et al.* (1977) também consideraram o cerradão como uma floresta esclerófila, própria do Planalto Central, em vez de considerá-lo como uma forma mais densa e alta de cerrado *stricto sensu*.

Rizzini (1997) destacou que diversos autores, como Lund, Saint-Hilaire e Warming (1908), haviam relatado a ocorrência do cerradão (“matta Catanduva”) no planalto central apresentando uma vegetação mais densa e alta, o que o diferencia do cerrado *stricto sensu*. Sendo assim, o cerradão foi por muitos considerado como uma segunda ou terceira categoria de floresta (Rizzini, 1997). Foi justamente assim que Waibel (1948) descreveu o cerradão, como uma vegetação semelhante à mata, sendo mais denso e alto que o cerrado, no entanto mais baixo e menos denso que as matas.

Magalhães (1966) descreveu o cerradão como a forma de maior pujança do Cerrado, em virtude do desenvolvimento e do vigor de suas árvores e arbustos. Apesar de não aplicar o conceito de floresta ou mata, destacou a presença de árvores de porte elevado e muitas vezes com espécies ocorrentes nas matas secas (Magalhães, 1966).

Castro & Martins (1999) destacaram que, no Nordeste, os cerradões são chamados de “chapadas”, pelo fato de ocorrerem nesta formação geomorfológica plana. Esses autores indicaram que o dossel não é fechado, permitindo a entrada de luz, o que favorece o desenvolvimento do estrato herbáceo-subarbusivo.

Assim, a partir da presente revisão, propõe-se que o cerradão seja definido claramente como um tipo de floresta que apresenta composição mista de espécies savânicas, florestais e generalistas que varia ao longo do bioma.

Determinantes do cerradão

Geomorfologicamente, o cerradão está associado às áreas de interflúvio, de maneira geral em terrenos bem drenados e com solos profundos (Ribeiro & Walter, 2008). Estes solos geralmente são da classe dos Latossolos, com baixa e média fertilidade e, menos frequentemente, ocorrem em Cambissolos distróficos (Ribeiro & Walter, 2008). Waibel (1948) relatou que são vermelhos e bastante arenosos, com uma fina camada de matéria orgânica, entrando na categoria de alguns tipos de solos florestais.

Outros autores destacaram que o gradiente estrutural observado no bioma Cerrado, desde o campo sujo até o cerradão, corresponderia a um gradiente de fertilidade do solo.

Neste caso, a fitofisionomia de maior densidade e maior desenvolvimento das espécies lenhosas, o cerradão, ocorreria em solo com maiores teores de nutrientes (Goodland & Pollard, 1973; Lopes & Cox, 1977). Goodland & Polard (1973), ao analisarem os solos de diferentes fitofisionomias no Triângulo Mineiro, encontraram uma correlação positiva entre área basal e teores de N, P e K. Ao mesmo tempo, verificaram que a porcentagem de alumínio é negativamente correlacionada com os nutrientes, corroborando a sugestão de Goodland (1971), que indica que altos níveis de Al diminuem a disponibilidade de P, Ca, Mg, N e K. Lopes & Cox (1977), em uma ampla amostragem de solos (500 locais) nas diferentes fitofisionomias do bioma, verificaram que na medida em que houve aumento do pH, dos macronutrientes Ca, Mg e K e dos micronutrientes Zn, Cu e Fe, a densidade e a altura do estrato lenhoso também aumentaram. Esses autores ainda encontraram uma correlação negativa entre teores de alumínio e o gradiente estrutural. Por outro lado, apesar de Goodland & Pollard (1973) evidenciarem a correlação entre o gradiente fisionômico e o gradiente de fertilidade, eles chamaram atenção para o fato de que outros fatores, como fogo e corte (raso e seletivo), poderiam atuar na diferenciação fisionômica do Cerrado.

Ratter *et al.* (1973, 1977, 1978) relataram que alguns tipos de cerradão encontrados em solos com níveis médios de macronutrientes (solos mesotróficos), notadamente Ca e Mg, encontram-se na transição entre as florestas decíduas, de solos mais férteis, e o cerrado *stricto sensu* encontrado em solos distróficos. Furley & Ratter (1988) indicaram que este gradiente de transição é comum em grande parte do bioma.

Por outro lado, outros estudos não indicam uma clara relação entre um gradiente de fertilidade e a estrutura da vegetação. No Distrito Federal, Ribeiro (1983), comparando solo e a vegetação de cerrado *stricto sensu* e cerradão, mostrou que estas duas fitofisionomias ocorrem em solos com níveis similares de fertilidade. Costa e Araújo (2001) também verificaram este padrão, ao estudarem um cerradão e um cerrado *stricto sensu*, ambos em solos distróficos. No entanto, Ribeiro (1983) encontrou diferenças nas características físicas do solo, em que o cerradão apresentou uma maior porosidade e capacidade de retenção de água, o que levaria a um regime hídrico mais satisfatório nesta comunidade em relação ao cerrado *stricto sensu*.

Haridasan (1992) comparou os solos de cerradão e cerrado *stricto sensu* no Distrito Federal e reforçou a ideia de que a quantidade de nutrientes no solo não é a principal responsável pela transição de cerrado *stricto sensu* para cerradão. O autor discute que outros fatores poderiam atuar nesta diferenciação fitofisionômica, entre os

quais a disponibilidade de água no solo e uma maior disponibilidade de nutrientes durante os processos de formação do solo. Assim, Haridasan (1992) propõe que uma quantidade mais elevada de nutrientes no passado permitiria o estabelecimento de uma vegetação com maior biomassa. Tal vegetação poderia permanecer nas atuais condições distróficas do solo através da ciclagem fechada de nutrientes (Haridasan, 1992). Esta teoria é, em parte, suportada pelo estudo anterior de Peres *et al.* (1983), em que foi verificado que, apesar de as concentrações de nutrientes na serapilheira do cerrado *stricto sensu* e do cerradão serem similares, o cerradão apresentou uma produção de serapilheira anual que variou entre 2,99 e 5,14 vezes mais do que a do cerrado *stricto sensu*. Portanto, o fluxo de nutrientes da biomassa vegetal para o solo seria, em média, 3,7 vezes maior no cerradão do que no cerrado *stricto sensu*.

Ao estudarem uma área de cerradão adjacente a uma área de cerrado *stricto sensu* no Mato Grosso, Marimon-Júnior & Haridasan (2005) tampouco verificaram diferenças nos teores de nutrientes entre os dois solos. No entanto, foi verificada uma quantidade mais elevada de porcentagem de argila no solo do cerradão, tanto na camada superficial (0-20 cm), quanto na camada subsuperficial (40-200 cm). Sendo assim, esses autores sugeriram que maiores teores de argila no solo apresentam maior capacidade de retenção da água disponível e, conseqüentemente, apresentariam maior fertilidade ativa, pois a disponibilidade de água regula a dinâmica dos nutrientes no solo e sua absorção pelas plantas, proporcionando melhores condições para a manutenção de uma maior biomassa.

Os trabalhos realizados no nordeste do Mato Grosso, referentes à Expedição Xavantina-Cachimbo do Royal Geographical Society do Reino Unido, nos anos 1967-1969, revelaram importantes relações florísticas e edáficas na região de transição entre a Floresta Amazônica e o Cerrado (Askew *et al.*, 1970; Ratter *et al.*, 1973; 1978). Assim, foram amostradas áreas de mata seca, cerradão e cerrado *stricto sensu* em solos distróficos que evidenciaram que o gradiente estrutural da vegetação não foi explicado por um aumento na fertilidade. Ratter *et al.* (1973, 1978) observaram indivíduos relictuais de cerradão na floresta e um considerável número de plântulas de espécies de floresta no cerradão, apontando uma expansão da floresta para o cerradão. Marimon *et al.* (2006) retornaram 35 anos depois ao local da Expedição Xavantina-Cachimbo e verificaram uma expansão de cerca de 7 km do cerradão em direção ao cerrado *stricto sensu*. Esta expansão foi calculada a partir das coordenadas geográficas (por métodos

convencionais em 1968 e GPS em 2006) da borda do cerrado *stricto sensu* e do cerradão em 1968 (pela localização do acampamento base da expedição) e em 2006.

Resultados semelhantes foram encontrados por Ratter (1985) na Fazenda Água Limpa, no Distrito Federal. Nesse estudo, após 14 anos de proteção contra o fogo, foram evidenciados um adensamento da vegetação lenhosa e o estabelecimento de plântulas de espécies sensíveis ao fogo (p. ex., *Emmotum nitens*, *Tapirira guianensis*, *Virola sebifera* e *Simarouba versicolor*). Neste sentido, Ratter (1985) verificou uma evolução estrutural de uma área de cerrado *stricto sensu* para cerradão, sendo provavelmente resultado da proteção contra o fogo. Roitman *et al.* (2008) verificaram um aumento de 35,48% da riqueza, 19,09% da densidade e 14,93% da área basal, em uma área de cerrado *stricto sensu* protegida contra o fogo por um período de 13 anos. Com isso, eles corroboram a ideia de que sob as presentes condições climáticas, o fogo é o principal fator no controle da reexpansão das florestas para as savanas (Roitman *et al.*, 2008). Ratter *et al.* (1988) encontraram resultado similar em um estudo de uma reserva de cerrado *stricto sensu* protegida contra o fogo por 19 a 35 anos, onde houve um adensamento lenhoso que atingiu mais de 10 mil indivíduos por hectare com DAP \geq 3 cm.

Durigan & Ratter (2006), a partir de imagens de satélite e fotos aéreas, destacaram que, no estado de São Paulo, houve um aumento de 9% para 30% da área de cerradão num período de 30 anos (1962-1992). Esses autores visitaram 10% da área e observaram que o cerradão era a fitofisionomia predominante, ocupando 69,8% de sua extensão. Em quase toda a área a vegetação sofreu mudanças: o campo-cerrado se modificou em um cerrado *stricto sensu* (e às vezes em cerradão) e o cerrado *stricto sensu*, em cerradão (Durigan & Ratter, 2006). Desta forma, os autores concluíram que a proteção contra o fogo e o corte raso foram fundamentais no aumento da cobertura do cerradão nos últimos 30 anos.

Características do cerradão mesotrófico e distrófico

O debate supracitado sobre o gradiente edáfico do bioma Cerrado foi em parte reacendido depois do reconhecimento de dois tipos de cerradão, edaficamente e floristicamente distintos: (1) cerradão mesotrófico ou cerradão de *Callisthene fasciculata* – *Magonia pubescens* (Ratter *et al.*, 1971; 1977) e (2) cerradão distrófico ou cerradão de *Hirtella glandulosa* (Ratter *et al.*, 1971).

O cerrado mesotrófico é caracterizado por ocorrer em solos com níveis médios de nutrientes: teor de cálcio maior que 2 meq/100 g de solo e pH entre 5,5 e 7,0. Araújo & Haridasan (1988) encontraram elevados valores de Ca (11,3 meq/100 g solo) e Mn (138 ppm). Askew *et al.* (1970) caracterizaram o solo mesotrófico do nordeste de Mato Grosso como ocorrendo em terrenos menos intemperizados e lixiviados, geralmente classificado como solo Podzólico Vermelho-Amarelo Eutrófico. Araújo & Haridasan (1988) destacaram que o cerrado mesotrófico (investigado em Padre Bernardo, GO) ocorre em solo classificado como Terra Roxa Estruturada Similar Eutrófica. Cabe destacar que, além de este solo mesotrófico apresentar maior teor de bases trocáveis e fósforo, ele também possui maiores teores de matéria orgânica (Askew *et al.*, 1970). Geralmente estes cerrados mesotróficos ocorrem na borda das florestas estacionais decíduais (Ratter *et al.*, 1977), em áreas em contato com florestas estacionais semidecíduais (em Minas Gerais), e também dispersos em áreas de Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (Furley & Ratter, 1988). Goodland (1971) destacou que o cerrado, que ocorre em solos mais ricos, é preferencialmente usado pela agricultura, e por isso atualmente é mais difícil de ser encontrado.

Além de *Callisthene fasciculata* e *Magonia pubescens*, que tipificam o cerrado mesotrófico, outras espécies também apresentam uma importância nestas comunidades (Ratter *et al.*, 1977; Furley & Ratter, 1988): *Luehea paniculata*, *Dilodendron bipinnatum*, *Terminalia argentea*, *Pseudobombax tomentosum*, *Dipteryx alata*, *Astronium fraxinifolium*, *Myracrodruon urundeuva*, *Anadenanthera colubrina*, *Guazuma ulmifolia*, *Plathypodium elegans* e *Aspidosperma subincanum*. Ratter *et al.* (1977) destacaram que, com exceção de *Dipteryx alata*, as espécies citadas são decíduas e comumente encontradas nas florestas estacionais decíduais e semidecíduais. Além disto, *Callisthene fasciculata*, *Anadenanthera colubrina*, *Dilodendron bipinnatum*, *Guazuma ulmifolia* e *Myracrodruon urundeuva* são consideradas limitadas aos solos com altos teores de cálcio (calcífilas) (Ratter *et al.*, 1978a). As espécies associadas, que não têm preferência por solos mesotróficos ou distróficos, como *Qualea grandiflora*, *Q. parviflora* e *Caryocar brasiliense*, constituíram cerca de 50% dos indivíduos arbóreos destas comunidades (Ratter *et al.*, 1977). Apesar de estas espécies serem indiferentes à fertilidade do solo, a sua importância nas diferentes comunidades varia bastante (Araújo & Haridasan, 1988). Estas espécies apresentam ampla distribuição no bioma, com altas densidades na fitofisionomia cerrado *stricto sensu* (Felfili *et al.*, 1994; 2007; Walter, 2006).

O solo do cerrado distrófico é caracterizado por apresentar pH entre 4,0 e 4,8 e teores de cálcio menores que 0,5 meq/100 g de solo (Ratter *et al.*, 1978). Estes solos geralmente são pobres em outros elementos, como Mg, K e P. Araújo & Haridasan (1988) encontraram baixos teores de K (0,18 meq/100 g de solo), Ca (0,11) e Mg (0,08), alta saturação de Al (81%) e altos teores de Fe (112 mg/kg solo). No Mato Grosso, geomorfologicamente estes solos distróficos ocorrem em regiões de interflúvio com baixa declividade, e geralmente em terrenos areníticos (Askew *et al.*, 1970). Os cerradões distróficos geralmente estão associados às margens de florestas estacionais sempreverdes no Mato Grosso, mas também a um complexo mosaico com fitofisionomias mais abertas. Os solos deste tipo de cerrado geralmente são classificados como Latossolo Vermelho Escuro ou Vermelho-Amarelo e Podzólico Vermelho-Amarelo (Araújo & Haridasan, 1988; Haridasan, 1994). O cerrado distrófico é distribuído por todo o bioma Cerrado, por ocorrer em um tipo de solo mais abundante (Reatto & Martins, 2005).

Furley & Ratter (1988) destacaram um grupo de espécies como indicadoras do cerrado distrófico: *Blepharocalyx salicifolius*, *Callisthene major*, *Cardiopetalum calophyllum*, *Cinnamomum erythropus*, *Emmotum nitens*, *Hirtella glandulosa*, *Ocotea spixiana*, *Sclerolobium paniculatum*, *Siparuna guianensis*, *Siphoneugena densiflora*, *Vochysia haenkeana*, e *Virola sebifera*. Destas, *Hirtella glandulosa*, *Emmotum nitens*, *Virola sebifera*, *Cinnamomum erythropus*, *Vochysia haenkeana* e *Callisthene major* ocorrem preferencialmente em formações florestais, inclusive o cerrado; *Blepharocalyx salicifolius*, *Siphoneugena densiflora*, *Siparuna guianensis* e *Sclerolobium paniculatum* ocorrem mais frequentemente em matas e cerrado, mas também com certa frequência no cerrado *stricto sensu*; e *Ocotea spixiana* e *Cardiopetalum calophyllum* são comuns tanto em matas e cerradões quanto em formações savânicas (Mendonça *et al.*, 2008). Dentre as espécies que ocorrem com ampla distribuição pelo bioma, e que geralmente apresentam indivíduos com porte elevado no cerrado distrófico e mesotrófico, destacam-se *Copaifera langsdorffii*, que apresenta preferência por ambientes florestais mas também ocorre em formações savânicas, e *Roupala montana*, que geralmente ocorre mais nas formações savânicas ou na borda destas com as matas (Araújo & Haridasan, 1988). Ratter *et al.* (1973) destacaram que *Hirtella glandulosa*, *Emmotum nitens*, *Sclerolobium paniculatum* e *Vochysia haenkeana* geralmente não ocorrem em formações mais abertas, e sim em baixa frequência nas florestas estacionais, sendo mais típicas do cerrado distrófico.

Alguns trabalhos ainda indicam *Bowdichia virgiloides* e *Blepharocalyx salicifolius* como espécies que apresentam indivíduos altos, muitas vezes como emergentes na comunidade (Ratter, 1985; Furley & Ratter, 1990).

Apesar de as espécies acumuladoras de alumínio ocorrerem com maior frequência no cerradão distrófico, algumas destas espécies ocorrem no cerradão mesotrófico, como *Callisthene fasciculata*, que obteve o maior valor de importância numa comunidade mesotrófica (Araújo, 1984). Araújo (1984) mostrou que as espécies acumuladoras de alumínio não ocorrem exclusivamente nos solos com alta saturação de alumínio.

Estrutura do cerradão

Goodland & Ferri (1979) realizaram uma comparação estrutural do cerradão com as fitofisionomias campo cerrado, campo sujo e campo limpo e verificaram que o cerradão apresenta uma densidade no intervalo de 1643-4925 ind./ha e uma área basal entre 20,3-51,3 m²/ha. Cabe destacar que o critério de inclusão que os autores usaram foi de DAS \geq 3 cm, o que inclui um maior número de indivíduos de pequeno porte, que geralmente são excluídos em outros estudos. Desta forma, o estudo evidenciou justamente que existe uma grande diferença estrutural entre o cerradão e o campo cerrado. Sendo assim, um dos principais aspectos fisionômicos diferenciadores denotados por Goodland & Ferri (1979) foi a altura do estrato arbóreo, que, no cerradão, alcançou a média de 9 m, com indivíduos emergentes de 18 m, e, no campo cerrado, apresentou a média de 6 m, sem ultrapassar 8 m, corroborando justamente a ideia de Eiten (1983) de que as árvores do cerrado *strictu sensu* não ultrapassam a altura de 7 m.

A partir da década de 1990, houve um esforço em amostrar quantitativamente a vegetação do Cerrado mediante o uso de parcelas. Nesses trabalhos há, no entanto, uma grande variação de procedimentos de amostragem. Apesar de a maioria dos trabalhos ter utilizado o método de parcelas, o tamanho e o número das parcelas variaram imensamente desde 10 x 10 m até 20 x 50 m. Do mesmo modo, o critério de inclusão dos indivíduos também variou bastante. Estas diferenças, junto com diferentes esforços de amostragem, dificultam uma comparação mais profunda. Mesmo assim, podem-se extrair alguns padrões mais amplos. Dentre os trabalhos em que foi utilizado o critério de inclusão de D₃₀ \geq 5 cm, a área basal variou entre 16,67 m²/ha, em Alto Paraíso, GO (Felfili *et al.*, 2007), e 24,0 m²/ha, na APA Gama-Cabeça de Veado, DF (Felfili *et al.*, 1994). A densidade teve uma amplitude mais acentuada, variando entre 716 ind./ha, em

Alto Paraíso (Felfili *et al.*, 2007) e 2178 ind./ha, em Nova Xavantina, MT (Franczak, 2006). A riqueza de espécies ficou entre 39, em Alto Paraíso (Felfili *et al.*, 2007), e 95, em Nova Xavantina (Franczak, 2006), sendo que o primeiro valor foi encontrado em 0,3 ha e o segundo, em 0,5 ha. Cabe destacar que a baixa riqueza da área de Alto Paraíso pode ser consequência de menor densidade e área basal. O que menos variou foi o índice de Shannon, que ficou entre 3,23 e 3,69, também respectivos a Alto Paraíso e Nova Xavantina.

As famílias mais importantes comuns aos dois cerradões da Chapada dos Veadeiros foram Leguminosae e Anacardiaceae, sendo que Vochysiaceae foi a família mais importante em Alto Paraíso e Myrtaceae foi bem representativa em Vila Propício (Felfili *et al.*, 2007). Dentre as espécies mais importantes do cerradão de Alto Paraíso destacam-se *Callisthene fasciculata* (indicadora de solo mesotrófico), *Myracrodruon urundeuva* (típica de mata seca), *Anadenanthera colubrina* (comum em mata de galeria) e *Magonia pubescens* (indicadora de solo mesotrófico) (Felfili *et al.*, 2007). No cerradão de Vila Propício destacaram-se em importância *Hirtella glandulosa* (indicadora de solo distrófico), *Copaifera langsdorfii* e *Diospyros hispida* (típica de cerrado *stricto sensu*). Dentre as espécies mais importantes em ambas as áreas, apenas *Dilodendron bipinatum* (típica de mata seca) e *Dipteryx alata* foram comuns aos dois cerradões (Felfili *et al.*, 2007).

Nos cinco cerradões amostrados na Chapada Pratinha, Leguminosae, Vochysiaceae, Annonacea, Melastomataceae, Rubiaceae e Lauraceae foram as famílias mais representativas, sendo que apenas as duas primeiras apresentaram alto valor de importância (Felfili *et al.*, 1994). Dentre as espécies mais importantes para todas as áreas destacam-se *Qualea grandiflora*, *Emmotum nitens* e, em pelo menos três áreas, *Tapirira guianensis*, espécies amplamente distribuídas no bioma. Em pelo menos duas áreas *Pterodon pubescens* e *Sclerolobium paniculatum* também apresentaram alto valor de importância, mas ocorreram com valores intermediário e baixo nas outras áreas (Felfili *et al.*, 1994). Em relação ao índice de Shannon, apesar de os valores destes cerradões serem considerados altos, eles foram mais baixos que os das matas de galeria e mais altos que os da maior parte dos cerrados *stricto sensu* nas mesmas áreas (Felfili *et al.*, 1994).

Marimon-Júnior & Haridasan (2005) encontraram altos valores de densidade (1884 ind./ha), área basal (23,51 m²/ha), riqueza (77 espécies) e diversidade ($H' = 3,67$), estando dentre os valores mais altos encontrados, refletindo o que os autores chamaram

de um padrão tipicamente florestal. As espécies mais importantes foram *Hirtella glandulosa*, *Sclerobium paniculatum*, *Xylopia aromatica* e *Emmotum nitens*, caracterizando um cerradão distrófico, corroborando com os baixos teores de Ca e Mg verificados nas amostras de solo. Floristicamente, este cerradão apresentou uma similaridade de 58% com uma área próxima de cerrado *stricto sensu*.

Dentre os trabalhos em que foi utilizado o critério de inclusão de DAP ≥ 5 cm, a área basal teve uma amplitude de 13,31 m²/ha, em uma área de influência amazônica em Ribeirão Cascalheira, MT (Marimon *et al.*, 2006), a 24,9 m²/ha, em uma reserva urbana em Uberlândia, MG (Guilherme & Nakajima, 2007), enquanto a densidade variou de 1117 ind./ha, em Uberlândia (Guilherme & Nakajima, 2007), a 2130 ind./ha, em Ribeirão Cascalheira (Marimon *et al.*, 2006). A riqueza de espécies variou de 49, em Ribeirão Cascalheira (Marimon *et al.*, 2006), a 93, em Uberlândia (Costa & Araújo, 2001). A diversidade (nats/ind.) variou de 3,08, em Bandeirante, MS (Camilotti, 2006), a 3,54, em Uberlândia (Costa & Araújo, 2001).

No Parque do Sabiá, município de Uberlândia, as famílias mais ricas em duas áreas de cerradões foram Leguminosae, Myrtaceae, Rubiaceae, Annonaceae e Vochysiaceae (Guilherme & Nakajima, 2007). As famílias com maiores densidades nestes dois cerradões foram Euphorbiaceae, Leguminosae e Annonaceae, sendo que Salicaceae (em razão da elevada densidade de *Casearia grandiflora*) e Chrysobalanaceae (em razão da alta densidade de *Hirtella glandulosa*) foram representativas no cerradão 2 e Vochysiaceae (em razão da elevada densidade de *Qualea grandiflora*), no cerradão 1 (Guilherme & Nakajima, 2007). *Maprounea guianensis* apresentou um alto valor de importância no cerradão 1, com mais de 30% dos indivíduos desta área. Já no cerradão 2 houve um domínio de *Hirtella glandulosa*, espécie indicadora de cerradão distrófico, mas também *Tapirira obtusa* e *Inga vera*, consideradas espécies características de matas de brejo e florestas estacionais (Guilherme & Nakajima, 2007). Esses autores ainda destacaram que o cerradão 2 teve similaridade florística intermediária e elevada similaridade estrutural (valores de densidade e área basal) com uma área de floresta estacional adjacente ao parque.

Na Reserva do Panga (Uberlândia), Leguminosae, Vochysiaceae e Myrtaceae foram as famílias mais representativas, sendo que a primeira apresentou a maior riqueza e a segunda, a maior densidade (Costa & Araújo, 2001). *Qualea grandiflora* e *Vochysia tucanorum* (comum em florestas semidecíduas e matas ciliares) foram as espécies mais importantes nesta comunidade, sendo que esta apresentou uma similaridade elevada

(73,4%) com uma comunidade de cerrado *stricto sensu* na mesma reserva. Os autores destacaram que 38,7% das espécies deste cerradão ocorrem nas florestas semidecíduas da região, sendo que apresentam valores distintos de VI. No entanto, a comunidade estudada pode representar uma transição entre o cerrado *stricto sensu* e a floresta semidecídua (Costa & Araújo, 2001).

No município de Bandeirantes (MS), em um remanescente de cerradão, *Rudgea viburnoides*, *Tapirira guianensis*, *Qualea parvifolia*, *Qualea grandiflora* e *Xylopia aromatica* apresentaram os maiores valores de importância (Camilotti, 2006). Destas espécies, apenas *Tapirira guianensis* foi menos frequente no cerrado *stricto sensu*. As famílias mais ricas foram Leguminosae, Vochysiaceae e Rubiaceae, sendo que as duas últimas apresentaram as maiores densidades de indivíduos, somando quase 50% do total (Camilotti, 2006).

Em Ribeirão Cascalheira (MT), Marimon *et al.* (2006) verificaram que Leguminosae e Vochysiaceae foram as famílias com maior riqueza no cerradão 1 e Leguminosae e Annonaceae foram as famílias com maior riqueza no cerradão 2. A espécie mais importante nas duas comunidades de cerradão foi *Hirtella glandulosa*, indicando solo distrófico. Outras espécies importantes em ambas as comunidades foram *Emmotum nitens*, *Maprounea guianensis*, *Sclerolobium paniculatum*, *Vochysia hankeana* e *Pterodon pubescens* (Marimon *et al.*, 2006). Oliveira-Filho & Ratter (1995) destacaram *Hirtella glandulosa*, *Emmotum nitens* e *Vochysia haenkeana* como típicas de cerradões distróficos e com conexões com a Floresta Amazônica transicional e matas de galeria. Marimon *et al.* (2006) destacaram que os cerradões de Ribeirão Cascalheira representam um ecótono entre as florestas estacionais sempreverdes amazônicas e o bioma Cerrado.

Na Estação Ecológica de Jataí, no estado de São Paulo, Pereira-Silva *et al.* (2004) encontraram em um fragmento de cerradão os maiores valores de riqueza (121 espécies), densidade (8454 ind./ha) e área basal (24,64 m²/ha) ao utilizarem o menor critério de inclusão (DAS ≥ 1 cm). Leguminosae, Myrtaceae e Vochysiaceae foram as famílias mais ricas nesse estudo e *Ocotea corymbosa*, *Pterodon pubescens*, *Xylopia aromatica* e *Siparuna guianensis* foram as espécies com maior VI (Pereira-Silva *et al.*, 2004). Estas espécies ocorrem de maneira geral tanto nas fisionomias florestais (mata seca, mata de galeria, mata ciliar e cerradão) como no cerrado *stricto sensu* (Mendonça *et al.*, 2008).

No município de Brotas (SP), Gomes *et al.* (2004), com um critério de inclusão de DAS ≥ 3 cm, verificaram em um cerradão com transição para floresta paludícola valores elevados de riqueza (125 espécies) e densidade (3787 ind./ha). As espécies *Xylopia aromatica*, *Vochysia tucanorum*, *Ocotea puchella*, *Gochinatia polymorpha*, *Protium heptaphyllum* e *Tapirira guianensis* foram as mais importantes na comunidade. Destas, apenas *Vochysia tucanorum* e *Tapirira guianensis* não ocorrem frequentemente no cerrado *stricto sensu*, sendo que as demais são menos restritivas a um tipo de ambiente. As famílias mais representativas deste estudo foram Leguminosae, Myrtaceae, Annonaceae e Rubiaceae.

A comparação do cerradão de Brotas (Gomes *et al.*, 2004) com outras áreas de São Paulo indica uma grande similaridade florística, corroborando com a ideia de uma flora de Cerrado particular da porção de São Paulo do bioma (Gomes *et al.*, 2004). Neste sentido, Durigan *et al.* (2003) distinguiram um grupo exclusivo, denominado Grupo Paulista, em que os cerradões são representativos, apresentando baixa similaridade com o resto do bioma. Castro & Martins (1999) e Ratter *et al.* (2003) destacaram a flora do Cerrado de São Paulo como um subgrupo do bioma, considerado supercentro de diversidade do Cerrado do Sudeste Meridional e da Região Florística Sul.

Ribeiro *et al.* (1984), ao estudarem um cerradão em Brasília, destacaram como as famílias mais importantes Leguminosae, Myrtaceae e Vochysiaceae, sendo que esta última é considerada a família mais importante em termos de fitomassa lenhosa aérea no Cerrado. Dentre as espécies mais importantes destacaram-se *Emmotum nitens*, *Ocotea spixiana* e *Siparuna guianensis*, que são indicadoras de cerradão distrófico, e *Maprounea guianensis*, *Tapirira guianensis* (comum em matas secas e matas de galeria) e *Qualea grandiflora* (Ribeiro *et al.*, 1984). A similaridade desta área de cerradão com uma área de cerrado *stricto sensu* próximo foi de 35%, sendo esse considerado um valor intermediário-baixo. Esse estudo destacou-se por apresentar um dos maiores valores de densidade (2231 ind./ha), que no entanto está diretamente relacionado com um critério de inclusão mais baixo (DAP ≥ 3 cm).

Araújo (1984) amostrou 39 espécies no cerradão distrófico e mesotrófico, com baixas densidades (1336 e 1098 ind./ha, respectivamente) e valores elevados de área basal (21,54 e 23,1 m²/ha, respectivamente). A área basal mais elevada no cerradão mesotrófico foi atribuída à maior fertilidade do solo, e a densidade mais elevada no cerradão distrófico foi atribuída à maior abertura de dossel e à presença de espécies de

sub-bosque (Araújo, 1984). A baixa riqueza é uma provável consequência do alto critério de inclusão, que foi de $DAP \geq 10$ cm. Nesse estudo foram encontradas *Emmotum nitens*, *Ocotea spixiana* e *Qualea grandiflora* dentre as espécies mais importantes no cerradão distrófico. Destas, apenas *Qualea grandiflora* ocorreu no cerradão mesotrófico, porém com baixo VI. Dentre as espécies com maior VI no cerradão mesotrófico destacaram-se *Callisthene fasciculata*, *Magonia pubescens* e *Myracrodruon urundeuva* (Araújo, 1984). Araújo & Haridasan (1988) mostraram que as espécies mais importantes deste cerradão mesotrófico apresentaram duas estratégias adaptativas: (1) maior assimilação de Ca do que as mesmas espécies em solo distrófico e do que espécies comuns aos dois solos e (2) exclusão de Mn, ao contrário das espécies comuns que assimilaram mais Mn em solos mesotróficos. O motivo da ausência destas espécies do solo distrófico pode ser um alto requerimento de Ca (Araújo & Haridasan, 1988).

Dubs (1992) encontrou, em três áreas de cerradão mesotrófico no Pantanal, valores de densidade (de 306 a 516 ind./ha) e riqueza (de 25 a 42 espécies) muito baixos, sendo isso provavelmente um reflexo do critério de inclusão mais elevado ($DAP \geq 10$ cm). As espécies mais importantes foram: *Lafoensia pacari* (típica do cerrado *stricto sensu* e das bordas das matas secas e ciliares) e *Terminalia argentea* no cerradão 1, *Alibertia sessilis* (comum em matas de galeria) e *Protium heptaphyllum* no cerradão 2 e *Sapium longifolium* (borda de mata de galeria) e *Caryocar brasiliense* no cerradão 3. Além do mais, nestes cerradões, destacaram-se algumas espécies indicadoras de cerradão mesotrófico: *Magonia pubescens*, *Luehea paniculata*, *Astronium fraxinifolium*, *Myracrodruon urundeuva* e *Dipteryx alata* (Dubs, 1992).

Guarim *et al.* (2001) amostraram uma parcela de 1 ha de cerradão mesotrófico na região do Pantanal do Mato Grosso e verificaram uma área basal total de $4,74 \text{ m}^2/\text{ha}$ e uma densidade total de 869 indivíduos distribuídos em 33 espécies. Estes valores reduzidos de área basal, densidade e riqueza indicam que tal região é naturalmente menos diversa e densa, pois o critério de inclusão adotado é menor que o usual ($DAP \geq 3$ cm), o que tenderia a favorecer a entrada de um número maior de indivíduos do sub-bosque e, conseqüentemente, de espécies. Ao mesmo tempo, estes valores não são muito superiores aos do trabalho de Dubs (1992), também no Pantanal, que utilizou um critério de inclusão mais elevado. Nesse trabalho, *Callisthene fasciculata*, uma espécie indicadora de cerradão mesotrófico, dominou a comunidade, obtendo mais de 20% do VI. *Magonia pubescens*, *Astronium fraxinifolium* e *Myracrodruon urundeuva*,

indicadoras de cerradão mesotrófico, além de *Pseudobombax marginatum* e *Aspidosperma cylindrocarpon* (típica de matas secas, ciliares e de galeria), completam a lista de espécies com maior VI. A família mais importante deste cerradão foi Leguminosae.

Resumidamente, as espécies mais importantes nesses trabalhos foram *Emmotum nitens*, *Ocotea spixiana*, *Qualea grandiflora*, *Maprounea guianensis*, *Tapirira guianensis*, *Xylopia aromatica*, *Vochysia tucanorum*, *Vochysia haenkeana*, *Pterodon pubescens*, *Sclerolobium paniculatum*, *Dipteryx alata*, *Protium heptaphyllum*, *Vatairea macrocarpa*, *Copaifera langsdorffii* e *Hirtella glandulosa*. Nos cerradões mesotróficos destacaram-se *Callisthene fasciculata*, *Magonia pubescens*, *Astronium fraxinifolium*, e *Myracrodruon urundeuva*, confirmando Ratter *et al.* (1977). Esta lista apresenta espécies generalistas de ampla distribuição, como *Sclerolobium paniculatum* e *Copaifera langsdorffii*; espécies que, apesar de ocorrerem em formações savânicas, apresentam preferência por ambientes florestais, como *Emmotum nitens*, *Tapirira guianensis*, *Xylopia aromatica*, *Vochysia haenkeana*, *Magonia pubescens*, *Pterodon pubescens*, e *Astronium fraxinifolium*; espécies que são predominantemente de ambientes florestais, como *Myracrodruon urundeuva*, *Maprounea guianensis*, *Callisthene fasciculata*, *Protium heptaphyllum*, *Hirtella glandulosa* e *Vochysia tucanorum*; e espécies típicas das formações savânicas, como *Qualea grandiflora*, *Qualea parviflora*, *Dipteryx alata*, *Caryocar brasiliense* e *Curatella americana* (Mendonça *et al.*, 2008).

Conexões florísticas do cerradão

Castro & Martins (1999) chamaram atenção para dois tipos de cerradões fitogeograficamente distintos: (1) os cerradões meridionais, que são mais florestais e têm poucas conexões florísticas com as formações savânicas, e (2) os cerradões setentrionais (do Nordeste), que seriam mais savânicos e floristicamente mais similares ao cerrado *lato sensu*, que também foi chamado de “cerradão de cerrado”.

Ribeiro & Walter (2008) mostraram que as espécies apontadas por Ratter *et al.* (1977) e Furley & Ratter (1988) como indicadoras do cerradão distrófico e mesotrófico ocorrem também em outras formações florestais e savânicas. Felfili *et al.* (1994), por sua vez, não encontraram nenhuma espécie exclusiva nos quatro cerradões distróficos e no cerradão mesotrófico que estudaram. Felfili *et al.* (1994) mostraram que espécies

como *Sclerolobium paniculatum* e *Roupala montana* apresentam densidades elevadas tanto em cerrado *stricto sensu* quanto em cerradão. As famílias mais ricas em espécies também são as mesmas no cerrado *stricto sensu* e no cerradão: Leguminosae e Vochysiaceae (Felfili & Silva-Júnior 1992).

Felfili & Silva-Júnior (1992) destacaram que, apesar da alta similaridade florística entre o cerradão e o cerrado *stricto sensu* (66%), algumas espécies são características de cerradão (como *Emmotum nitens*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Simaurouba versicolor* e *Ocotea spixiana*). Oliveira-Filho & Ratter (1995) realizaram um estudo das formações florestais do Brasil Central que incluía o cerradão e demonstraram um elevado intercâmbio de espécies entre o cerradão e as matas de galeria e matas secas. Portanto, a partir desses estudos, há evidências da natureza mista da flora do cerradão incorporando muitos elementos savânicos, florestais e generalistas, sem apresentar indícios de espécies exclusivas a ela.

Walter (2006), com base na flora vascular do bioma Cerrado (Mendonça *et al.*, 2008), destacou que foram registradas 682 espécies para o cerradão, sendo que destas 401 seriam do estrato arbóreo-arbustivo. Assim, o cerradão compartilharia 340 espécies com o cerrado *stricto sensu*, 303 com as matas de galeria e 178 com as matas secas (Walter, 2006). Dentre as espécies citadas anteriormente como sendo comuns aos dois subtipos de cerradão (mesotrófico e distrófico), *Bowdichia virgiloides* e *Terminalia argentea* apresentam ampla distribuição pelo bioma, ocorrendo em sete das onze fitofisionomias listadas por Ribeiro & Walter (2008).

Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de cerrado ao longo do bioma Cerrado¹

RESUMO – (Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de cerrado ao longo do bioma Cerrado). Existem alguns trabalhos que descrevem tanto o aspecto fisionômico quanto o florístico do cerrado. No entanto, não há padronização do critério de inclusão, esforço amostral e tamanho das unidades amostrais, o que dificulta as comparações e a emergência de perfil estrutural para a vegetação lenhosa do cerrado. Buscou-se com este trabalho descrever o perfil florístico-estrutural do componente lenhoso do cerrado, bem como avaliar o grau de sobreposição de espécies florestais, savânicas e generalistas. O trabalho foi realizado em seis áreas: Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Tocantins, Piauí e Distrito Federal. A vegetação lenhosa do cerrado não apresentou estrutura homogênea ou consistência florística, apresentando-se como uma fisionomia bastante heterogênea. A vegetação lenhosa apresentou grandes variações estruturais, com formações mais abertas e mais densas (densidade variando de 652 a 1.732 ind. ha⁻¹ e área basal variando de 12,83 a 22,45 m² ha⁻¹). A riqueza nas áreas variou de 49 (MS) a 124 (MT) espécies. Das 308 espécies registradas nas seis áreas, apenas seis ocorreram em todas elas (*Qualea grandiflora* Mart., *Qualea parviflora* Mart., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Vatairea macrocarpa* [Benth.] Ducke, *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng. e *Machaerium acutifolium* Vogel) e 184 espécies foram exclusivas de uma das áreas. Floristicamente houve grande variação e marcada dissimilaridade. Apesar de haver mistura de elementos florísticos savânicos e florestais, detectou-se maior domínio de espécies savânicas, com exceção da área MT, que apresentou maior proporção de espécies florestais. O padrão geral de dissimilaridade florística e estrutural nas seis áreas indicou grande heterogeneidade na distribuição da flora lenhosa do cerrado, seguindo o padrão de outras fitofisionomias do bioma.

Palavras-chave: Cerrado – heterogeneidade – dissimilaridade – espécies savânica – espécies florestal

ABSTRACT – (Structural and floristic profile of the woody component of six cerrado areas) A large number of studies describe structure and composition of cerrado, however there is no standardization regarding data collection, rendering it difficult to conduct ample comparisons and the emergence of a structural and floristic profile for the cerrado. Our aim is to establish a structural-floristic profile of the cerrado woody component and verify the overlap of forest, savanna and generalist species. We conducted the vegetation survey in six field sites: DF, MG, MS, MT, PI and TO. The cerrado did not present a homogenous structure or floristic consistency among sites, presenting itself as a heterogeneous phytophysiognomy. Structurally it presented great variations, with both open and closed formations (density 652-1732 ind. ha⁻¹; basal area 12.83-22.45 m² ha⁻¹). Species richness varied from 49 (MS) to 129 (MT). Floristical

¹ Artigo submetido à *Acta Botanica Brasilica*. Autores: Alexandro Solórzano, José Roberto Rodrigues Pinto, Jeanine Maria Felfili (*in memoriam*) e John Du Vall Hay.

variation and dissimilarity was strong among the six sites with only six species occurred in all six sites (*Qualea grandiflora* Mart., *Qualea parviflora* Mart., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Vatairea macrocarpa* [Benth.] Ducke, *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng. and *Machaerium acutifolium* Vogel), where as 184 species are exclusive to one site. Although species composition is comprised of a mixture of forest and savanna species, we detected a greater participation of savanna species, with the exception of the MT site that presented a larger proportion of forest species. The general floristic and structural dissimilarity pattern observed indicated a great heterogeneity of cerradão woody flora distribution following the general patter for the Cerrado biome.

Key words: Cerrado – heterogeneity – dissimilarity – savanic species – forest species

Introdução

Muitos estudos já demonstraram a complexidade das fisionomias vegetais do bioma Cerrado (Coutinho, 1978; Eiten, 1978; Ribeiro & Walter, 2008 entre outros), que reflete a grande edáfica e fisiográfica deste bioma (Silva *et al.*, 2006). Uma característica inerente a essa heterogeneidade espacial do Cerrado é a fragmentação da paisagem, em lugar da descontinuidade espacial, onde as diferentes fitofisionomias ocorrem em mosaicos de manchas de diferentes tamanhos e origens (Silva *et al.*, 2006). Assim, fragmentos de cerradão são oriundos tanto de manchas naturais dentro da paisagem heterogênea (Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Felfili *et al.*, 2004) quanto da intensificação do uso do solo e do processo de antropização (Rizzini, 1997; Henriques, 2005; Aquino & Miranda, 2008).

Sabe-se que o bioma Cerrado vem sofrendo, desde a metade do século passado, um grave processo de degradação e intensificação do uso do solo para fins agropastoris, e que, se não forem reduzidas as taxas de desmatamento, o Brasil perderá o restante da cobertura vegetal remanescente do Cerrado (cerca de 50%) (Klink & Machado, 2005, Sano *et al.*, 2010). Mendonça *et al.* (2008) divulgaram que o Cerrado tem mais de 12 mil espécies vasculares, compondo a savana mais rica do mundo, sendo aproximadamente 35% de sua flora composta por espécies endêmicas, o que representa 1,5% das espécies vegetais endêmicas no mundo (Myers *et al.*, 2000). Em virtude do grau de ameaça da riqueza florística e da quantidade de espécies endêmicas, o Cerrado é apontado como um dos *hotspots* para a conservação da biodiversidade mundial (Myers *et al.*, 2000; Mittermeier *et al.*, 2005).

Os primeiros trabalhos relativos aos aspectos fisionômico-florísticos do cerradão tratam da observação e da descrição das principais características estruturais (altura,

densidade, estratificação, etc.) bem como da composição geral das espécies, inclusive indicando as espécies mais abundantes e com porte mais elevado em diferentes fitofisionomias (Warming, 1908; Waibel, 1948; Veloso, 1948; Aubréville, 1959; Rizzini, 1963; Magalhães, 1966; Heringer *et al.*, 1977). Os trabalhos realizados na expedição britânica Xavantina-Cachimbo (Ratter *et al.*, 1973; 1978a; Ratter, 1987; Furley & Ratter, 1988) são, na sua maioria, trabalhos qualitativos em diversas fitofisionomias, que incluem o cerradão. No entanto, alguns destes estudos exploratórios, aliados à extensa análise das propriedades do solo (Askew *et al.*, 1970; 1971), possibilitaram a identificação de dois subtipos de cerradão: mesotrófico e distrófico (Ratter *et al.*, 1977). Estudos que se preocuparam em evidenciar a estrutura do cerradão a partir de parâmetros quantitativos (densidade, frequência e área basal) com o intuito de detectar padrões de dominância e importância de espécies só foram publicados no final da década de 1970 e início da década de 1980 (Goodland & Ferri, 1979; Araújo, 1984; Ribeiro *et al.*, 1985).

Já no século XXI, diversos trabalhos foram realizados com o objetivo de descrever a estrutura e a composição florística da vegetação lenhosa do cerradão em várias partes do bioma (Pereira-Silva *et al.*, 2004, São Paulo; Miranda *et al.*, 2006, Roraima; Guilherme & Nakajima, 2007, Minas Gerais; Silva *et al.*, 2008, Maranhão; Kunz *et al.*, 2009, Mato Grosso entre outros). No entanto, as diferenças em termos de padronização do esforço amostral, tamanho das unidades amostrais e critério de inclusão dificultam comparações e o surgimento de um perfil florístico e estrutural para esta fisionomia. Com isso, certas questões relacionadas à ecologia do cerradão ainda não estão esclarecidas, como, por exemplo: O cerradão é um tipo de floresta do planalto central ou uma formação savânica mais densa e pujante? Qual a variação estrutural e florística do cerradão? Como estão arranjas e distribuídas as espécies lenhosas nas áreas de cerradão ao longo do bioma?

Desta forma, os objetivos do presente trabalho foram: (1) descrever a composição florística e a estrutura do componente lenhoso em seis áreas de cerradão; (2) avaliar o grau de sobreposição de espécies florestais, savânicas e generalistas nas áreas analisadas e identificar as espécies que tipificam o cerradão; (3) verificar a existência de eventuais padrões de variação na estrutura da vegetação lenhosa que caracterize a fitofisionomia do cerradão.

Materiais e métodos

Áreas de estudo – A seleção das áreas de estudo contou com o auxílio de mapas e imagens de satélite, além do apoio de pesquisadores experientes com conhecimento dos locais indicados. Ao mesmo tempo, para a escolha dos efetivos locais de amostragem, foram necessárias viagens exploratórias e de reconhecimento a fim de selecionar os fragmentos mais intactos e de tamanho desejável para a aplicação da amostragem. As áreas selecionadas para este estudo se basearam, em parte, no mapa de regiões florísticas elaborado para o cerrado *lato sensu* ao longo de todo o bioma Cerrado (Ratter *et al.*, 2003). Além da tentativa de explorar lacunas evidenciadas no referido estudo, procurando contemplar mais de uma região florística e em porções geograficamente distintas, foram selecionadas áreas situadas em diferentes Unidades Fisiográficas/Sistemas de terra (Cochrane *et al.*, 1985) e Unidades Ecológicas (Silva *et al.*, 2006).

Assim, o presente estudo foi realizado em seis áreas de cerradão distribuídas em porções marginais e centrais do bioma Cerrado (Figura 1): (1) Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE), em Brasília, DF; (2) município de Paracatu, MG; (3) município de Dois Irmãos de Buritis, MS; (4) Parque Estadual do Araguaia, MT; (5) Parque Nacional de Sete Cidades, PI; e (6) município de Rio da Conceição, TO. Para fins de discussão, doravante, o nome das áreas será o da sigla do estado onde foi realizado o estudo: (1) DF; (2) MG; (3) MS; (4) MT; (5) TO e (6) PI.

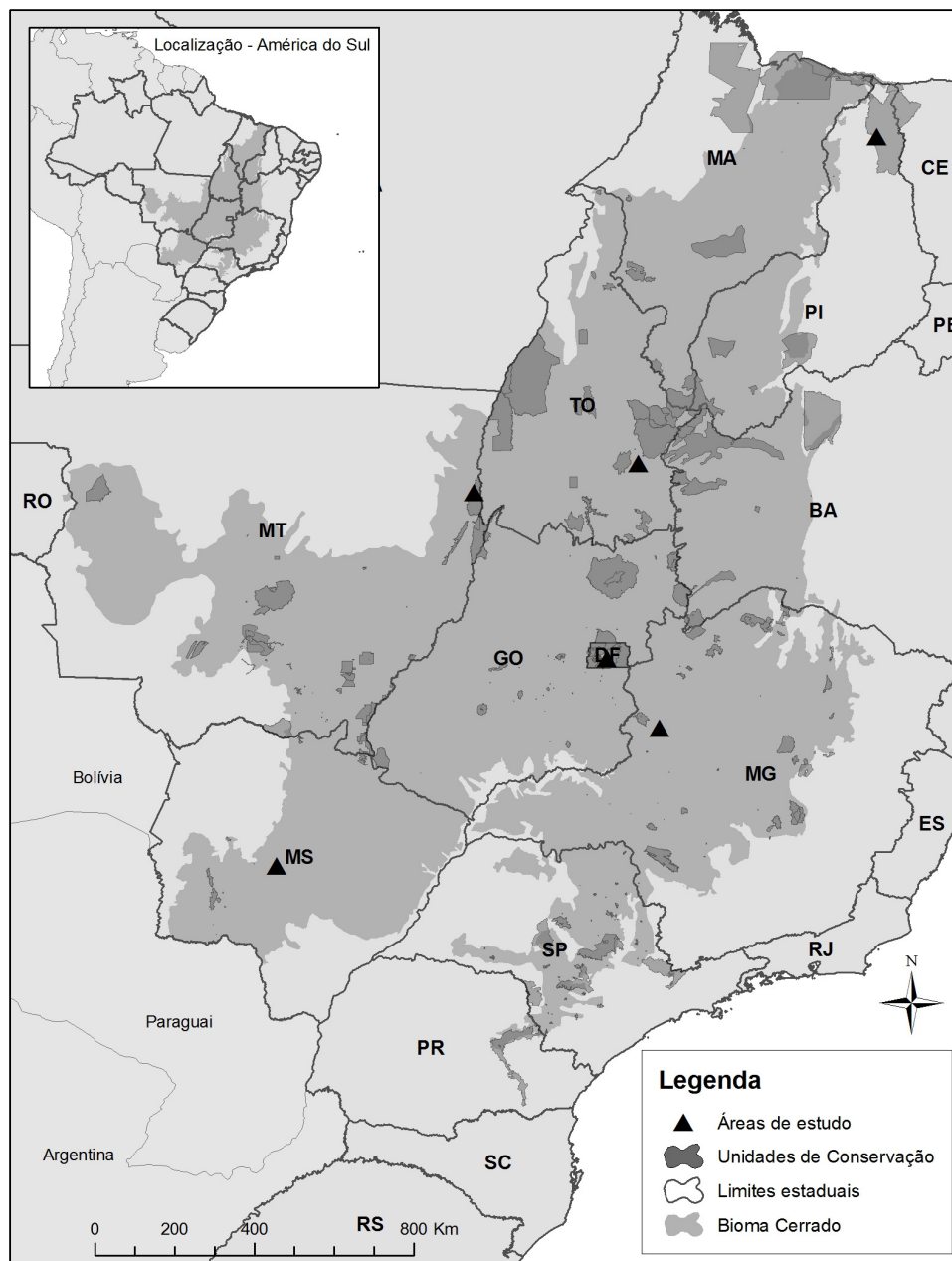


Figura 1. Localização das seis áreas de cerradão amostradas ao longo do bioma Cerrado. Destaque para a área de abrangência do bioma e as Unidades de Conservação Federal nele contidas. Fonte: adaptado de IBAMA (2010).

Área 1 – (DF) A área de estudo está localizada dentro do perímetro urbano de Brasília (DF) e integra a Área de Relevante Interesse Ecológico do Cerradão (SEMARH-DF 2006). A ARIE é um fragmento localizado próximo ao Jardim Botânico de Brasília nas coordenadas 15°51'S e 47°49'W. O fragmento possui 54,12 ha, sendo ocupado por cerrado denso (38,12 ha) e cerradão (16,00 ha), e está adjacente a uma estrada de elevada movimentação e tráfego de veículos. Essa condição resulta em um

forte efeito de borda e degradação do interior do fragmento. A região apresenta relevo suave e altitude média de 1.000 m.s.m., com temperatura média anual em torno de 21°C e precipitação anual de cerca de 1.500 mm (INMET, 2010). Esta área é caracterizada pela Unidade Ecológica 1A (Silva *et al.*, 2006) e está associada ao sistema de terra Chapada Pratinha (Cochrane *et al.*, 1985).

Área 2 – (MG) A área estudada consiste em três fragmentos localizados no município de Paracatu, MG (17°25'S e 46°38'W; 17°26'S e 46°41'W; 17°3'S e 47°2'W). O município de Paracatu encontra-se na borda da Chapada Pratinha, situada na porção leste do Planalto Central (Felfili *et al.*, 1994). Esse relevo de planalto apresenta, principalmente nas suas bordas, superfícies bastante erodidas, com colinas suaves cortadas por vales de baixa declividade (Felfili & Felfili, 2001). Esta região é caracterizada pela Unidade Ecológica (1E) que abriga as savanas associadas aos planaltos do bioma (Silva *et al.*, 2006). Segundo esses mesmos autores, a Unidade Ecológica 1E apresenta predomínio de cerrado *stricto sensu* ocorrendo nas chapadas e chapadões, sendo recortada por florestas de galeria e matas secas em menor grau. Um dos fragmentos amostrados encontra-se na borda extrema da chapada, com altitude média em torno de 900 m.s.m., enquanto os dois outros fragmentos estão pouco além da borda, no princípio da depressão do Rio São Francisco, com altitude média em torno de 600 m.s.m. A temperatura média anual da região de Paracatu está em torno de 24°C e a precipitação anual é de cerca de 1.400 mm (INMET, 2010).

Área 3 – (MS) A área estudada localiza-se no município de Dois Irmãos de Buritis, na metade do caminho entre os municípios de Campo Grande e Aquidauana. O cerradão foi amostrado na área de reserva legal da Fazenda Taruama, pertencente à mineradora MMX, nas coordenadas 20°31'S e 55°16'W. O relevo da região é plano, com altitude média de 250 m.s.m., e a vegetação é composta por mosaico de cerrado *stricto sensu* e florestas semidecíduas, pertencendo à Unidade Ecológica 1E (Silva *et al.*, 2006). Esta região do estado do Mato Grosso do Sul já perdeu mais de 70% de sua cobertura original (Silva *et al.*, 2006), sendo raros os fragmentos de cerradão na paisagem. A temperatura média anual da região é de 23°C e a precipitação anual é de cerca de 1.400 mm (INMET 2010).

Área 4 – (MT) A área de estudo está localizada no Parque Estadual do Araguaia (PEA) adjacente ao município de Novo Santo Antônio, nas coordenadas 12°22'S e 50°56'W. O PEA abrange 230 mil hectares e está situado entre os rios da Morte e Araguaia, pertencendo à Planície Sedimentar do Bananal e à Unidade Fisiográfica

Depressão do Araguaia (Cochrane *et al.*, 1985). Também é conhecido como Pantanal do Araguaia (Jackoski *et al.*, 2007). A região é caracterizada pela Unidade Ecológica 4A, situada em terreno mal drenado com grande ocorrência de vegetação savânica inundável, formando mosaico com florestas abertas, cerradões e cerrados bem drenados (Silva *et al.*, 2006). A estacionalidade hidrológica é bem marcada, ocorrendo períodos de inundação na área do parque (SEMA, 2007). A altitude média do parque está em torno de 200 m.s.m. e apresenta relevo plano (SEMA, 2007). A temperatura média anual está em torno de 27°C e a precipitação anual é de cerca de 1.800 mm (SEMA, 2007).

Área 5 – (PI) A área de estudos está localizada no Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC) que, segundo Castro e Martins (1999), compõe a porção marginal nordestina do bioma Cerrado. A vegetação do Cerrado cobre aproximadamente um terço do estado do Piauí (Castro *et al.*, 1998; Castro, 1999) e o cerradão ocorre junto com outras fitofisionomias do Cerrado, junto com florestas estacionais, mas também com transição para a Caatinga (Castro *et al.*, 1998). Segundo a classificação do IBGE (2004), o PNSC está fora do polígono do Cerrado (conforme mapa oficial brasileiro – IBGE, 2004), e a vegetação lá existente é caracterizada como área de tensão ecológica entre Cerrado/Caatinga/Floresta Estacional (IBGE, 2004). O PNSC tem 6.221 ha e abrange parte dos municípios de Brasileira e Piracuruca, entre as coordenadas 04°05' e 04°15'S e 41°30' e 41°45'W, com amplitude altitudinal de 100 a 300 m.s.m. (Della Fávera, 1999). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é Aw, com temperatura média em torno de 26°C e precipitação anual de 1.200 a 1.400 mm (IBAMA, 2010; INMET, 2010). O parque abriga um dos sítios de Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD Sítio 10), sendo importante centro de pesquisa permanente dos cerrados marginais do Nordeste (MCT/CNPq/PELD; Castro *et al.*, 2007). Como esta porção do Piauí não integrou a análise realizada por Silva *et al.* (2006), deduzimos que a Unidade Ecológica desta área seja uma prolongamento da UE, que cobre a parte sul do Piauí: 3D, caracterizada por terreno plano de altitude média e baixa, predominando um mosaico de mata seca e savanna com transição para a Caatinga.

Área 6 – (TO) A área de estudos localiza-se no município de Rio da Conceição (TO), nas coordenadas 11°26'S e 47°6'W. O fragmento estudado abrange 230 hectares, está situado no domínio da Unidade Ecológica 2C (Silva *et al.*, 2006) e representa região com altitude média em torno de 300 a 700 m, com relevo plano e bem drenado.

Nesta região ocorre mosaico vegetacional, composto de cerrado *stricto sensu* denso e aberto entremeado por cerradões e florestas secas (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Silva *et al.*, 2006). A temperatura média anual está em torno de 25°C e a precipitação anual é de cerca de 1.500 mm (Worldclim data base: Hijimas *et al.*, 2008).

Levantamento da vegetação – No levantamento fitossociológico da vegetação, foram demarcadas dez parcelas de 20 × 50 m em cada uma das seis áreas de cerradão amostradas, conforme metodologia descrita por Felfili *et al.* (2005). A amostragem adotada foi aleatória em grande parte dos fragmentos; no entanto, em fragmentos muito pequenos, ou com dificuldade de acesso, foi realizada amostragem sistemática com espaçamento de pelo menos 50 m entre cada parcela.

O critério de inclusão foi $D_{30} \geq 5$ cm (diâmetro a 30 cm do solo maior ou igual a 5 cm), conforme recomendado por Felfili *et al.* (2005) e pela Comissão de Fitossociologia da Sociedade Botânica do Brasil (<http://www.botanica.org.br>). A adoção deste critério facilitará futuras comparações com outros trabalhos desta natureza.

A identificação do material botânico foi feita no campo, quando possível, ou com o uso de chaves analíticas e bibliografias especializadas, além de comparações com as coleções disponíveis nos seguintes herbários: Universidade de Brasília (UB) e herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB). Quando necessário, foram consultados especialistas em grupos taxonômicos específicos. O material testemunho foi depositado no herbário da Universidade de Brasília (UB). O sistema de classificação taxonômica adotado seguiu o *Angiosperm Phylogeny Group II* (APG II, 2003). As sinonímias taxonômicas foram verificadas nas bases de dados virtuais do Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>) e Kew Garden (<http://www.theplantlist.org>).

Análise dos dados – Para a análise fitossociológica foram adotadas as fórmulas apresentadas por Curtis & MacIntosh (1950; 1951) para os seguintes parâmetros: densidade (DR), frequência (FR), dominância (DoR), valor de cobertura (VC) e valor de importância (VI) (Kent & Coker, 1992). Os dados foram processados utilizando-se o programa Excel (do pacote Office 2003 da Microsoft).

Para avaliar a diversidade em cada uma das seis áreas, e para fins comparativos com outros estudos, foram calculados os índices de diversidade de Shannon (H'), de acordo com Magurran (1988), e o índice de equabilidade (J'), de acordo com Pielou (1974).

Para análise da similaridade, foram feitas comparações quantitativas e qualitativas da dissimilaridade da vegetação entre as áreas de cerradão amostradas. Desta forma, foi

adotado o índice de similaridade de Sørensen (índice qualitativo) com base na presença e na ausência de espécies (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), assim como os percentuais de similaridade baseados no índice de Czekanowski (índice quantitativo) (Kent & Coker, 1992), que considera também a densidade das espécies. Para verificar se existe influência da distância geográfica entre as áreas para os índices de similaridade foi realizado o teste de Mantel a partir do programa PC-ORD 4.0 (McCune & Mefford, 1997).

Para avaliar a composição florística do cerradão, as espécies foram classificadas em três categorias: (1) espécies florestais, que ocorrem quase que exclusivamente em ambientes florestais (i.e. matas secas, matas de galeria e matas ciliares, sendo preferencialmente tolerantes à sombra e mais exigentes à umidade do solo); (2) espécies savânicas, que ocorrem quase que exclusivamente em formações savânicas (i.e. cerrado *stricto sensu*); e (3) espécies generalistas (que podem ocorrer em formações florestais e savânicas, sendo comuns ao cerradão e apresentando ampla e abundante distribuição pelo bioma). Esta classificação foi feita baseando-se na indicação de habitats elaborada para a flora vascular do bioma Cerrado (Mendonça *et al.*, 2008), mas também contou com o auxílio de especialistas e observações realizadas em campo.

Resultados

As seis áreas estudadas apresentaram grande variação nos valores de área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) e densidade total (ind. ha^{-1}), respectivamente: 13,44 e 1.220 (PI); 12,83 e 652 (TO); 22,45 e 1.732 (MT); 16,55 e 1.029 (MS); 22,02 e 1.435 (DF); 20,08 e 1.398 (MG) (Tabela 1). Quando incluímos outros trabalhos com critério de inclusão de $D_{30} > 5 \text{ cm}$ e $\text{DAP} > 5 \text{ cm}$, o intervalo de variação para os parâmetros de área basal e densidade para o cerradão foi de 12,83 a 24,00 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ e 659 a 2.170 ind. ha^{-1} . Nota-se que a área TO, do presente estudo, foi a que apresentou os valores mais baixos de área basal e densidade. A área MT apresentou os maiores valores de densidade e área basal estando entre os maiores valores para o intervalo de variação do cerradão, se comparada a outros trabalhos no mesmo critério de inclusão.

Foram registradas, nas seis áreas, 308 espécies, distribuídas em 163 gêneros e 57 famílias, sendo que 246 foram identificadas no nível de espécies, 26 no nível de gênero, 20 só até família e 10 indeterminadas. Apenas 23% das espécies ocorreram em 50% ou mais áreas, sendo que, destas, apenas seis espécies ocorreram nas seis: *Qualea*

grandiflora, *Qualea parviflora*, *Bowdichia virgilioides*, *Vatairea macrocarpa*, *Astronium fraxinifolium* e *Machaerium acutifolium*. Onze espécies foram amostradas em cinco das seis áreas: *Qualea multiflora*, *Pouteria ramiflora*, *Roupala montana*, *Leptolobium dasycarpum*, *Copaifera langsdorffii*, *Plathymenia reticulata*, *Pterodon emarginatus*, *Tachigali vulgaris* (sinonímia de *Sclerolobium paniculatum*), *Caryocar brasiliense*, *Terminalia argentea* e *Aspidosperma subincanum*. Quase metade destas espécies não ocorreram na área marginal do Piauí, evidenciando ainda mais a sua flora distinta. O número de espécies exclusivas – isto é, que ocorreram em apenas uma das áreas amostradas – foi de 184 (cerca de 60%). Entre as áreas, o número de espécies exclusivas variou bastante, sendo que PI e MT apresentaram as maiores proporções e valores absolutos de espécies exclusivas (Tabela 1).

Tabela 1. Número de espécies arbóreas (DAS \geq 5 cm); proporção de espécies exclusivas; Densidade (indivíduos por hectare) e Área Basal (metros quadrados por hectare) nas seis áreas de cerrado inventariadas (10 parcelas de 20 \times 50 m em cada área).

	DF	MG	MS	MT	PI	TO
Número de espécies registrada na área	106	109	49	124	95	77
Espécies exclusivas na área	35	13	10	55	61	8
Proporção de espécies exclusivas (%)	33	12	20	44	64	10
Densidade (ind. ha ⁻¹)	1435	1398	1029	1732	1220	652
Área Basal (m ² ha ⁻¹)	22,02	20,08	16,55	22,45	13,44	12,83

A riqueza de espécies variou bastante entre as seis áreas inventariadas, oscilando entre 49 espécies (MS) e 124 (MT). A área de TO apresentou riqueza intermediária (77 espécies) e três áreas demonstraram riqueza em torno de 100 espécies (96, 106 e 109; PI, DF e MG respectivamente).

Assim como para a riqueza, a diversidade de Shannon (H') apresentou valores elevados na região central do bioma e na região de MT. Dos cinco estudos com índice de Shannon mais elevados, quatro foram inventariados neste trabalho: MT, (4,00), DF (3,88), MG (3,86) e PI (3,73) (Tabela 2). O índice de Pielou variou de 0,78, na área MS a 0,83 nas áreas TO e DF, sendo que as demais áreas apresentaram equitabilidade de 0,82. O cerrado em MS apresentou um dos menores valores de H' registrados para trechos de cerrado (3,06), sendo reflexo de sua baixa riqueza (49 espécies) e baixa equitabilidade (0,78).

A análise de similaridade de Sørensen e de Czekanowski indicou baixa similaridade entre as seis áreas (< 50%), ou seja, florísticamente complementares

(Tabela 3). Apenas entre MG e TO (Sørensen = 0,58) e entre MG e DF (Sørensen = 0,54) houve algum grau de similaridade. Em geral, MG foi a área que apresentou maior similaridade com as demais áreas, tanto em termos qualitativos quanto quantitativos. O teste de Mantel para as medidas de similaridade de Sorensen e Czekanowski indicou a influência da distância geográfica entre as áreas no resultados de similaridade ($p > 0,05$).

Tabela 3. Similaridade florística entre as seis áreas de cerradão inventariadas. Os valores acima da diagonal são referentes ao índice de Czekanowski e abaixo referentes ao índice de Sørensen.

		Czekanowski					
		DF	MG	MS	MT	PI	TO
Sørensen	DF		37,35	16,45	13,58	13,04	21,58
	MG	0,54		33,98	27,35	16,58	33,79
	MS	0,29	0,42		12,15	10,84	23,65
	MT	0,29	0,45	0,26		13,15	24,69
	PI	0,18	0,21	0,16	0,21		15,62
	TO	0,39	0,58	0,33	0,39	0,17	

Do total de espécies amostradas nas seis áreas, 124 (40%) foram classificadas como espécies de formações florestais do bioma Cerrado, 105 (33,5%) classificadas como savânicas, 20 (6,5%) classificadas como generalistas de habitat e 61 espécies (20%) não foram classificadas por não estarem presentes na lista de Mendonça *et al.* (2008) ou por não terem sido identificadas até o nível de espécie. Com exceção da área MT, todas as áreas apresentaram maior número de espécies savânicas do que florestais: nas áreas DF e MG, a quantidade de espécies florestais foi bastante elevada, próxima ao número de espécies savânicas; nas áreas MS, PI e TO, o domínio na categoria savânica foi mais pronunciado, sendo que na área PI houve mais que o dobro de espécies savânicas em relação às espécies florestais. No caso da área PI, o número de espécies sem classificação, em função da quantidade de espécies que não foram identificadas até o nível de espécie, pode ter influenciado os resultados (Tabela 4).

Tabela 2. Parâmetros estruturais e diversidade de 6 áreas de cerradão (organizados a partir do critério de inclusão). Onde: Solo refere-se ao subtipo de cerradão: Dis = distrófico e Mes = mesotrófico; C.I. = critério de inclusão: D₃₀ = diâmetro a 30 cm do solo; DAP = diâmetro à altura do peito (1,30 cm do solo); DAS = diâmetro à altura do solo; Área = área amostral (ha). Parcela = tamanho das parcelas (m); S = riqueza em espécies; H' = índice de Shannon (nats ind⁻¹); (J') = índice de Pielou; DTA = densidade total por área (ind ha⁻¹); AB = área basal total por área (m² ha⁻¹); n.d. = não disponível. *A classificação do tipo de solo (mesotrófico e distrófico) baseou-se nas indicações dos próprios autores, em análises de solos contidos nos trabalhos, ou na presença de espécies indicadoras destes solos. ** Método ponto quadrantes (distância dos pontos)

Local (Autor)	Solo*	C.I.	Área (ha) Parcela	S	H'	J'	DTA	AB
PNSC (PI) Este estudo	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	95	3,73	0,81	1.220	13,44
Rio da Conceição (TO) Este estudo	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	77	3,61	0,83	652	12,83
ARIE Cerradão, Brasília (DF) Este estudo	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	106	3,85	0,82	1.493	20,08
Paracatu (MG) Este estudo	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	109	3,86	0,82	1.398	22,75
PEA (MT) Este estudo	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	124	4,00	0,82	1.732	22,45
Dois Irmãos de Buritis (MS) Este estudo	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	49	3,06	0,79	1.029	16,55
Nova Xavantina (MT) (Franczak, 2006)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,5 (10 × 10 m)	95	3,69	0,81	2.178	23,51
Nova Xavantina (MT) (Marimon-Júnior & Haridisan, 2005)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,5 (10 × 10 m)	77	3,67	0,84	1.884	21,38
CPAC-Planaltina (DF) (Felfili <i>et al.</i> , 1994)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,4 (20 × 50 m)	55	3,08	n.d.	1.263	23,38
APA Gama-Cabeça de Veado (DF) (Felfili <i>et al.</i> , 1994)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,4 (20 × 50 m)	51	3,17	n.d.	960	24,00
Paracatu (MG) (Felfili <i>et al.</i> , 1994)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,4 (20 × 50 m)	81	3,21	n.d.	1.382	18,03
Patrocínio (MG) (Felfili <i>et al.</i> , 1994)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,4 (20 × 50 m)	65	3,65	n.d.	1.407	17,47
Silvânia (GO) (Felfili <i>et al.</i> , 1994)	Mes	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,4 (20 × 50 m)	89	3,56	n.d.	2.082	21,64

Local (Autor)	Solo*	Diam.	Área (ha) Parcela	S	H'	J'	DTA	AB
Alto Paraíso (GO) (Felfili <i>et al.</i> , 2007)	Mes	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,3 (20 × 50 m)	39	3,23	n.d.	716	16,67
Vila Propício (GO) (Felfili <i>et al.</i> , 2007)	Dis	D ₃₀ ≥ 5 cm	0,2 (20 × 50 m)	57	3,50	n.d.	1.440	23,11
Uberlândia (MG) – Cerradão 1 (Guilherme & Nakajima, 2007)	Dis	DAP ≥ 5 cm	0,35 (10 × 10 m)	56	2,92	0,81	1.117	19,3
Uberlândia (MG) (Costa & Araújo, 2001)	Dis	DAP ≥ 5 cm	1,0 (20 × 20 m)	93	3,54	0,78	2.071	17,06
Bandeirante (MS) (Camilotti, 2006)	Dis	DAP ≥ 5 cm	1,0 (25 × 25 m)	82	3,08	0,78	2.118	23,51
Ribeirão Cascalheira (MT) – Cerradão 1 (Marimon <i>et al.</i> , 2006)	Dis	DAP ≥ 5 cm	0,1 (10 × 20 m)	49	3,38	0,87	2.130	18,05
Ribeirão Cascalheira (MT) – Cerradão 2 (Marimon <i>et al.</i> , 2006)	Dis	DAP ≥ 5 cm	0,1 (10 × 20 m)	51	3,5	0,89	1.850	13,31
Canarana (MT) (Kunz <i>et al.</i> , 2009)	n.d.	DAS ≥ 5 cm	1,0 (20 × 50 m)	95	3,85	0,84	2.381	24,75
Fazenda Salina, Pantanal 1 (MS) (Dubs, 1992)	Mes	DAP ≥ 10 cm	0,18 (10 × 60 m)	25	n.d.	n.d.	438	13,35
Fazenda Salina, Pantanal 2 (MS) (Dubs, 1992)	Mes	DAP ≥ 10 cm	1,0 (20 × 100 m)	42	n.d.	n.d.	306	11,08
Fazenda Salina, Pantanal 3 (MS) (Dubs, 1992)	Mes	DAP ≥ 10 cm	0,18 (10 × 60 m)	30	n.d.	n.d.	516	15,64
Brotas (SP) (Gomes <i>et al.</i> , 2004)	Dis	DAS ≥ 3 cm	1,0 (10 × 10 m)	125	3,37	n.d.	3.787	---
CPAC-Planaltina (DF) (Ribeiro <i>et al.</i> , 1985)	Dis	DAP ≥ 3 cm	0,225 (20 × 50 m)	81	n.d.	n.d.	2.231	22,9
Poconé (MT) (Guarim <i>et al.</i> , 2000)	Mes	DAP ≥ 3 cm	1,0 (10 × 10 m)	33	n.d.	n.d.	869	4,74
Vilhena (RO) (Miranda <i>et al.</i> , 2006)	Dis	CAS ≥ 10 cm	1,0 (10 × 1.000 m)	60	3,45	0,84	1.398	12,44
Luiz Antônio (SP) (Pereira-Silva <i>et al.</i> , 2004)	Dis	DAS ≥ 1 cm	0,625 (10 × 25 m)	121	3,47	0,4	8.454	24,64
Urbano Santos (MA) (Silva <i>et al.</i> , 2008)	n.d.	DAS ≥ 1 cm	133 pontos	69	3,31	0,78	2.790	n.d.

Local (Autor)	Solo*	Diam.	Área (ha) Parcela	S	H'	J'	DTA	AB
CPAC-Planaltina (DF) (Ribeiro, 1983)	Dis	DAP \geq 3 cm	80 pontos (10 m)**	61	n.d.	n.d.	1.864	17,9
Padre Bernardo (GO) (Araújo, 1984)	Mes	DAP \geq 10 cm	53 pontos (10 m)**	39	n.d.	n.d.	1.098	23,10
Brasília (DF) (Araújo, 1984)	Dis	DAP \geq 10 cm	55 pontos (15 m)**	39	n.d.	n.d.	1.336	21,54

Tabela 4. Classificação das espécies arbóreas (DAS > 5 cm) registradas nas seis áreas de cerrado amostradas. Os valores representam o número total de espécies em cada categoria e, entre parênteses, o valor percentual.

Categoria	DF	MG	MS	MT	PI	TO
Floresta	45(42)	46(42)	18(37)	59(47)	14(15)	29(38)
Savana	58(54)	51(47)	25(51)	41(32)	34(36)	39(51)
Generalista	4(4)	10(9)	2(4)	6(5)	11(12)	9(12)
n.d.		2(2)	4(8)	18(17)	36(38)	
Total	107	109	49	124	95	77

O número de espécies para perfazer 50% do valor de importância em cada uma das áreas variou bastante, de 7 espécies para MS a 20 espécies para MT, com valores intermediários para DF e MG, 14 espécies para PI e 10 para TO (Tabela 5). Analisando a participação das diferentes categorias de espécies de acordo com sua preferência por habitat, para as espécies que somaram 50% do IVI (Tabela 5) notam-se três padrões distintos: (1) equilíbrio entre as categorias florestal e savânica nas áreas MG, MS e TO; (2) predomínio de espécies florestais na área MT; e (3) predomínio de espécies savânicas nas áreas PI e DF (Tabela 6). Nas seis áreas, as espécies generalistas ocorreram com uma ou duas espécies (ou nenhuma, no caso de MS).

Tabela 5. Lista das espécies arbóreas ($D_{30} \geq 5$ cm) que somam mais de 50% do Valor de Importância (VI) em cada uma das seis áreas de cerrado inventariadas (10 parcelas de 20×50 m em cada área), com a sua respectiva classificação quanto a preferência por habitat. ARIE de Cerradão, Brasília (DF); Paracatu (MG); Dois Irmãos de Buritis (MS); Parque Estadual Araguaia (MT); Parque Nacional Sete Cidades (PI); Rio da Conceição (TO). Os valores representam o VI e entre parênteses está a posição hierárquica das espécies no ranque do VI na comunidade. Os valores em negrito representam as espécies que compõem 50% do VI em cada área.

Espécies	Habitat	VI					
		DF	MG	MS	MT	PI	TO
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	florestal	23,84 (1)	17,24 (3)		4,54 (16)		14,05 (5)
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	savânica	19,99 (2)	19,54 (2)	26,9 (3)	6,83 (10)	10,76 (5)	20,15 (2)
<i>Ocotea pomaderroides</i> (Meisn.) Mez	florestal	17,18 (3)					
<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil.	generalista	11,37 (4)	10,83 (6)		2,9 (34)	6,02 (12)	
<i>Miconia burchellii</i> Triana	savânica	10,85 (5)					
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	savânica	10,4 (6)	3,86 (22)				
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	savânica	10,24 (7)		3,49 (23)		19,25 (2)	
<i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg	savânica	8,69 (8)					
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill.	savânica	7,58 (9)	0,74 (76)				10,1 (10)

Espécies	Habitat	VI					
		DF	MG	MS	MT	PI	TO
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	savânica	7,18 (10)	0,51 (84)	0,58 (49)			
<i>Ocotea spixiana</i> (Nees) Mez	florestal	7,02 (11)	2,79 (29)				
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	savânica	6,94 (12)					
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	florestal	6,38 (13)	24,56 (1)	35,39 (2)	4,52 (18)		28,45 (1)
<i>Xylopia sericea</i> A. St.-Hil.	florestal	6,03 (14)	0,88 (69)				
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	generalista	1 (66)	12,33 (4)		8,5 (6)	23,31 (1)	7,12 (11)
<i>Xylopia aromatica</i> A. St.-Hil.	florestal	0,71 (74)	12,29 (5)		8,03 (8)		10,14 (9)
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	savânica		10,1 (7)	10,51 (9)	4,54 (17)		
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.	florestal	0,33 (103)	9,78 (8)	2,38 (30)	1,21 (64)	2,44 (38)	1,52 (42)
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	savânica	3,44 (26)	7,82 (9)	3,88 (21)	1,93 (52)	5,61 (15)	5,19 (19)
<i>Cordia macrophylla</i> (K. Schum.) Kuntze	florestal	1,94 (39)	7,36 (10)		0,31 (121)		1,73 (37)
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	savânica	0,37 (88)	6,17 (11)	36,98 (1)	3,03 (33)	4,75 (19)	2,26 (31)
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	savânica	1,5 (49)	5,12 (12)	11,82 (8)	0,73 (81)	1,98 (42)	2,15 (32)
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	florestal	0,33 (101)	5,01 (13)				
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	savânica	2,88 (29)	4,78 (14)	2,81 (27)	0,79 (79)	1,24 (53)	0,64 (61)
<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	florestal		0,45(93)	14,49 (4)	0,33 (113)		
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg.	florestal			14,3 (5)			
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	savânica			13,66 (6)			
<i>Pterodon emarginatus</i> Vogel	savânica	4,16 (22)	2,65 (33)	13,61 (7)	0,63 (88)	1,6 (49)	
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	florestal		1,53 (54)		25,82 (1)		6,63 (13)
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng.	florestal		1,67 (52)		11,89 (2)		4,24 (22)
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	generalista	1,56 (47)	0,87 (70)		10,88 (3)		
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	florestal	4,5 (19)	3,42 (25)		8,95 (4)		5,21 (18)
<i>Physocalymma scaberrimum</i> Pohl	savânica				8,92 (5)		
<i>Vochysia haenkeana</i> Mart.	florestal				8,12 (7)		3,41 (25)
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	florestal		3,86 (21)		7,46 (9)		0,59 (63)
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	florestal	4,79 (18)	1,2 (63)		5,47 (11)		
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees & Mart.	florestal				5,38 (12)		
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll. Arg.	florestal				5,26 (13)		
<i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.	savânica		4,12 (18)		4,64 (14)		

Espécies	Habitat	VI					
		DF	MG	MS	MT	PI	TO
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	florestal	1,44 (51)	0,42 (98)		4,59 (15)		0,78 (54)
<i>Cenostigma macrophyllum</i> Tul.	florestal				4,3 (19)		
<i>Himatanthus sucuuba</i> (Spruce ex Müll.Arg.) Woodson	florestal				4,28 (20)		
<i>Copaifera coriacea</i> Mart.	savânica					16,15 (3)	
<i>Ephedranthus pisocarpus</i> R.E. Fr.	florestal					15,77 (4)	
<i>Anacardium occidentale</i> L.	savânica				0,62 (89)	9,03 (6)	1,13 (51)
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A. DC.	savânica				3,16 (31)	8,89 (7)	
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Hayne	savânica	5,39 (16)			0,31 (118)	8,82 (8)	
<i>Campomanesia aromatica</i> (Aubl.) Griseb.	savânica					8,6 (9)	
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	savânica					8,48 (10)	
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltdl.	savânica					6,97 (11)	
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	savânica		2,24 (38)	4,12 (18)	0,42 (101)	5,83 (13)	
<i>Curatella americana</i> L.	savânica		4,18 (16)		3,49 (26)	5,65 (14)	13,08 (7)
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	florestal		1,09 (65)		3,76 (25)		19,94 (3)
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	savânica	2,83 (31)	2,72 (31)	1,88 (33)	2,72 (36)		16,48 (4)
<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil.	generalista		1,59 (53)		2,69 (37)	5,54 (16)	13,51 (6)
<i>Terminalia argentea</i> Mart.	savânica	0,38 (87)	3,26 (27)	5,66 (15)	0,59 (92)		11,11 (8)

As espécies que apresentaram as densidades mais elevadas (> 50 ind.) em pelo menos uma das seis áreas foram: *Alibertia macrophylla*, *Astronium fraxinifolium*, *Bauhinia rufa*, *Buchenavia tomentosa*, *Campomanesia aromatica*, *Copaifera coriacea*, *Copaifera langsdorffii*, *Emmotum nitens*, *Ephedranthus pisocarpus*, *Hirtella glandulosa*, *Maprounea guianensis*, *Matayba guianensis*, *Miconia burchelli*, *Myrcia sellowiana*, *Ocotea pomaderroides*, *Ouratea hexasperma*, *Protium heptaphyllum*, *Qualea grandiflora*, *Simarouba versicolor*, *Tachigali vulgaris*, *Terminalia fagifolia*, *Vatairea macrocarpa* e *Xylopia aromatica*. As seguintes espécies apresentaram elevado valor de importância em mais de uma área estudada: *Qualea grandiflora*, *Emmotum nitens*, *Copaifera langsdorffii*, *Simarouba versicolor*, *Tachigali vulgaris* e *Xylopia aromatica*. Destacam-se também espécies que apresentaram elevada importância em apenas uma das áreas inventariadas: *Ocotea pomaderroides* (DF); *Vatairea macrocarpa*

(MS); *Protium heptaphyllum* e *Hirtella glandulosa* (MT); *Terminalia fagifolia* e *Copaifera coriacea* (PI); *Tapirira guianensis* (TO).

Tabela 6. Preferência por habitat das espécies arbóreas ($D_{30} > 5$ cm) que representam mais de 50% do Valor de Importância (VI) nas áreas de cerradão inventariadas. Os valores entre parênteses representam a proporção (%) de espécies em relação aos 50% do VI.

	DF	MG	MS	MT	PI	TO
50% VI	14	14	7	20	14	10
Florestal	5 (36)	6 (43)	3 (43)	14 (70)	1 (7)	4 (40)
Savânica	8 (57)	6 (43)	4 (57)	4 (20)	11 (79)	5 (50)
Generalista	1 (7)	2 (14)	0	2 (10)	2 (14)	1 (10)

Discussão

As seis áreas de cerradão inventariadas não apresentaram estrutura homogênea, havendo grandes variações nos parâmetros área basal e densidade. Assim, na área MT, o porte maior daquele cerradão pode estar associado à proximidade com a Floresta Amazônica. Já as áreas PI e TO apresentam menor densidade e área basal e, portanto, estrutura mais aberta. Este padrão é esperado para o cerradão do Piauí, que já foi descrito como um “cerradão de cerrado” (Castro & Martins, 1999) no sentido de ser estruturalmente mais próximo das formações savânicas do que sua contraparte meridional.

O resultado de riqueza total das seis áreas de cerradão (308 espécies) está bem próximo do valor encontrado por Oliveira-Filho & Ratter (1995), de 321 espécies inventariadas em 15 áreas de cerradão em estudo fitogeográfico das formações florestais do bioma Cerrado. Na comparação com outras formações florestais, a riqueza do cerradão apenas superou a riqueza inventariada para florestas estacionais decíduas (276 espécies inventariadas em 18 áreas) (Oliveira-Filho & Ratter, 1995). Ao mesmo tempo, na comparação com outros inventários de cerradão, quatro das seis áreas aqui estudadas (PI, DF, MG e MT) apresentaram valores de riqueza superiores ao encontrado em outros estudos. O que pode estar influenciando a elevada riqueza é o intercâmbio contínuo da flora do cerradão com a flora das formações savânicas e florestais que a circundam. Em relação aos índices de diversidade de Shannon e de equabilidade de Pielou, o padrão foi o mesmo que o observado para a riqueza de espécies, ou seja, com exceção da área MS, as áreas amostradas no presente estudo apresentam elevados

valores de ambos os índices, indicando, além da elevada riqueza, uma distribuição equilibrada de indivíduos entre as espécies (Magurran, 1988).

Oliveira-Filho & Ratter (1995) também destacaram o grande intercâmbio de espécies entre o cerradão com florestas de galeria, florestas amazônicas e atlânticas e florestas decíduas. Walter (2006) destacou que, para o cerradão, foram registradas 682 espécies, sendo que, destas, 405 são do estrato arbóreo-arbustivo. Esta análise foi realizada a partir de uma versão preliminar da lista de fanerógamas do bioma Cerrado (Mendonça *et al.*, 2008) com 11.046 espécies, em que o cerradão abrangeu o que na lista original estava denominado como cerradão, cerradão mesotrófico e transição de mata seca para cerradão. Cabe destacar que, na lista original, o nome das fitofisionomias que cada espécie apresenta corresponde à informação contida nas etiquetas das coletas de herbário analisadas (Mendonça *et al.* 2008). Walter (2006) ainda apontou que o cerradão compartilha 340 espécies com o cerrado *stricto sensu*, 303 com as matas de galeria e 178 com as matas secas. Portanto, apesar de o cerradão apresentar, de maneira geral, riqueza mais baixa do que matas de galeria e florestas semidecíduas (Oliveira-Filho & Ratter, 1995), a flora lenhosa do cerradão apresenta compartilhamento considerável com outras fitofisionomias, o que aumenta a sua riqueza.

O elevado percentual de espécies exclusivas, i.e. que ocorreram em apenas uma das áreas (60%), superou os valores encontrados em estudos fitogeográficos do cerrado *lato sensu* (cerca de 40%) (Bridgewater *et al.*, 2004; Castro *et al.*, 1998). Podemos atribuir este maior percentual de espécies exclusivas ao número reduzido de áreas estudadas, pois um número maior de áreas de estudo aumentaria a chance de as espécies serem amostradas em múltiplos locais. Apesar desta limitação, verifica-se que existe grande variação da distribuição de espécies nas seis áreas de cerradão, seguindo o padrão areal (i.e. característico de cada área), ou seja, um componente geográfico local que se reflete na heterogeneidade da flora lenhosa do cerrado *lato sensu* (Castro & Martins, 1999). Esta quantidade de espécies exclusivas pode ser atribuída à elevada heterogeneidade ambiental atribuída ao bioma Cerrado, que abrange ampla variação nos fatores fisiográficos (relevo, altitude, solo) e climáticos (Silva *et al.*, 2006), gerando um claro padrão de variação florística para o componente lenhoso do Cerrado (Castro *et al.* 1998; Ratter *et al.*, 2003).

A quantidade de espécies exclusivas na área PI (69%) reforça a ideia de que os cerrados do Nordeste apresentam caráter marginal (Castro & Martins, 1999), com

grande quantidade de espécies restritas a esta região e intercâmbio de espécies com a Caatinga.

As áreas DF e MT também apresentaram elevado número de espécies exclusivas (33 e 55 espécies respectivamente). A localização da área DF, no centro da área central do bioma, pode ter contribuído para a quantidade de espécies exclusivas amostradas (Felfili *et al.*, 2008). O elevado número de elementos florísticos exclusivos da área MT pode ser atribuído à localização de sua área de amostragem no médio rio Araguaia, próximo ao bioma Amazônico, com a incorporação de espécies deste bioma.

A comparação com outros estudos realizados em áreas de cerradão torna-se difícil na medida em que nenhum outro estudo realizou o esforço amostral de 1 ha com parcelas de 20 × 50 m e critério de inclusão $D_{30} \geq 5$ cm. Mesmo assim, a despeito das diferenças metodológicas, destacamos aqueles que obtiveram riqueza elevada: Uberlândia, MG (93); Canarana, MT (95); e Silvânia, GO (89). Destes, apenas Canarana e Uberlândia tiveram esforço amostral de 1 ha. Por outro lado, a área amostrada em MS destacou-se negativamente das demais por apresentar baixa riqueza (49 espécies).

A análise quantitativa e qualitativa mostrou elevada dissimilaridade entre as seis áreas, mas com evidência de compartilhamento de espécies entre TO e MG e entre MG e DF. Felfili *et al.* (2004) chamaram atenção para a elevada similaridade florística entre áreas de cerrado *stricto sensu* no planalto central, ocorrendo, inclusive, compartilhamento de espécies entre áreas de sistemas distintos de terra. Assim, as áreas TO, MG e DF, apresentaram grau de similaridade florística provavelmente associado à sua relativa proximidade geográfica, quando comparadas às outras áreas. Neste caso, a análise de similaridade complementou a comparação feita a partir da quantidade de espécies exclusivas registradas nas seis áreas investigadas. Esta dissimilaridade já era esperada, pois as áreas apresentam associações florísticas locais bastante diferenciadas, em função da separação geográfica das mesmas. Felfili *et al.* (2008) já haviam demonstrado a relação entre diferentes unidades fisiográficas e a distribuição de espécies, destacando a Chapada Pratinha, na região central do bioma.

A classificação das espécies de acordo com sua preferência de habitat corrobora com outros estudos que já indicavam que a flora do cerradão é composta por uma mistura de elementos florísticos do cerrado *stricto sensu* e as matas associadas ao bioma (Felfili *et al.*, 1994; Costa & Araújo, 2001; Walter, 2006; Mendonça *et al.*, 2008;

Ribeiro & Walter, 2008), além de um pequeno grupo de espécies generalistas que apresentam elevadas densidades e dominância nas comunidades de cerradão.

Com exceção da área MT, que apresentou maior participação das espécies florestais, as demais áreas apresentaram um maior número de espécies savânicas que florestais. Portanto, o padrão geral dessas cinco áreas foi maior expressão de espécies savânicas, confirmando a hipótese de maior similaridade florística do cerradão com o cerrado *stricto sensu* (Costa & Araújo, 2001; Ribeiro & Walter, 2008). Deve-se notar que nas áreas MS, PI e TO as maiores proporções de espécies savânicas podem ter correlação com a estrutura mais aberta registrada nestas áreas (menor densidade e área basal).

As espécies que foram amostradas nas seis áreas têm ampla distribuição no bioma Cerrado, destacado por Ratter *et al.* (2003) dentre as espécies lenhosas que ocorreram em mais de 50% (158 áreas) das 376 áreas de cerrado *lato sensu* estudadas. As espécies savânicas *Qualea grandiflora*, *Qualea parviflora* e *Bowdichia virgilioides* apresentaram a mais ampla distribuição no Cerrado, ocorrendo respectivamente em 85%, 78% e 77% das áreas estudadas por Ratter *et al.* (2003). Fica clara a ampla disseminação destas três espécies tanto em áreas de cerrado *stricto sensu* como em áreas de cerradão, tendo importância destacada em formações savânicas bem como em formações florestais.

Assim, podemos considerar que o cerradão é uma formação florestal com estreitas conexões florísticas com o cerrado *stricto sensu*, com ocorrência de espécies savânicas típicas que apresentam ampla distribuição por todo o Cerrado (Bridgewater *et al.*, 2004). As dez espécies que ocorreram em cinco das seis áreas pertencem ao grupo de 121 espécies classificadas como oligárquicas de ampla distribuição, que dominam a flora lenhosa do Cerrado (Bridgewater *et al.*, 2004). A maior parte dessas espécies apresentou elevados valores de importância (VI) em diversos estudos realizados em áreas de cerradão (Felfili *et al.*, 2007; Felfili *et al.*, 1994; Marimon-Júnior & Haridasan, 2005; Marimon *et al.*, 2006; Pereira-Silva *et al.*, 2004; Kunz *et al.*, 2009). Ao mesmo tempo, um número significativo de espécies florestais apresentou elevada importância nas comunidades de cerradão, corroborando com o conhecimento da influência de espécies florestais na flora do cerradão (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Ab'Sáber, 2003). Além do mais, lançou-se a hipótese de que a rede de florestas de galeria serviu como conexão entre as florestas atlânticas e amazônicas, sendo o possível caminho para a expansão de espécies florestais amplamente distribuídas hoje em dia (como *Tapiria*

guianensis e *Protium heptaphyllum*), expandindo-se também para áreas de cerrado (Oliveira Filho & Ratter, 2000; Pinheiro & Monteiro 2006).

Durigan *et al.* (2003) apontaram que *Copaifera langsdorffii* foi uma das espécies que ocorreram em mais de 60% das 86 áreas estudadas de cerrado *lato sensu* no estado de São Paulo, junto com *Qualea grandiflora*, *Roupala montana*, *Platypodium elegans*, *Xylopia aromatica*, *Caryocar brasiliense*, *Machaerium acutifolium*, *Tapirira guianensis* e *Protium heptaphyllum*. Entretanto, *Qualea multiflora*, *Terminalia argentea*, *Roupala montana*, *Copaifera langsdorffii* e *Caryocar brasiliense* não foram amostradas no cerrado do PI, corroborando o que Castro *et al.* (1998) já haviam constatado para dez áreas de cerrado *stricto sensu* amostradas no Nordeste brasileiro, o que indica que estas espécies não fazem parte da flora do cerrado marginal do NE. Em contrapartida, *C. brasiliense* e *C. langsdorffii* são localmente substituídas por espécies congênicas nordestinas, respectivamente *C. coriaceum* e *C. coriacea*.

Na análise da quantidade de espécies que dominam o valor de importância da comunidade, o padrão apresentado de oligarquia – ou seja, domínio da comunidade por poucas espécies (Ratter *et al.*, 2003) – é bastante comum para áreas de cerrado *lato sensu* (Bridgewater *et al.*, 2004; Felfili *et al.*, 2008). Ecologicamente, isso pode indicar que um grupo restrito de espécies apresenta vantagens competitivas, obtendo maior domínio na comunidade. Franco (2002) apontou que diferenças ecofisiológicas das espécies, como profundidade de raízes (superficiais ou profundas), fenologia (sempreverdes ou decíduas) e período de brotamento de folhas novas (estação seca ou chuvosa), podem servir como mecanismos de adaptação às condições de estresse hídrico, permitindo o compartilhamento dos recursos e podendo contribuir para a manutenção da elevada riqueza de espécies. Adicionalmente, Haridasan (2005) destacou que algumas espécies com elevada abundância em comunidades de cerrado *stricto sensu* apresentam vantagem competitiva ao serem menos exigentes em nutrientes por apresentarem menores concentrações de nutrientes nas folhas (como *Qualea parviflora*, *Qualea grandiflora*, *Sclerolobium paniculatum* e *Caryocar brasiliense*). Segundo este autor, outros aspectos que podem contribuir para a menor exigência em nutrientes no solo por parte destas espécies são a capacidade de fixação de nitrogênio por espécies da família Leguminosae e a acumulação de alumínio por espécies das famílias Vochysiaceae, Rubiaceae e Melastomataceae, o que constitui um mecanismo para superar a elevada concentração deste elemento nos solos do Cerrado.

Neste estudo, algumas espécies típicas de formações florestais apresentaram destaque em algumas áreas de cerradão. Nas áreas MT e TO, *Protium heptaphyllum* e *Tapirira guianensis*, por exemplo, apresentaram destaque com elevado VI. Estas duas espécies apresentam ampla distribuição no bioma Cerrado, principalmente nas matas de galeria, ocorrendo contudo desde a Floresta Amazônica até a Mata Atlântica (Oliveira-Filho *et al.*; 1990; Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Ratter *et al.*, 2006; Matos & Felfili, 2010). Estas espécies também se destacam com elevado VI em outras comunidades de cerradão nos estados de Mato Grosso (Oliveira-Filho *et al.*, 1990; Ratter, 1987; Kunz *et al.*, 2009), São Paulo (Gomes *et al.*, 2004), Mato Grosso do Sul (Dubs, 1992; Camilotti, 2006) e no Distrito Federal (Felfili *et al.*, 1994). Outras espécies como *Protium unifoliolatum* Engl. e *Ephedranthus parviflorus* S. Moore, presentes na área MT, apresentam distribuição restrita à região Amazônica (JBRJ, 2010). Estes elementos florísticos em conjunto com espécies que são comuns aos biomas Cerrado e Amazônia (*Himatanthus sucuuba*, *Lacistema aggregatum* [P.J. Bergius] Rusby, *Andira cuiabensis* Benth., *Aenigmatanthera lasiandra* [A. Juss.] W.R. Anderson e *Mollia lepidota* Spruce ex Benth.) demonstram a clara influência florística da região Amazônica no cerradão do Parque Estadual do Araguaia (MT).

O cerradão do Piauí apresenta algumas espécies de distribuição restrita a esta região ecotonal (Castro *et al.*, 1998): *Copaifera coriacea*, *Dimorphandra gardneriana* Tul., *Mimosa verrucosa* e *Stryphnodendron coriaceum*. Além destas destacam-se algumas espécies que ocorrem em maior abundância na Amazônia e na Caatinga: *Campomanesia aromatica*, *Parkia plathycephala*, *Combretum leprosum* e *Combretum mellifluum* (Castro *et al.*, 1998; Mendonça *et al.*, 2008).

Em relação à participação das diferentes categorias de espécies de acordo com sua preferência por habitat (para as espécies que somaram 50% do IVI), notam-se três padrões. O primeiro padrão evidencia a noção de flora mista do cerradão, ou seja, a comunidade sendo dominada por um pequeno grupo de espécies de formação florestal e cerrado *stricto sensu*. Os cerradões da área *core* de MG e TO seguem esse padrão já descrito em outros estudos, com destacada importância para *Copaifera langsdorffii*, *Emmotum nitens* e *Qualea grandiflora* (Felfili *et al.*, 1994). O segundo padrão, de domínio de espécies de formação florestal, denota o extremo da condição florestal do cerradão. Este padrão reflete a influência florestal da região Amazônica na estrutura e na composição do cerradão da área MT e mostra a grande variação que o cerradão pode ter, ainda mais quando próximo da região Amazônica. As espécies *Protium*

heptaphyllum e *Hirtella glandulosa* dominaram o cerradão do MT, sendo bastante comum em outros cerradões do leste do Mato Grosso (Ratter *et al.*, 1978; Marimon *et al.*, 2006). O terceiro padrão, de domínio de espécies savânicas, mostra o padrão descrito para o cerradão (Ribeiro & Walter, 2008), já que é esperada maior semelhança florística com o cerrado *stricto sensu*. No cerradão do PI este padrão se reflete na estrutura da vegetação que apresentou menor cobertura do que os demais cerradões. Esse padrão corrobora a hipótese de Castro & Martins (1999) de que os cerradões da região marginal do Piauí são mais savânicos que os cerradões da área *core*, recebendo assim o nome de “cerradões de cerrado”, dominados por típicas espécies savânicas do Nordeste: *Copaifera coriacea*, *Campomanesia aromatica* e *Parkia plathycephala*. Na área DF, apesar de haver maior proporção de espécies savânicas como *Qualea grandiflora* e *Miconia burchelli*, houve participação significativa de espécies florestais nos 50% do VI, como *Emmotum nitens* e *Ocotea pomaderroides*.

Conclusão

O padrão co-ocorrente para o cerradão é a presença de espécies de três categorias (de acordo com sua preferência por habitat): florestais, savânicas e generalistas. Apesar de haver uma mistura de elementos florísticos do cerrado *stricto sensu* e formações florestais, foi detectado maior domínio de espécies savânicas nas áreas de cerradão, com exceção da área MT, que apresentou maior proporção de espécies florestais evidenciando a influência da proximidade com o bioma Amazônico e denotando um porte mais florestal neste cerradão. A área PI se destacou das demais por apresentar proporção maior de espécies savânicas, especialmente entre as espécies que dominaram a comunidade.

As áreas de cerradão analisadas não apresentaram estrutura homogênea ou consistência florística, apresentando-se como uma fisionomia bastante heterogênea. Isto reflete o padrão de heterogeneidade estrutural e florística encontrado em outras fitofisionomias do bioma. Assim, estruturalmente, a vegetação lenhosa apresentou grandes variações com formações mais abertas e mais densas. A elevada quantidade de espécies exclusivas junto com o padrão geral de dissimilaridade nas seis áreas indica grande heterogeneidade da distribuição da flora lenhosa do cerradão, seguindo o que foi encontrado para outras fisionomias do bioma.

Efeito de variáveis climáticas na distribuição da vegetação lenhosa do cerrado em escala regional

RESUMO – Alguns estudos fitogeográficos do cerrado *lato sensu* chamaram atenção para o gradiente latitudinal-climático que atua na diferenciação da vegetação em distintos conjuntos florísticos. No entanto, pouco se sabe sobre a distribuição da vegetação do cerrado em escala regional. O objetivo do presente trabalho foi investigar a influência dos condicionantes climáticos na variabilidade florística do componente lenhoso do cerrado. O trabalho foi realizado em seis áreas, distribuídas em porções marginais e centrais do bioma Cerrado nos estados de MG, MS, MT, TO, PI e no DF. Para análise das interações entre a vegetação e as variáveis ambientais realizou-se a Análise de Correspondência Canônica (CCA). Foram utilizadas as seguintes variáveis na análise: precipitação anual, evapotranspiração potencial anual e latitude. A CCA indicou a separação da área do PI, relacionada positivamente com o primeiro eixo, ou seja, o gradiente de estacionalidade climática. O segundo eixo foi relacionado com a evapotranspiração potencial anual. A vegetação lenhosa do cerrado apresentou-se heterogênea com a variação da composição florística, bastante associada a um gradiente climático diretamente associado à variação latitudinal das áreas estudadas. Portanto, o padrão geral climático-latitudinal da distribuição da flora lenhosa do cerrado corrobora o padrão geral encontrado para o cerrado *lato sensu*.

Palavras-chave: cerrado – CCA – variáveis climáticas – composição florística – escala regional

ABSTRACT – Some phytogeographical studies of the cerrado *lato sensu* draw attention to the climatic-latitudinal gradient, acting as the main driver in the differentiation of vegetation in different floristic groups. However, little is known regarding the distribution of cerrado vegetation at a regional scale. The main goal of this study is to investigate the influence of climatic constraints in the variability of the woody flora of the cerrado. The study was conducted in six areas distributed in marginal and central portions of the Cerrado biome in the states MG, MS, MT, TO, PI and DF. In order to analyze the interactions between vegetation and environmental variables we performed Canonical Correspondence Analysis (CCA). We used the following variables in the analysis: seasonality of precipitation, annual potential evapotranspiration and latitude. The CCA indicated the separation of the PI site, being positively related to the first axis, i.e. the climate seasonality gradient. The second axis was related to with annual potential evapotranspiration. Therefore, the woody vegetation of the cerrado is heterogeneous with variation in floristic composition clearly associated with a climate gradient, directly associated with the latitudinal variation of the studied areas. So the general climatic-latitudinal pattern of cerrado woody flora distribution follows the general pattern found for cerrado *lato sensu*.

Key words: cerrado – CCA – climate variables – floristic composition – regional scale

Introdução

O bioma Cerrado é composto por um complexo de savanas tropicais entremeadas de formações florestais e está localizado basicamente no Brasil central. Faz fronteira com quatro outros biomas brasileiros: Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Pantanal (Ribeiro & Walter 2008). Este bioma apresenta extensão de cerca de 204,7 milhões de hectares e abrange ampla variação latitudinal (cerca de 20°) (Sano *et al.*, 2010). Em razão da precipitação média anual de 1.300 a 1.600 mm (elevada, se comparada a outras savanas), o Cerrado pode ser considerado uma savana úmida, que apresenta forte estacionalidade pluvial (4 a 7 meses secos) com temperatura média anual variando de 22° a 27°C (Klink & Machado, 2005; Ribeiro & Walter, 2008). A heterogeneidade espacial e ambiental é uma característica marcante deste bioma (Silva *et al.*, 2006), com altitudes variando do nível do mar a mais de 1.500 m, bem como grande diversidade de tipos de solos distribuídos em diferentes unidades fisiográficas e ecológicas (Cochrane *et al.*, 1985; Silva *et al.*, 2006), o que resulta em um complexo mosaico de diferentes fitofisionomias (Ribeiro & Walter, 2008).

O cerradão é uma das fitofisionomias do Cerrado que se destaca das demais formas savânicas por apresentar estrutura florestal e composição mista de espécies tipicamente florestais junto com espécies típicas do cerrado *stricto sensu*, além de espécies generalistas (Felfili *et al.*, 1994; Walter, 2006; Ribeiro & Walter, 2008; Mendonça *et al.*, 2008). O cerradão está associado a áreas de interflúvio, com solos bem drenados (i.e. não está associado a curso d'água como as matas de galeria e matas ciliares do bioma), mas, diferentemente das matas secas, não está associado a afloramentos calcários (Ab'Sáber, 2003; Felfili *et al.*, 2004; Ribeiro & Walter, 2008). Castro & Martins (1999) chamaram a atenção para dois tipos de cerradão fitogeograficamente distintos: os cerradões meridionais, que seriam mais florestais e teriam poucas conexões florísticas com o cerrado *lato sensu*, e os cerradões setentrionais, que seriam mais savânicos e floristicamente mais similares ao cerrado *sensu lato*, que foi por eles chamado de “cerradão de cerrado”.

Heringer *et al.* (1977) defenderam que boa parte da composição florística do cerradão advém da estreita vicariância com espécies amazônicas e atlânticas. Rizzini (1997) também destacou que cerca de 50% da flora do cerrado *stricto sensu* é derivada do cerradão (espécies peculiares). Neste sentido, ele evidenciou que o cerradão é um tipo de vegetação florestal cuja flora teria origem nas florestas Atlântica e Amazônica.

No entanto, estudos palinológicos posteriores demonstraram que a vegetação savânica do Cerrado é bastante antiga e teria sofrido contrações e expansões no período Quaternário (Ledru *et al.*, 1998; Ledru, 2002; Salgado-Laborieau, 2005). Durante períodos mais secos do Quaternário, as matas secas substituíram as florestas úmidas, especialmente nos períodos mais frios, provavelmente ligando as áreas secas da Caatinga, no Nordeste do Brasil, com a província do Chaco (Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000). Assim, existem evidências de ligações florísticas entre o cerrado e a rede de matas de galeria e florestas secas do Cerrado (Ratter *et al.*, 1973, 1978; Oliveira-Filho & Ratter, 1995), com um compartilhamento de espécies com a Mata Atlântica e a Floresta Amazônica, apoiando a teoria de uma distribuição mais ampla das florestas na região do Cerrado (Prado & Gibbs, 1993; Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Pennington *et al.*, 2000).

Alguns estudos fitogeográficos da flora lenhosa do cerrado *lato sensu* chamaram atenção para a atuação dos gradientes latitudinal e altitudinal na diferenciação da vegetação em distintos conjuntos florísticos (Ratter & Dargie, 1992; Castro & Martins, 1999; Ratter *et al.*, 2003; Durigan *et al.*, 2003). Entende-se que os gradientes latitudinal e altitudinal são gradientes indiretos que estão diretamente correlacionadas com a variação climática (Austin, 2002). Em escala macro (p. ex., em escala regional), variáveis climáticas (p. ex., temperatura e precipitação) são os principais condicionantes ambientais que atuam na distribuição de espécies e em padrões de diversidade (O'Brien *et al.*, 2000; Whittaker *et al.*, 2001). O clima, na verdade, traduz a dinâmica de água e energia que atua diretamente na regulação dos processos biológicos e na distribuição de espécies (O'Brien *et al.*, 2000). Assim, variáveis climáticas como a evapotranspiração potencial, que relaciona simultaneamente a radiação solar e a precipitação, apresentam uma elevada correlação com a distribuição e a riqueza de espécies (O'Brien, 1993; 1998; Currie, 1991; Trejo & Dirzo, 2002). Já em escalas micro e meso (escalas local e de paisagem), variáveis edáficas e fisiográficas têm papel preponderante na distribuição das espécies (Whittaker *et al.*, 2001).

A literatura conta com grande quantidade de estudos que relacionam a distribuição espacial de espécies vegetais com um conjunto de variáveis ambientais (Greig-Smith, 1983; Kent & Coker, 1992; ter Braak, 1995). Nesse sentido, métodos de ordenação e análise direta de gradientes são importantes ferramentas para este tipo de análise, pois são capazes de gerar ou testar hipóteses da relação entre a composição da vegetação e variáveis ambientais (Greig-Smith, 1983). Um dos maiores atributos das técnicas

multivariadas de ordenação da vegetação é a sua capacidade de selecionar, a partir da vasta quantidade possível e existente, um número-chave de variáveis ambientais que melhor descrevem a relação vegetação-ambiente (Greig-Smith, 1983). Assim, é possível detectar quais são as variáveis que merecem aprofundamento em futuras investigações.

Dentre as técnicas multivariadas para a análise da relação vegetação e ambiente, a análise de correspondência canônica (CCA) é uma das mais usadas e que apresenta melhores resultados (ter Braak, 1995). O objetivo principal deste método de ordenação canônico é detectar o principal padrão na relação entre espécies e o ambiente observado (ter Braak, 1995).

Apesar de existirem estudos que relacionam a variação da vegetação lenhosa do cerrado *lato sensu* com climáticas (p. ex., Furley & Ratter, 1988; Durigan *et al.*, 2003; Marimon-Junior & Haridasan, 2005; Lindoso, 2008; Moura, 2010), pouco se sabe ainda a respeito da variação do componente lenhoso do cerradão relacionada a variáveis climáticas. O objetivo do presente trabalho foi investigar a influência dos condicionantes climáticos na variabilidade florística do componente lenhoso do cerradão.

Material e métodos

O cerradão é uma formação florestal dentro do espectro de fitofisionomias do Cerrado (Ribeiro & Walter, 2008) com composição mista de espécies savânicas, florestais e generalistas (Felfili *et al.*, 1994; Ribeiro & Walter, 2008). Estruturalmente, apresenta 50% a 90% de fechamento do dossel, sendo dominado por árvores e arbustos do cerrado *stricto sensu* (p. ex., *Roupala montana* e *Caryocar brasiliense*), das matas de galeria e matas secas (p. ex., *Copaifera langsdorffii*, *Tapirira guianensis* e *Protium heptaphyllum*) e algumas generalistas (p. ex., *Tachigali vulgaris* e *Qualea grandiflora*). As árvores comumente alcançam alturas de 8 a 15 m, os arbustos, de 2 a 5 m, enquanto o estrato herbáceo é bem ralo ou inexistente (Goodland & Ferri, 1979; Oliveira-Filho & Ratter, 2002).

Para avaliar a influência de variáveis climáticas na distribuição da flora lenhosa do cerradão foi necessário amostrar áreas que abrangessem a variação climática dentro do contexto do Cerrado como um todo. Procurou-se não apenas amostrar este gradiente latitudinal-climático mas também porções do Cerrado em contato com outros biomas, bem como porções da área central (*core*), e com isso abranger diferentes unidades

fisiográficas e ecológicas (Cochrane *et al.*, 1985; Silva *et al.*, 2006). Assim, o presente estudo foi realizado em seis áreas de cerrado distribuídas em porções marginais e centrais (*core*) do bioma Cerrado (Figura 1 e Quadro 1): (1) Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) de cerrado em Brasília, DF; (2) Paracatu, MG; (3) Dois Irmãos de Buritis, MS; (4) Parque Estadual do Araguaia, em Novo Santo Antônio, MT; (5) Parque Nacional Sete Cidades, municípios de Brasileira e Piracuruca, PI; e (6) Rio da Conceição, TO. Doravante, a sigla de cada área referir-se-á ao estado em que foi amostrado (ou seja, DF, MG, MS, MT, PI e TO).

Tabela 1. Características das seis áreas estudadas no presente trabalho. Lat. = Latitude (graus decimais); Long. = Longitude (graus decimais); Alt. = altitude (m); T = temperatura média anual (°C) (fonte: INMET, 2010); P = precipitação média anual (mm) (fonte: INMET, 2010); UE = Unidades Ecológicas (*sensu* Silva *et al.*, 2006); Pos. Geog. = posição geográfica no bioma Cerrado.

Área	Local	Lat.	Long.	Alt.	T	P	UE	Sistema de terra	Pos. Geog.
1. DF	ARIE ¹ Brasília	-15.8624	-47.8206	1070	21	1500	1A	Chapada Pratinha	Área <i>core</i> (centro-norte)
2. MG	Paracatu ²	-17.4195	-46.6358	720	23,5	1450	1E	Paracatu	Área <i>core</i> (central)
3. MS	Dois Irmão de Buritis ³	-20.5218	-55.2739	260	23	1600	1E	Planície de Campo Grande	Sudoeste (perto do Pantanal)
4. MT	Parque Estadual Araguaia, Novo Santo Antônio	-12.1121	-50.8159	220	27*	1600*	4A	Depressão do Araguaia	Oeste (perto do bioma Amazônico)
5. PI	Parque Nacional Sete Cidades, Piracuruca	-4.0979	-41.7246	160	27,5	1250	3D	n.d.	Marginal nordeste (perto da Caatinga)
6. TO	Rio da Conceição	-11.4462	-47.1071	780	25,5*	1500*	2C	Terras Altas de Tocantins	Área <i>core</i> (central)

1. Área de Relevante Interesse Ecológico e parte da dissertação de mestrado de J.S. Silva; 2. Fazenda São Miguel, Área da CEMIG (Companhia de Energia do Estado de Minas Gerais) e trecho de cerrado perto da BR-040.; 3. Fazenda Taruama, da empresa de mineração MMX (do grupo EBX);

* fonte dos dados climáticos: Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005).

Dados de vegetação

Em cada uma das seis áreas de cerrado amostradas foram inventariadas dez parcelas de 20 × 50 m, totalizando 60 parcelas, seguindo o padrão adotado pelo projeto Biogeografia do bioma Cerrado (Felfili, *et al.*, 1994; 2001; 2007) e recomendado no

manual de parcelas permanentes dos biomas Cerrado e Pantanal (Felfili *et al.*, 2005). O critério de inclusão adotado para os indivíduos amostrados foi $D_{30} \geq 5$ cm (diâmetro a 30 cm do solo maior ou igual a 5 cm). A identificação do material botânico foi feita no campo ou com o uso de chaves analíticas e bibliografias especializadas para grupos taxonômicos, bem como por meio da comparação com exsicatas em herbário. A classificação taxonômica adotada seguiu o sistema *Angiosperm Phylogeny Group II* (APG II, 2003).

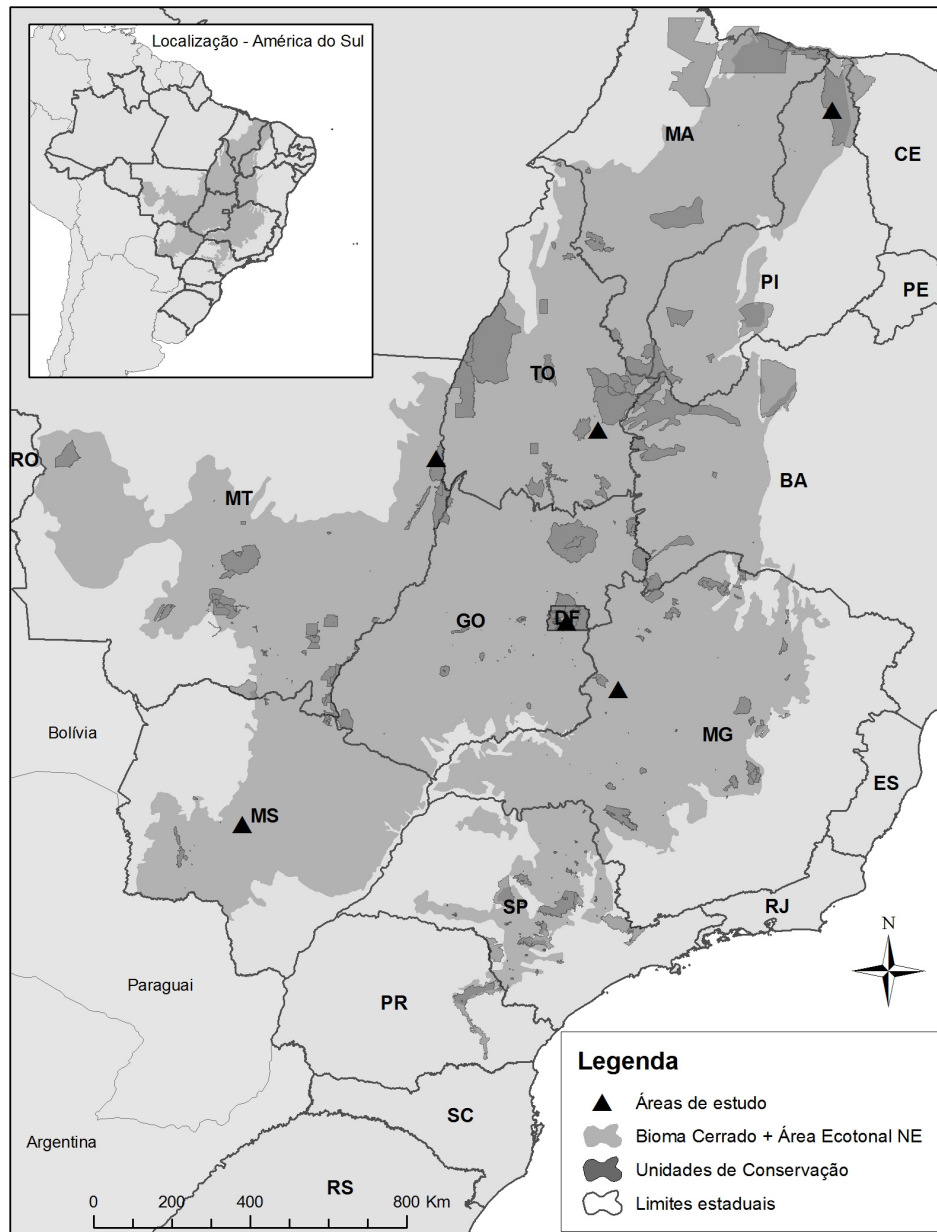


Figura 1. Localização das seis áreas de cerradão amostradas ao longo do bioma Cerrado, com destaque para a área de abrangência do bioma. Fonte: modificado de IBAMA (2010).

Dados ambientais

Os dados ambientais utilizados na análise da vegetação abrangem variáveis climáticas (regionais) e variáveis edáficas (locais). As variáveis climáticas foram obtidas a partir da base de dados Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005) em uma resolução espacial de 1 km, de onde foram extraídos os valores para cada amostra a partir do programa ARC-GIS versão 9.3. Assim, utilizamos 19 variáveis bioclimáticas (Tabela 2), que apresentam uma relação ecofisiológica mais importante do que apenas médias anuais (Kumar *et al.*, 2009). Também foram utilizados na análise a evapotranspiração potencial anual, e dos meses de fevereiro (auge da estação chuvosa) e agosto (auge da estação seca), obtidos a partir da base de dados da USGS onde também adquirimos dados de declividade do terreno a partir de um modelo digital de terreno com 1 km de resolução espacial (disponível em <http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index/html>). Dados de altitude foram obtidos a partir de medições no campo utilizando-se um aparelho GPS com sensor de alta sensibilidade.

Análise de dados

Para análise das interações entre a vegetação e as variáveis ambientais foi realizada a Análise de Correspondência Canônica (CCA) (ter Braak, 1986), utilizando-se o programa CANOCO for Windows versão 4 (ter Braak & Smilauer, 1999), que é uma técnica de ordenação de análise direta de gradientes (Kent & Coker, 1992). A matriz de vegetação é composta pelas espécies inventariadas por cada área, com suas respectivas densidades. Espécies que não foram identificadas até o nível de espécie foram retiradas da análise, pois não contribuem para a distinção de padrões ecológicos.

A matriz de dados ambientais consistiu nas variáveis climáticas, altitude e declividade (Tabela 2). Em virtude da natureza diversa das variáveis, que representa distintas ordens de grandeza, optamos por transformar os dados $\ln(N + 1)$, onde N é o valor da variável, seguindo sugestão de ter Braak (1995). Para evitar erros de análise e interpretação, as variáveis auto-correlacionadas com valores de fator de inflação e redundância superiores a 20 e pouco correlacionadas com os eixos de ordenação (coeficiente de correlação $< 0,3$) foram removidas das análises (Kent & Coker, 1992; Leps & Smilauer, 2003). Esta correção procurou evitar os erros relacionados ao efeito de arco no segundo eixo (Kent & Coker, 1992). Assim, as seguintes variáveis foram utilizadas na análise final: estacionalidade da precipitação (bio15), evapotranspiração e

latitude. O grau de significância da ordenação dos eixos foi avaliado pelo teste de permutação de Monte Carlo com 500 repetições (ter Braak, 1995).

Complementarmente, uma análise de classificação foi realizada usando-se o método TWINSpan (*Two Way Indicator Species Analysis*), a partir do programa PC-ORD 4.0 (McCune & Mefford, 1997), que classifica as espécies em função das parcelas e as parcelas em função das espécies (Kent & Coker, 1992). Nesta análise, o conjunto de amostras passa por uma série de divisões dicotômicas, destacando a ocorrência de espécies indicadoras e preferenciais. Nesta análise foi utilizada a mesma matriz de espécies usada na análise CCA e foram adotados os níveis de corte de 0, 2, 5 e 10 (Kent & Coker, 1992).

Resultados

O teste de Monte Carlo para a Análise de Correspondência Canônica das espécies revelou que os gradientes dos principais eixos são significativamente diferentes de um processo randômico ($F = 1,515$ e $P\text{-value} = 0,04$). A soma de todos os autovalores (inércia total) foi de 2,413.

Os três primeiros eixos da CCA apresentaram elevados autovalores (Tabela 3) e explicaram em conjunto 69,4% variância total dos dados, sendo que foram produzidas elevadas correlações espécie-ambiente nos quatro eixos principais: 0,987; 0,991; 0,954; 0,987.

Das três variáveis utilizadas na análise, a estacionalidade da precipitação (bio15) está correlacionada positivamente ao primeiro eixo (0,9036). Evapotranspiração potencial anual está correlacionada positivamente ao primeiro eixo (0,5308) e negativamente ao segundo eixo (-0,8342). Latitude está negativamente correlacionada ao primeiro eixo (-0,9806).

A CCA indicou a separação das parcelas da área PI relacionada positivamente com o primeiro eixo, ou seja, o gradiente de estacionalidade climática (Figura 2). Portanto, no lado direito da ordenação do primeiro eixo estão as parcelas da área PI na porção mais extrema, e algumas parcelas MT também à direita, influenciadas por uma variável com mais peso no segundo eixo (evapotranspiração potencial anual). Próximo ao centro do primeiro eixo estão concentradas as áreas TO e MT. No lado esquerdo da ordenação horizontal (1º eixo) estão, no extremo, as parcelas da área MS, algumas parcelas MG e, mais perto do centro, as parcelas da área DF e o restante das parcelas

MG. Portanto, o primeiro eixo representa um gradiente latitudinal (relacionado à variação climática) representada pela variável latitude, com as parcelas das áreas do PI e MS em extremos opostos.

Tabela 3. Parâmetros diagnósticos da Análise de Correspondência Canônica (CCA) das variáveis ambientais e sua importância para explicar significativamente a variância da matriz de abundância das espécies vegetais amostradas nas seis áreas de cerrado

Eixos	1	2	3	4	Inércia Total
Autovalores	0,630	0,584	0,461	0,449	2,413
Correlação espécies-ambiente	0,987	0,991	0,954	0,00	
Variância cumulativa percentual:					
dos dados de espécies	26,1	50,3	69,4	88,0	
da relação espécies-ambiente	37,6	72,5	100,0	0,0	
Soma de todos os autovalores					2,413
Soma de todos os autovalores canônicos					1,675

A distribuição de espécies relacionadas às variáveis ambientais evidenciou padrões distintos. No primeiro eixo, no lado direito, um grupo de espécies exclusivas a área PI está associado à maior estacionalidade pluviométrica (bio13): *Combretum mellifluum*, *Campomanesia aromatica*, *Parkia platycephala*, *Ephedranthus pisocarpus*, *Stryphnodendron coriaceum*, *Copaifera coriacea* e *Ouratea cearensis* (Figura 3). Do outro lado deste eixo, relacionado à menor estacionalidade pluviométrica, destaca-se um conjunto de espécies associado às parcelas da área MS: *Vatairea macrocarpa*, *Handroanthus impetigosus*, *Anadenanthera falcata*, *Callisthene minor*, *Buchenavia tomentosa* e *Bauhinia rufa*. Destas, apenas *V. macrocarpa* não é exclusiva da área MS, tendo ocorrido, porém, com densidade superior do que em outras áreas.

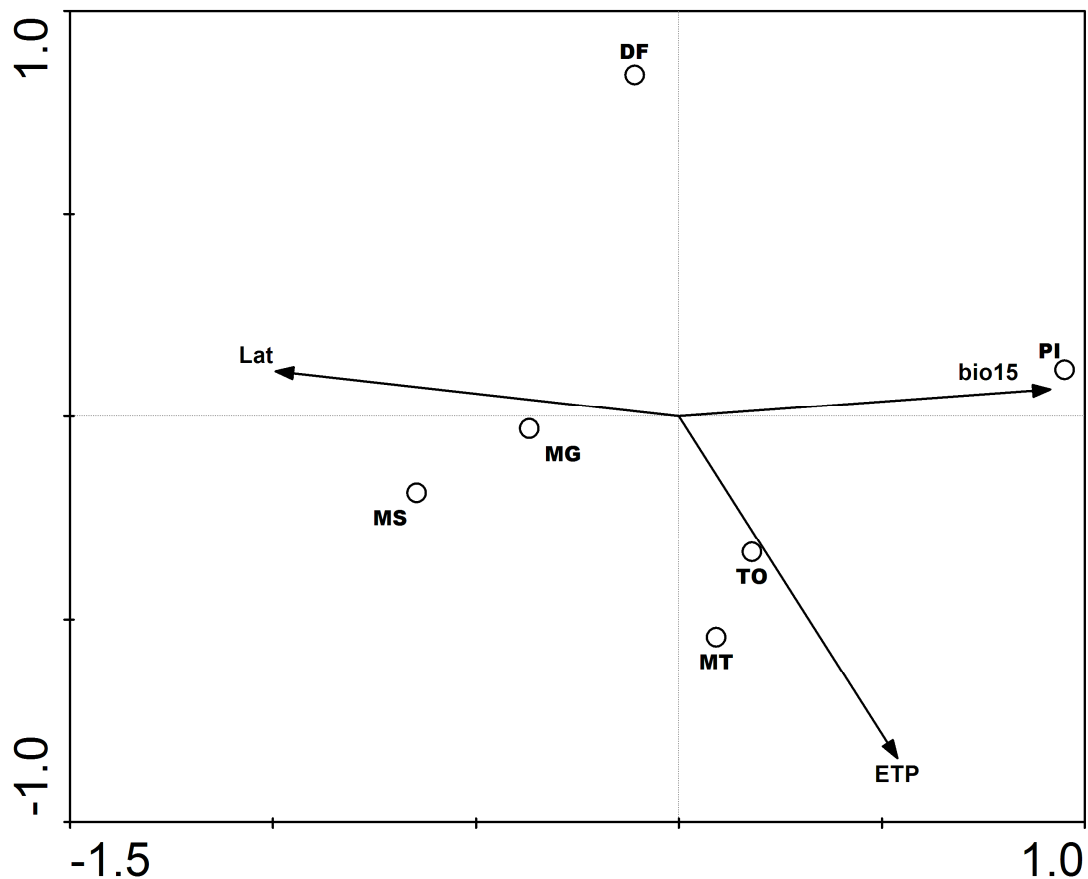


Figura 2. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de correspondência canônica (CCA), usando o método de plotagem *biplot scaling*, das parcelas amostradas nas seis áreas de cerradão relacionadas às variáveis ambientais. bio15 = estacionalidade da precipitação; ETP = evapotranspiração potencial anual; Lat = latitude.

Outro grupo grande de espécies ocorreu próximo ao centro dos dois eixos, indicando certa indiferença quanto à sua preferência por alguma condição ambiental. Entre estas espécies destacam-se *Qualea grandiflora*, *Qualea parviflora*, *Bowdichia virgilioides*, *Caryocar brasiliense*, *Roupala montana* e *Myrcia splendens*. Destas, apenas *Myrcia splendens* não foi destacada como sendo amplamente distribuída no bioma (Ratter *et al.*, 2003), mas apresentando preferência por ambientes florestais e ocorrendo em diversos tipos de florestas (Mendonça *et al.*, 2008). As demais espécies estão associadas de alguma maneira aos dois eixos e, geralmente, ocorrem em mais de uma das áreas de estudo, formando um agrupamento de espécies não associadas a uma das áreas, tampouco ocorrendo no centro dos eixos.

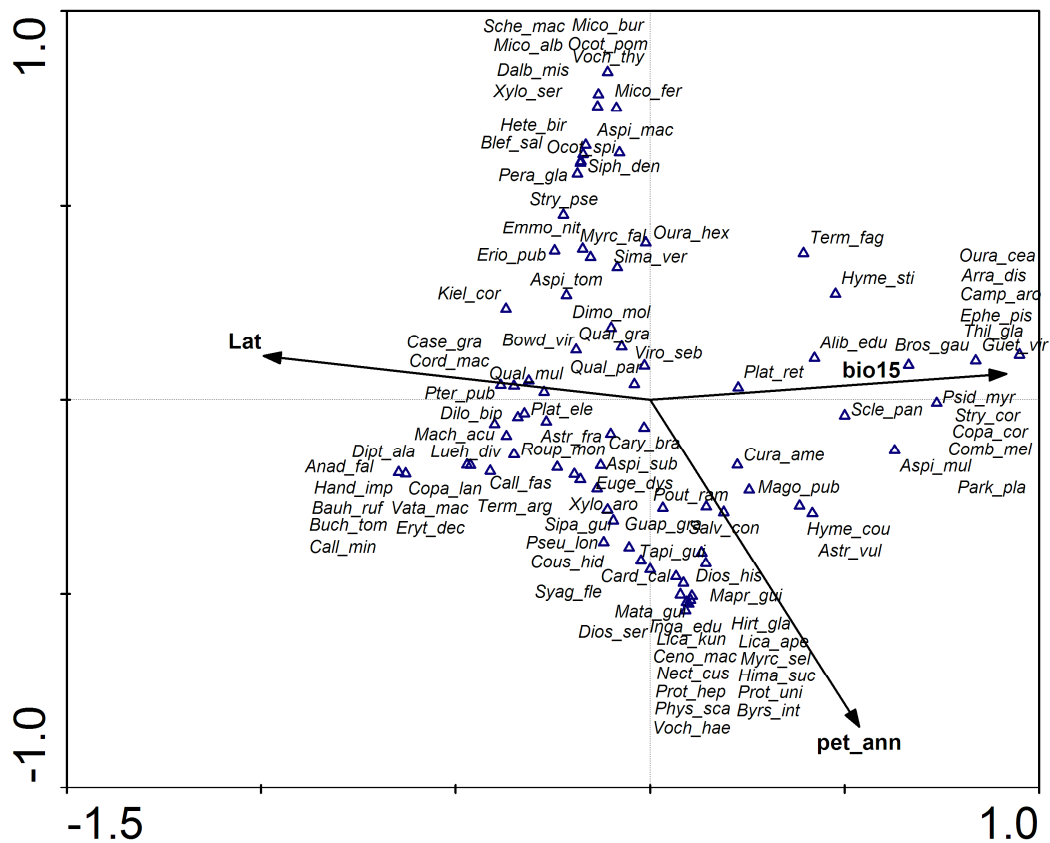


Figura 3. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de correspondência canônica (CCA), usando o método de plotagem *biplot scaling*, das espécies* amostradas nas seis áreas de cerradão relacionadas às variáveis ambientais. As espécies estão abreviadas com as quatro primeiras letras do gênero junto com as três primeiras letras do epíteto específico (Anexo; Tabela 1). Al = teor de alumínio no solo; Argila = porcentagem de argila no solo; bio15 = estacionalidade da precipitação; P = teor de fósforo no solo; pet_ann = evapotranspiração potencial anual. * Seleccionamos apenas as 100 espécies mais abundantes para serem representadas no diagrama para evitar que o diagrama fique confuso.

Complementarmente, na classificação realizada através do método TWINSPLAN (Figura 4), todas as divisões apresentaram autovalores acima de 0,45. As divisões do TWINSPLAN estão muito próximas da separação das áreas de acordo com a CCA. Assim, PI foi a área mais distinta das demais, separando-se na primeira divisão. As espécies indicadoras para a área PI foram: *Anacardium occidentale*, *Parkia plathycephala* e *Stryphnodendron coriaceum*. As áreas MT e TO destacaram-se das demais áreas (DF, MG e MS), apresentando as seguintes espécies indicadoras: *Tapirira guianensis* e *Hirtela glandulosa*. A divisão subsequente separou as parcelas DF das parcelas MS, com a fragmentação das parcelas da área MG, sendo uma parte associada

à área DF e outra parte à área MS. A espécie indicadora da área DF foi *Miconia burchelli* e da área MS, *Buchenavia tomentosa*.

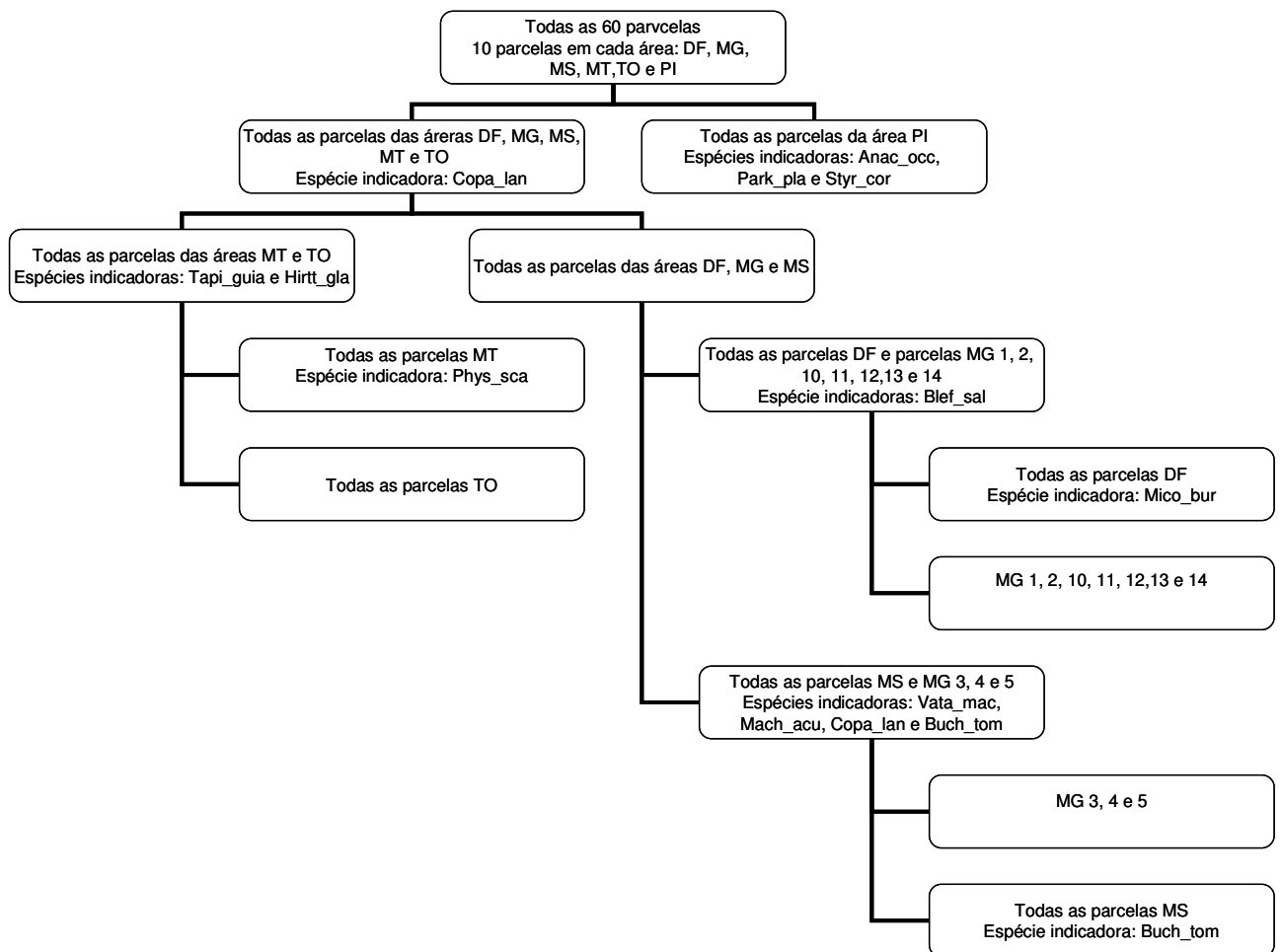


Figura 4. Divisão hierárquica das parcelas das seis áreas de cerrado amostradas (DF, MG, MS, MT, TO e PI) pelo método TWINSpan, com as espécies indicadoras de cada divisão.

Discussão

O teste de Monte Carlo indicou significância de todos os eixos canônicos mostrando que a CCA tem poder significativo ($< 0,05$) de explicação e elucidação dos padrões vegetação-solo para os dados de abundância de espécies arbóreas do cerrado com variáveis climáticas e edáficas. Os primeiros eixos representam gradiente longo, o que significa elevada substituição de espécies (*turnover*) ao longo dos gradientes (ter Braak, 1995).

A porcentagem cumulativa de variância da relação espécies-ambiente dos três primeiros eixos foi bastante elevada: 100%. No entanto, a correlação explica apenas

69,4% da variância total da matriz de dados. Isso mostra que há uma quantidade considerável de ruído interferindo nos dados, e uma elevada proporção da variância permanece sem explicação, o que é um padrão comum e que, ainda assim, apresenta elevado grau de explicação (ter Braak, 1986). Estes baixos valores de variância percentual dos dados de espécie são comuns em outros trabalhos (Espírito-Santo *et al.*, 2002; Dalanesi *et al.*, 2004; Pinto *et al.*, 2005; Lindoso, 2008; Moura, 2010) e não prejudicam a significância da relação vegetação-solo, pois foram produzidas elevadas correlações espécie-ambiente nos quatro eixos principais (acima de 0,9 para todos os eixos canônicos), o que indica elevado significado ecológico da relação entre as espécies arbóreas do cerradão e as variáveis climáticas e edáficas (ter Braak, 1995).

Analisando os dois primeiros eixos da CCA, podemos destacar dois gradientes ambientais emergentes: primeiro, o gradiente horizontal associado à estacionalidade climática e latitude; segundo, o gradiente vertical associado a um gradiente de evapotranspiração (que está vinculado à dinâmica água-energia). Assim, fica evidente a importância de variáveis de escala regional (climática) na distribuição da vegetação lenhosa do cerradão.

O primeiro eixo indicou gradiente latitudinal-climático que representa parte significativa da variação dos dados. De maneira geral, a distribuição de espécies é limitada pela capacidade de tolerar condicionantes ambientais prevaletentes (O'Brien *et al.*, 2000). Em escala macro (p. ex., regional, distâncias > 100 km), estes condicionantes ambientais são principalmente fatores climáticos e a dinâmica hídrica-energética, além da atuação de barreiras físicas e do tempo (O'Brien *et al.*, 2000; Whittaker *et al.*, 2001). O clima, na verdade, é uma maneira indireta de aferir a dinâmica de água-energia que regula os processos biológicos (p. ex., fotossíntese) e varia principalmente de acordo com um gradiente latitudinal (por causa da inclinação do eixo da terra e seu efeito na interceptação de insolação na superfície terrestre), mas também está relacionado a fatores secundários, como altitude e variáveis fisiográficas (O'Brien *et al.*, 2000).

A estacionalidade pluviométrica foi a variável climática que melhor representou o gradiente ambiental do primeiro eixo, sendo que separou as parcelas da área PI das demais, estando positivamente correlacionada com uma estacionalidade pluviométrica mais elevada. No entanto, não apenas a quantidade de precipitação mas também a sua distribuição ao longo do ano (estacionalidade) estão entre as principais características que afetam a distribuição da vegetação em ampla escala (Durigan *et al.*, 2003; Lindoso, 2008; Lomolino *et al.*, 2010; Moura, 2010). Castro & Martins (1999) destacaram

gradiente de deficiência hídrica no solo relacionado à temperatura e à precipitação, no sentido nordeste-sudeste, exercendo influência na distribuição de espécies lenhosas do cerrado *lato sensu*. Assim, a região nordeste do bioma Cerrado apresenta deficiência hídrica mais acentuada por causa das temperaturas mais elevadas e do menor índice pluviométrico, destacando o Nordeste como supercentro de biodiversidade, separado dos centros de diversidade da região central e do Sudeste (Castro & Martins, 1999). Esta porção marginal do bioma não apenas apresenta uma quantidade menor de chuva anual, mas é muito concentrada nos poucos meses úmidos com estacionalidade mais marcada, o que significa um período seco mais prolongado.

Os dados de precipitação do mês mais úmido (bio13; Tabela 2) confirmam este padrão com a área PI apresentando valor mais elevado em comparação com as outras áreas. Portanto, seguindo esta divisão, a área PI pertenceria ao supercentro de biodiversidade do Nordeste, as áreas DF, MG, MT e TO pertenceriam ao supercentro do Planalto Central e a área MS pertenceria ao supercentro Meridional (Castro & Martins, 1999). Esta divisão corrobora com a separação das seis áreas de cerradão no primeiro eixo da CCA.

Castro & Martins (1999) também destacaram a altitude como uma variável importante na diferenciação da vegetação lenhosa do Cerrado *lato sensu*. No entanto, sabe-se que a altitude, que representa variação na topografia, nada mais é que uma variável indireta que está associada a mudanças na temperatura e ao regime pluvial (O'Brien *et al.*, 2000; Austin, 2002). Ratter & Dargie (1992) já haviam apontado importante gradiente latitudinal e, secundariamente, gradiente longitudinal na distribuição de espécies lenhosas no Cerrado – assim como altitude, latitude e longitude são variáveis indiretas, sem efeito fisiológico na vegetação, representando a variação climática, especialmente temperatura e precipitação (Austin, 2002). Portanto, a associação da altitude com a distribuição de espécies, como apontada por Castro & Martins (1999), representa uma correspondência com a variação climática, associada a variações altitudinais. Assim fica evidente a importância de variáveis climáticas (diretas ou indiretas) na distribuição da vegetação lenhosa do cerrado *lato sensu*, padrão esse seguido pela vegetação do cerradão nas áreas estudadas.

Outros estudos destacaram a importância de variáveis climática na distribuição de espécies lenhosas no bioma Cerrado (Ratter *et al.*, 2003; Durigan *et al.*, 2003). Ratter *et al.* (2003), apesar de não medir diretamente variáveis ambientais, corrobora com a noção de gradiente latitudinal-climático, em que a vegetação lenhosa do Cerrado foi

dividida em regiões florísticas, com separação entre as áreas do nordeste, centro, centro-oeste e sul-sudeste. Na escala do estado de São Paulo, Durigan *et al.* (2003) destacam o clima, especialmente a duração da estação seca, e a temperatura como importantes fatores na diferenciação de dois tipos de vegetação de Cerrado: um mais aberto e outro formado predominantemente por cerradão. Oliveira-Filho & Ratter (1995), ao analisarem as formações florestais do Brasil Central, inferiram, a partir da análise indireta de gradientes (DCA), um gradiente latitudinal, separando as amostras localizadas próximo ao equador, e um segundo gradiente de estacionalidade pluviométrica, atuando na diferenciação de distintos conjuntos florestais. Os presentes resultados mostram, ainda, a importância da estacionalidade climática na diferenciação da composição florística em uma mesma fitofisionomia, neste caso o cerradão.

A separação das áreas obtidas nos eixos de ordenação corrobora com os grupos florísticos propostos por Ratter *et al.* (2003) a partir da análise de TWINSpan. Assim, a área PI representa o grupo 4 (Nordeste), a área DF representa o grupo 3 (região central, DF), a área MG representa o grupo 2 (centro e oeste de MG) e as áreas MS, MT e TO representam os grupos 5 e 7 (que abrangem o leste de MT, o noroeste de MS, o centro-sul de TO e o oeste de GO). Assim, quando analisada separadamente, a vegetação lenhosa do cerradão apresenta padrão fitogeográfico de distribuição de espécies semelhante ao encontrado para o cerrado *lato sensu*. Destaca-se ainda a proximidade no diagrama biplot de algumas parcelas das áreas MG e MS que pertencem à mesma unidade ecológica 2A, o que indica a importância da variação fisiográfica (p. ex., características geomorfológicas, topografia, drenagem) na distribuição da vegetação (Silva *et al.*, 2006).

A evapotranspiração potencial anual (ETP), que pode ser considerada uma medida pouco precisa da energia ambiental disponível (Townsend *et al.*, 2008), representa simultaneamente a quantidade de energia solar incidente e a quantidade possível de água perdida pela evaporação do solo ou pela transpiração da vegetação em uma situação hipotética de disponibilidade ilimitada de água (O'Brien *et al.*, 1998; Krebs, 2009). Estudos recentes (O'Brien, 1993; 1998; Currie, 1991; Trejo & Dirzo, 2002) mostram uma correlação positiva da evapotranspiração com o aumento da riqueza de espécies de plantas lenhosas e de vertebrados. No presente estudo a distribuição da área MT foi influenciada pela evapotranspiração potencial anual. Ao mesmo tempo, o padrão de maior riqueza associado à maior ETP também foi detectado para o cerradão, já que a área MT foi a área com maior riqueza de espécies, seguindo o padrão encontrado em

outros estudos (O'Brian, 1993; 1998; Currie, 1991; Trejo & Dirzo, 2002). Assim essa variável, além de estar associada à riqueza elevada, também interfere na distribuição das espécies de cerrado no bioma Cerrado.

No primeiro eixo, as espécies que ocorreram associadas à área PI e à estacionalidade pluviométrica (p. ex., *Combretum mellifluum*, *Campomanesia aromatica*, *Parkia platycephala*, *Ephedranthus pisocarpus*, *Stryphnodendron coriaceum*, *Copaifera coriacea* e *Ouratea cearensis*) foram destacadas como preferenciais ao cerrado marginal do Nordeste (Castro *et al.*, 1998). Lindoso (2008) destacou estas espécies como importantes na vegetação lenhosa do Parque Nacional Sete Cidades, estando associadas a índices pluviométricos mais baixos e temperatura média mais elevada. Portanto, estas espécies apresentam preferência por ambientes mais secos e quentes, ao mesmo tempo que apresentam afinidades com a vegetação da Caatinga (Castro *et al.*, 1998).

Perto do centro dos dois eixos posicionaram-se algumas espécies generalistas ou de ampla distribuição no bioma. Algumas destas espécies são comuns nas formações savânicas, como *Qualea grandiflora*, *Qualea parviflora*, *Caryocar brasiliense*, e outras são comuns em formações florestais, como *Myrcia splendens* e *Virola sebifera*. Estas espécies ocorreram em pelo menos metade das áreas estudadas, indicando ser o conjunto de espécies comum à fitofisionomia cerrado ao longo de todo o bioma. Sendo assim, em futuras práticas de manejo e recuperação de áreas degradadas de cerrado este conjunto de espécies poderá ser indicado para iniciar o processo de recuperação em conjunto com espécies florestais e savânicas típicas da região de interesse para a recuperação.

A análise TWINSPAN apresentou similaridades importantes com os resultados da análise CCA. Primeiramente, ambas as análises distinguiram o cerrado do Piauí das demais áreas inventariadas. Assim, este resultado corrobora de maneira ainda mais robusta o que Castro & Martins (1999) já haviam indicado sobre a importância e separação da flora lenhosa do cerrado do Piauí. As espécies indicadoras desta primeira divisão do TWINSPAN também foram destacadas pela análise CCA, ocorrendo no extremo do primeiro eixo representado pelo gradiente climático. A segunda divisão da TWINSPAN, que separou as áreas MT e TO das restantes, corrobora com a CCA, associadas positivamente ao segundo eixo (gradiente edáfico e dinâmica água-energia). *Tapiria guianensis* e *Hirtela glandulosa* são espécies florestais, a primeira comum às diversas formações florestais no bioma todo, sendo destacada como importante para o

cerradão (Oliveira-Filho & Ratter, 1995), e a segunda, espécie indicadora dos cerradões distróficos do Mato Grosso (Ratter, 1971; 1987; Ratter *et al.*, 1973; 1978). A TWINSpan separou a área MG em dois conjuntos, um mais associado à área DF e outro, à área MS. Esse padrão é visível, em menor grau contudo, no diagrama da CCA. Assim, a TWINSpan serviu para confirmar o padrão detectado pela CCA e indicar as espécies importantes em cada divisão.

Conclusões

A vegetação lenhosa do cerradão apresentou-se heterogênea com a variação da composição florística nitidamente associada a dois gradientes ambientais. O primeiro gradiente foi representado pelo primeiro eixo canônico, com maior autovalor e, portanto, maior poder de explicação. Este primeiro eixo representa gradiente climático-latitudinal, diretamente associado à variação latitudinal das áreas estudadas. A área de estudo do Piauí se separou das demais áreas em um dos extremos do primeiro eixo, e a área de estudo do Mato Grosso do Sul se destacou no outro extremo do gradiente. A variável climática associada a este gradiente foi a estacionalidade pluviométrica, corroborando com outros estudos de distribuição da vegetação no Cerrado que destacaram a estacionalidade climática como um dos principais fatores que influenciam a diferenciação da vegetação. A separação do cerradão do Piauí confirmou o seu destaque em comparação às outras áreas, corroborando com estudos prévios que indicam esta porção do bioma como apresentando um conjunto florístico único, separado do Planalto Central e das porções meridionais do bioma.

Portanto, o padrão geral climático-latitudinal da distribuição da flora lenhosa do cerradão corrobora com o padrão geral encontrado para o cerrado *lato sensu*. A flora do nordeste do bioma destacou-se das demais, com uma quantidade grande de espécies restritas.

Anexo: Tabela 2. Variáveis ambientais consideradas na CCA, com as médias e desvio padrão, amostradas nas seis áreas estudadas (representadas por sua siglas). Temperatura em °C.

Variáveis ambientais	DF		MG		MS		MT		PI		TO	
	média	DP	média	DP	média	DP	média	DP	média	DP	média	DP
Temperatura média anual (Bio1)	20,8	0,03	22,9	1,10	24,1	0,05	27,1	0,12	26,3	0,15	25,4	0,00
Amplitude diurna média de temperatura (Bio2)	11,3	0,00	12,3	0,05	11,8	0,00	12,1	0,07	11,7	0,00	12,5	0,00
Isotermalidade (Bio3)	71,1	0,32	70,6	1,43	67,0	0,00	72,5	0,53	75,0	0,00	70,1	0,32
Estacionalidade da temperatura (SD × 100) (Bio4)	108,1	0,09	139,0	1,19	200,9	0,86	84,0	1,46	82,9	0,69	72,7	0,96
Temperatura máxima do mês mais quente (Bio5)	27,7	0,03	30,4	0,98	31,9	0,03	34,8	0,05	34,4	0,15	34,1	0,00
Temperatura mínima do mês mais frio (Bio6)	12,0	0,00	13,1	1,18	14,5	0,05	18,3	0,16	19,0	0,14	16,4	0,03
Amplitude anual da temperatura (Bio7)	15,7	0,03	17,4	0,21	17,4	0,03	16,6	0,14	15,5	0,04	17,7	0,03
Temperatura média do quartil mais úmido (Bio8)	21,3	0,03	23,7	1,12	26,0	0,05	27,6	0,13	25,6	0,17	25,2	0,03
Temperatura média do quartil mais seco (Bio9)	19,6	0,03	21,7	0,98	21,4	0,05	25,9	0,14	26,9	0,29	25,0	0,00
Temperatura média do quartil mais quente (Bio10)	21,6	0,00	24,1	1,15	26,0	0,05	27,9	0,09	27,4	0,16	26,4	0,00
Temperatura média do quartil mais frio (Bio11)	19,0	0,00	20,8	1,08	21,2	0,05	25,8	0,15	25,5	0,14	24,5	0,00
Precipitação média anual (Bio12) mm/ano	1626,4	5,06	1334,7	26,95	1423,4	0,52	1622,1	7,78	1412,8	15,77	1519,1	0,32
Precipitação do mês mais úmido (Bio13) mm/ano	275,7	0,95	246,3	12,46	233,0	0,00	273,0	1,05	346,5	2,55	279,0	0,00
Precipitação do mês mais seco (Bio14) mm/ano	7,0	0,00	14,0	5,21	30,0	0,00	3,0	0,00	7,6	0,52	3,0	0,00
Estacionalidade da precipitação (CV) (Bio15)	76,0	0,00	72,7	7,51	52,3	0,48	79,4	0,52	99,6	0,84	82,0	0,00
Precipitação do quartil mais úmido (Bio16) mm/ano	795,8	3,79	653,5	37,67	604,0	0,82	789,8	3,91	888,8	5,75	771,9	0,32

Precipitação do quartil mais seco (Bio17) mm/ano	33,0	0,00	52,3	17,07	116,0	0,00	15,3	0,48	34,3	1,49	14,0	0,00
Precipitação do quartil mais quente (Bio18) mm/ano	460,6	1,26	562,2	12,78	594,4	3,89	427,2	10,78	69,6	26,29	162,0	0,00
Precipitação do quartil mais frio (Bio19) mm/ano	52,0	0,00	72,5	20,79	181,0	0,00	35,9	1,52	502,2	11,34	37,0	0,00
Elevação (m)	1074,1	0,32	719,6	165,64	258,3	6,25	216,6	3,34	161,8	6,65	774,3	21,01
Evapotranspiração potencial anual mm/ano	1536,4	1,90	1691,4	43,87	1695,4	0,97	1880,9	3,28	1862,5	4,30	1841,6	2,37
Evapotranspiração potencial agosto mm/ano	127,0	0,00	135,5	2,68	119,9	0,32	164,5	0,53	167,9	0,57	164,8	0,42
Evapotranspiração potencial fevereiro mm/ano	131,9	0,32	150,4	4,65	157,0	0,00	151,4	0,84	140,2	0,42	143,8	0,42
Umidade Relativa (%)	68,0	0,00	70,0	0,00	72,0	0,00	74,3	0,48	70,0	0,00	70,0	0,00
Declividade (graus)	0,2	0,00	0,2	0,02	1,0	0,09	0,1	0,09	0,3	0,22	2,1	0,10

Modelagem da distribuição potencial do cerradão, uma fisionomia ameaçada do bioma Cerrado: abordagens de comunidade x espécies dominantes

RESUMO – Existe um consenso geral entre os estudiosos de que a região do Cerrado do Brasil, uma savana tropical rica, está sob intensa transformação do uso do solo, por causa da expansão cada vez maior de terras agropastorais. Apesar dos esforços recentes de suprimir a falta de conhecimento da biodiversidade do Cerrado com a identificação de mais de 12 mil espécies vasculares para o bioma Cerrado, pouco se sabe sobre a distribuição das espécies e de algumas fitofisionomias. O cerradão, uma formação florestal de interflúvio, de composição mista de espécies de savana e floresta, está entre os habitats mais raros e ameaçados do bioma Cerrado. O objetivo do presente trabalho é entender quais são as variáveis ambientais associadas à distribuição do cerradão em uma escala regional e mapear sua distribuição potencial. Foram utilizadas 42 amostras de cerradão, com dados a partir de parcelas de 20 × 50 m e dados da literatura, ao longo de todo o bioma. Usamos Maxent para modelar a distribuição potencial de cerradão, em virtude de seu bom desempenho com dados de presença. Um conjunto de 21 variáveis ambientais foi usado no modelo final: variáveis climáticas (ETP, precipitação, temperatura), fisiográficas (altitude, declividade, acumulação de fluxo) e índices de vegetação (EVI, NDVI). Para avaliar o desempenho do modelo, foram utilizados os testes de AUC, taxas de omissão e ganho. Em geral, o modelo do cerradão apresentou AUC alto (0,893), ganho alto (1,558) e baixa taxa de omissão (0,14), indicando um modelo com boa performance. Variáveis climáticas e fisiográficas, especialmente a estacionalidade da precipitação e o índice de acumulação de fluxo, foram importantes descritores da distribuição do cerradão em escala regional. A área total prevista como adequada (9% do bioma Cerrado) foi considerada alta, mas em conformidade com antigas descrições do bioma, anteriores à intensificação do uso do solo. Evidências das flutuações climáticas do passado têm mostrado uma cobertura mais elevada de floresta no bioma no passado recente, antes da intensificação do fogo antrópico, ao passo que estudos recentes apontam evidências da expansão florestal em ambientes com supressão do fogo. Estas evidências indicam que uma maior cobertura de cerradão é plausível sob as atuais condições ambientais. Nossos resultados apoiam a hipótese de que o cerradão é uma formação florestal que serviu como refúgio para espécies florestais em períodos mais secos e para espécies do Cerrado em períodos mais úmidos, com uma distribuição mais ampla no passado recente. No entanto, claras evidências palinológicas de cobertura de vegetação de savana ao longo do Quaternário refutam a hipótese de que toda a vegetação do Cerrado é uma derivação recente da degradação da vegetação florestal.

Palavras-chave: modelagem Maxent – modelagem bioclimática – cerradão – bioma Cerrado – distribuição potencial

ABSTRACT – There is general agreement among scientists that the Cerrado region of Brazil, a species rich tropical savanna, is under intense land conversion pressure, due to the evermore expansion of agro-pastoral lands. Although the challenges of the ‘Linnean shortfall’ have been greatly overcome with the description of more than 12 thousand vascular species for the Cerrado, there is still much to be understood regarding their distribution and ranges. The cerradão, a unique upland forest formation with mixed

composition of savanna and forest species, is among the rarest and most threatened habitats of the Cerrado biome. Our aim is to understand which environmental variables are mostly associated with the biogeographic distribution of the cerradão vegetation in a regional scale and to map its potential (original) distribution. We used 42 samples of cerradão, as presence-only data from 20 × 50 m plots and data from literature, throughout the whole Cerrado biome. A set of 21 environmental variables, ranging from climatic (PET, precipitation, temperature), physiographic (altitude, slope, flow accumulation) and vegetation indices (EVI, NDVI), was used in the final model. We used Maxent, to model the cerradão potential distribution due to its high performance with presence-only data sets. AUC, Omission rates and test gain were used to assess model performance. Overall the model for the cerradão vegetation presented a high AUC (0.893) and high Test gain (1.558) and low OR (0.14), rendering a good performing model. Climatic and physiographic variables, namely precipitation seasonality and flow accumulation index, were important descriptors for cerradão distribution at the regional scale. The total area predicted as suitable (9% of the Cerrado biome) was considered high, although in accordance to past descriptions for the biome, previous to the intensification of land use. Evidence of past climatic fluctuations have shown a higher forest cover in the biome in recent past, before intensification of human induced fire together with evidence of current forest expansion under fire suppressed environments, lead us to conclude that a higher cover of cerradão is plausible under current climatic conditions. Our results support the hypothesis that cerradão is a unique forest formation that served as refuge for forest species in drier periods and refuge for savanna species in more humid periods with a broader distribution in the recent past. However, clear palinological evidence of savanna cover in through out the Quaternary refutes the hypothesis that all savanna vegetation is a recent derivation of forest vegetation degradation.

Keywords: species distribution modelling, bioclimatic modelling, Maxent, *cerradão*, Cerrado biome

Introdução

O Cerrado é um bioma complexo composto por diferentes tipos de vegetação. Ocupa uma área de 204,7 milhões de hectares na porção central do Brasil (Sano *et al.*, 2010). Muitos autores subdividiram a vegetação do bioma Cerrado em diferentes fitofisionomias (por exemplo, Eiten, 1983; Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Coutinho, 1978; Rizzini, 1997; Ribeiro & Walter, 2008). Uma das subdivisões mais recentes é a de Ribeiro & Walter (2008), que o dividiu em três grandes grupos: as formações campestres, as formações savânicas e as formações florestais. Essa classificação representa claras variações na estrutura e fisionomia da vegetação que vão de Campo Limpo ao modelo clássico de savana, com a coexistência de gramíneas e árvores (conhecida como cerrado *stricto sensu*), passando por florestas (o chamado cerradão). O cerradão é composto de uma mistura de espécies comumente encontradas no cerrado

stricto sensu, matas de galeria e matas secas. Estas comunidades vegetais formam um mosaico complexo, refletindo mudanças graduais de clima e mudanças bruscas de solo e características geomorfológicas (Silva *et al.*, 2006).

A modernização das técnicas agrícolas (mecanização extensiva) e a concomitante expansão da fronteira agrícola brasileira intensificaram a conversão de comunidades do Cerrado em paisagens agropastoris. Este processo é elogiado tanto pelo governo brasileiro como pelos economistas (Parker, 2010), que se referem ao Cerrado como um dos grandes celeiros do mundo, produtor principalmente de arroz, soja e cana-de-açúcar (Klink & Machado, 2005), servindo de exemplo para outras nações em desenvolvimento. Como consequência dessa intensificação do uso da terra, apenas 45% a 60% da cobertura original do Cerrado permanece preservada (Klink & Machado, 2005; Sano *et al.*, 2010), tendo grande parte já sofrido algum tipo de degradação e fragmentação (Carvalho *et al.*, 2009).

O que torna os processos de degradação mais críticos é o fato de o Cerrado compreender a savana tropical mais rica do mundo, com mais de 12 mil espécies de plantas vasculares identificadas (Mendonça *et al.*, 2008). Apesar de reconhecido por sua elevada biodiversidade, apenas 2,2% do bioma está protegido em unidades de conservação, deixando amplas áreas abertas à futura conversão agrícola com cerca de 20% das espécies endêmicas do Cerrado sob grave ameaça de extinção (Myers *et al.*, 2000; Klink & Machado, 2005). Apesar de se ter alcançado um bom conhecimento da riqueza em espécies do Cerrado (Mendonça *et al.*, 2008) com os esforços das últimas três décadas, ainda não há conhecimento suficiente da distribuição das espécies do Cerrado e das comunidades que elas compõem.

Neste contexto, o cerradão está entre os tipos de vegetação menos estudados do bioma Cerrado, principalmente em virtude da sua limitada distribuição atual e do rápido desaparecimento causado pela mudança do uso do solo (Klink & Machado, 2005; Sano *et al.*, 2010). O cerradão pode, no entanto, desempenhar um papel fundamental nas iniciativas de conservação, graças à sua flora mista de savana (cerrado *stricto sensu*) e suas espécies florestais (Felfili *et al.*, 2004). Assim, o mapeamento da distribuição dos remanescentes de cerradão na paisagem fragmentada do Cerrado pode servir para orientar futuras iniciativas de conservação.

Profissionais da área de conservação e gestores ambientais precisam de ferramentas úteis para ajudar na tomada de decisão e no planejamento de estratégias de conservação capazes de abranger uma ampla gama de variedades de habitats com maior

probabilidade de proteger o maior número de espécies. Uma das ferramentas mais úteis nessa tarefa são os modelos de distribuição de espécies (MDE, ou a sigla SDM em inglês, *Species Distribution Models*) (Guisan & Thuiler, 2005). Algumas revisões recentes (Austin, 2002; Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiler, 2005; Ferrier & Guisan, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Franklin, 2009) têm discutido o desenvolvimento de MDEs: o quadro conceitual, a fundamentação teórica e os procedimentos metodológicos. Em termos gerais, um MDE relaciona dados de distribuição das espécies com características espaciais e ambientais, gerando um mapa de distribuição potencial ou real. Entre outras aplicações, MDEs podem ajudar a testar hipóteses biogeográficas e ecológicas, quantificar o nicho ecológico de uma espécie, modelar um conjunto de espécies ou comunidades, subsidiar iniciativas de conservação e apoiar a seleção de áreas protegidas (Guisan & Thuiler, 2005). Modelos de distribuição recentes para a vegetação arbustiva da Califórnia (Riorden & Rundel, 2009) e florestas temperadas no nordeste dos Estados Unidos (Weber, 2011) mostram a importância da abordagem de MDEs na modelagem da distribuição de comunidades para a prática de conservação.

O objetivo principal deste trabalho foi a utilização de modelagem espacial preditiva para mapear a distribuição do cerradão, visando compreender a distribuição biogeográfica desta importante vegetação ameaçada. Usando o modelo Maxent (Phillips *et al.*, 2006) os objetivos do estudo foram: (1) identificar e compreender importantes fatores climáticos e fisiográficos associados à distribuição de cerradão em uma escala regional (bioma Cerrado); (2) mapear a distribuição potencial original do cerradão; e (3) comparar a distribuição potencial estimada usando um modelo único no nível da comunidade (cerradão) com um mapa baseado na combinação de vários modelos individuais das espécies dominantes que ocorrem no cerradão.

Esta é a primeira tentativa de modelar a distribuição do cerradão. Este é um passo importante, uma vez que a vegetação atual e os mapas de uso da terra não representam especificamente o cerradão (Sano *et al.*, 2010). Também é a primeira tentativa de compreender a distribuição original do cerradão, já que não há medição quantitativa da cobertura original antes da intensificação do uso da terra a partir de 1950 e há poucos relatos descritivos que poderiam ser usados para estimar sua cobertura original. Compreender a distribuição original do cerradão também pode lançar luz no atual debate sobre a origem do Cerrado (Ledru *et al.*, 1998; Oliveira-Filho & Ratter, 2000; Ledru, 2002; Ab'Sáber, 2003; Salgado-Laborieau, 2005).

Material e Métodos

Área de estudo

Em razão das elevadas taxas de precipitação (1250 a 1600 mm/ano; INMET 2010), o Cerrado pode ser considerado uma savana úmida, apresentando uma forte estacionalidade climática (4 a 7 meses de seca) com temperatura média variando entre 22° e 27°C (Klink & Machado, 2005). A heterogeneidade espacial é uma característica importante deste bioma (Silva *et al.*, 2006), com ampla variação altitudinal (0 a 1.500 m), diversos tipos de solo e unidades fisiográficas (Cochrane *et al.*, 1985) dando suporte a uma grande diversidade de fitofisionomias.

O cerradão é uma formação florestal do bioma Cerrado que apresenta cobertura arbórea de 50% a 90% (Ribeiro & Walter, 2008) dominado por árvores e arbustos comuns em formações savânicas mais abertas do Cerrado, formações florestais e algumas espécies generalistas. Nesta comunidade, as árvores comumente atingem 8 a 15 m de altura, os arbustos, de 2 a 5 m, e ocorre uma camada relativamente escassa, de espécies herbáceas (Goodland & Ferri, 1979; Oliveira-Filho & Ratter, 2002).

Geomorfologicamente, o cerradão está associado a áreas de interflúvio dos planaltos, geralmente em local de terreno bem drenado e solos profundos. Floristicamente o cerradão compartilha maior quantidade de espécies com o cerrado *sensu stricto* do que com matas de galeria e matas secas (Walter 2006, Ribeiro & Walter 2008).

Dados de espécies

A amostragem da vegetação se deu a partir de 60 parcelas de 20 × 50 m em seis áreas de estudo dentro do bioma Cerrado (Tabela 1). As seis áreas de estudo foram escolhidas para representar a variação de latitude e longitude do bioma Cerrado (Figura 1), amostrando variações na composição de espécies entre áreas *core* e áreas marginais associadas com biomas vizinhos (Tabela 1). Em cada uma das seis áreas de estudo a vegetação foi amostrada em 10 parcelas distribuídas em fragmentos de cerradão. Em virtude da resolução espacial (500 m) das variáveis ambientais, algumas parcelas caíram na mesma célula da grade. Assim, as duplicatas foram removidas, reduzindo-se o número de parcelas utilizadas na análise para 34. Para aumentar o número de pontos de amostragem nesta análise, incluíram-se também alguns pontos

com dados publicados sobre composição de espécies, o que forneceu oito pontos adicionais (Tabela 1), totalizando 42 amostras.

Tabela 1. Lista das áreas de cerradão usados no modelo e o número de pontos em cada área (N).

Área de estudo	N	Referência
Parque Nacional Sete Cidades, PI	7	Este estudo
Paracatu, MG	6	Este estudo
Parque Estadual Araguaia, MT	7	Este estudo
Rio da Conceição, TO	6	Este estudo
Brasília, DF	4	Este estudo
Dois Irmãos de Buritis, MS	4	Este estudo
Nova Xavantina, MT	1	Marimon-Júnior & Haridasan, 2005
Ribeirão Cascalheira, MT	1	Marimon <i>et al.</i> , 2006
Uberlândia, MG	1	Costa & Araújo, 2001
Uberlândia, MG	1	Guilherme & Nakajima, 2007
Paraopeba, MG	1	Pereira de Campos <i>et al.</i> , 2006
Jataí, Luis Antônio, SP	1	Pereira-Silva <i>et al.</i> , 2004
Brotas, SP	1	Gomes <i>et al.</i> , 2004
Bauru, SP	1	Pinheiro & Monteiro, 2006

Uma vez que o objetivo deste trabalho foi o modelar a distribuição do cerradão, foram analisados os dados no nível de comunidade. Posteriormente, modelamos as distribuições de um grupo de espécies dominantes de cerradão. Estas espécies foram escolhidas com base em nossa experiência de campo e na revisão da literatura (Tabela 2) e ainda no fato de apresentarem elevada abundância em áreas de cerradão ao longo do bioma Cerrado. A natureza dos dados é de apenas a presença de ocorrência (não tendo sido registrado ausência no campo), sendo que pontos de pseudoausência (também chamado de *background points*) foram gerados automaticamente pelo programa Maxent (versão 3.3.3e, Phillips *et al.*, 2006).

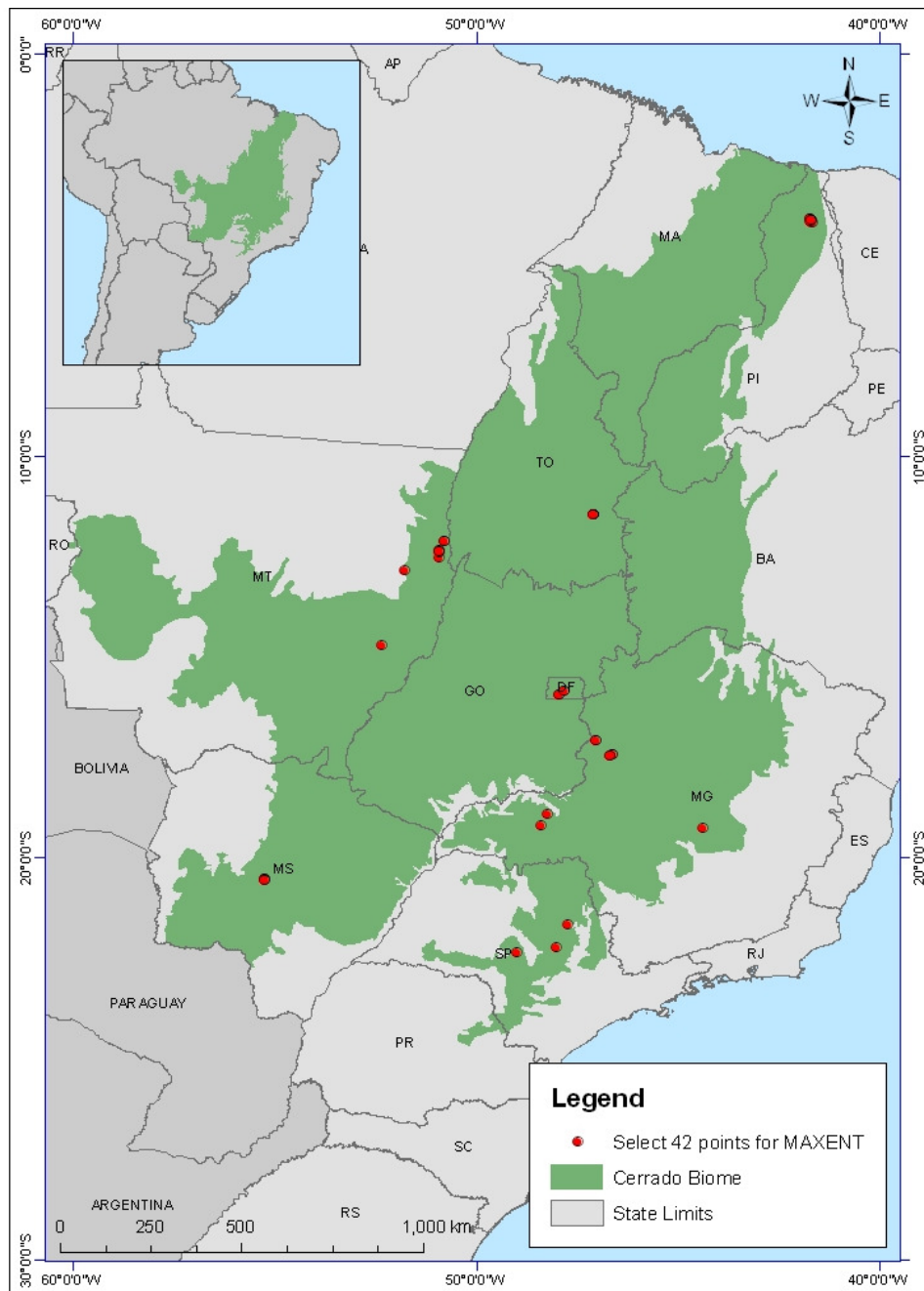


Figura 1. Localização das 42 amostras de cerrado ao longo do bioma Cerrado utilizados no modelo Maxent, com destaque para a área de abrangência do bioma. Fonte: modificado de IBAMA (2010).

Variáveis ambientais

Para a análise dos dados, inicialmente foram consideradas um conjunto de 42 variáveis ambientais espacialmente explícitas, abrangendo variáveis climáticas (temperatura média anual, precipitação média anual, sazonalidade da precipitação, evapotranspiração potencial, umidade relativa, etc.), topografia (elevação, declividade e

aspecto), hidrologia (por exemplo, direção de fluxo, acúmulo de fluxo), índices de vegetação (*Enhanced Vegetation Index* ou EVI e *Normalized Difference Vegetation Index* ou NDVI) e cobertura de vegetação (cobertura arbórea, cobertura herbácea e cobertura de solo desnudo) para o bioma Cerrado (Anexo Tabela 1). Foram utilizadas 19 variáveis bioclimáticas (Anexo 1) do banco de dados Worldclim com 1 km de resolução (Hijmans *et al.*, 2005; www.worldclim.com), normalmente usadas em modelagem de nicho e envelopes climáticos, em função de sua cobertura global e por serem descritores de habitat mais ecofisiologicamente significativos do que simples médias anuais (Kumar *et al.*, 2009). As variáveis topográficas e hidrológicas foram calculadas utilizando-se um modelo de elevação digital (DEM) disponível no portal do *United States Geological Survey* (Anexo 1). A variação nas características da vegetação foi representada por meio de índices de vegetação (EVI e NDVI) calculados a partir de imagens de satélite MODIS, usadas também para o cálculo da cobertura vegetal (cobertura arbórea, herbácea e solo desnudo) (Anexo 1). Todos os *layers* dos sistemas de informação geográfica (SIG), que representam as variáveis ambientais, foram reamostrados a fim de coincidir com a extensão espacial e a resolução das variáveis bioclimáticas (1 km). Este procedimento foi realizado usando-se ARC-GIS (versão 9.3, Earth System Research Institute – ESRI). Testamos todas as variáveis para verificação de multicolinearidade, examinando correlações cruzadas de coeficiente de correlação de Pearson com SYSTAT (versão 12.0, Systat Software Inc., San Jose, CA, EUA). Assim, todas as variáveis com coeficiente de correlação $\geq 0,85$ foram excluídas da análise final. Portanto, o número final das variáveis utilizadas para a modelagem foi reduzido para 21 (Anexo 1).

Modelagem e análise estatística

Utilizamos o modelo de entropia máxima ou Maxent (Phillips *et al.*, 2006), um método de aprendizado de máquina (*machine learning*), para a modelagem da distribuição potencial das espécies e comunidades. Maxent baseia-se no princípio da máxima entropia, da teoria da informação, e afirma que uma distribuição de probabilidades com entropia máxima será menos limitada (ou seja, mais espalhada) – portanto, envolverá mais escolhas –, concordando com tudo o que é conhecido, mas evita assumir tudo o que é não é conhecido (Phillips *et al.*, 2006). Segundo este princípio, a melhor aproximação de uma distribuição desconhecida é aquela com entropia máxima e sujeita a limitações conhecidas (Franklin, 2009). Em outras palavras,

Maxent usa um algoritmo determinista para buscar a distribuição de probabilidade mais adequada, com base em um conjunto de restrições ambientais (Phillips *et al.*, 2006). Uma vez que os dados coletados consistem somente em informações sobre a presença, considerando a dificuldade de coleta de dados sobre ausência (já que a ausência de um local de estudo não caracteriza uma verdadeira ausência do ambiente), optou-se por utilizar a abordagem de modelagem Maxent. Este método tem sido classificado como o algoritmo de modelagem com melhor desempenho usando dados apenas de presença e funciona bem, mesmo com poucos pontos de amostragem (Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008; Kumar & Stohlgren, 2009).

Tabela 2. Lista de espécies usadas nos modelos de espécies e o número de pontos usado no modelo

Espécies	Família	Número de pontos
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	Apocynaceae	19
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.	Anacardiaceae	18
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Leguminosae	23
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	23
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Leguminosae	29
<i>Curatella americana</i> L.	Dilleniaceae	20
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Leguminosae	18
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	Icacinaceae	20
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	Clusiaceae	13
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Leguminosae	22
<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil.	Sapindaceae	19
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae	14
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Myrtaceae	17
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Leguminosae	22
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	15
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	Leguminosae	17
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	38
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	25
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Vochysiaceae	23
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	24
<i>Tachigali vulgaris</i> L.F. Gomes da Silva & H.C. Lima	Leguminosae	27
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	18
<i>Terminalia argentea</i> Mart.	Combretaceae	14
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	Leguminosae	26
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae	25

Para executar o modelo Maxent utilizou-se o software versão 3.3.3e MAXENT (desenvolvido por Philips *et al.*, 2006), usando-se os limiares dos produtos lineares e quadrática e características binárias no caso de espécies com pequeno número de amostras, para evitar *overfitting* (Philips *et al.*, 2006). Maxent fornece uma opção de *jackknife* das variáveis empregadas para avaliar a importância relativa dos indicadores ambientais utilizados em diferentes modelos. Para cada modelo foram utilizados 70% dos pontos para o treinamento dos modelos e os restantes 30% para testar a performance do modelo. Para cada modelo, 10.000 pontos de fundo foram selecionados aleatoriamente como pontos de pseudoausência. Maxent gera um mapa de saída com a probabilidade estimada de presença, que varia de 0 (mais baixo) a 1 (mais alto). A partir deste mapa foram produzidos mapas binários usando-se limiar de corte com 90% de sensibilidade (Pearson *et al.*, 2004).

Para avaliar o desempenho dos modelos foi utilizado um teste independente do limiar, a área sob a curva receptora de operação característica (ROC), conhecida como *area under the curve* (AUC) (Fielding & Bell, 1997). A curva ROC representa a taxa de erros falso-positivos ($1 - \text{especificidade}$ no eixo x) *versus* a taxa de verdadeiros-positivos (sensibilidade no eixo y), com base em cada valor possível de probabilidade do limiar (Phillips *et al.*, 2006; Franklin, 2009). Em outras palavras, este teste descreve a relação entre a proporção da presença observada, estimada corretamente, e a proporção das ausências observadas estimadas incorretamente (Pearson *et al.*, 2007). A área sob a curva ROC (AUC) caracteriza o desempenho do modelo em todos os limites possíveis, representada por um único valor (Phillips *et al.*, 2006) calculado a partir da soma da área sob a curva ROC. A vantagem de usar a AUC é que ela fornece uma única medida do desempenho do modelo e da capacidade de prever corretamente a presença e a ausência. Os valores de AUC variam de 0,5 a 1,0, com predição aleatória correspondendo a uma AUC de 0,5. Quando o teste é utilizado apenas com dados de presença e pseudoausências, a AUC é uma medida válida da capacidade que tem o modelo de classificar corretamente a presença com mais precisão do que uma previsão aleatória, em vez de distinguir a presença da ausência (Phillips *et al.*, 2006).

Utilizamos também um teste binomial dependente do limiar, baseado na taxa de omissão extrínseca e na área estimada no limiar de 10% de probabilidade cumulativa (Phillips *et al.*, 2006; Riorden & Rundel, 2009). A taxa de omissão extrínseca é definida como a fração das localidades de teste que caem em pixels não estimados como apropriados para a espécie. A área proporcional estimada é definida como a fração de

todos os pixels que são estimados como adequados para a espécie (Phillips *et al.*, 2006). Para isso, foi utilizado um teste binomial de uma cauda a fim de determinar se os modelos preveem os locais de teste de modo significativamente melhor do que um processo aleatório (Phillips *et al.*, 2006). De acordo com Anderson *et al.* (2003), a taxa de omissão é uma boa medida do desempenho dos modelos, com taxas de omissão baixas associadas a previsões úteis da distribuição potencial de uma espécie. Para testar se os “modelos de cada espécie” e o “modelo de comunidade” diferiam entre si em termos de taxa de omissão foi utilizado o teste bicaudal Wilcoxon rank sum (Riorden & Rundel, 2009).

Também foram selecionadas as variáveis com os valores de *jackknife* mais elevados para os resultados de *regularized training gain*, sendo plotadas as curvas de resposta geradas pelo Maxent: elevação, Bio2, Bio12, Bio15, Índice de Aridez e Índice de acumulação de fluxo.

Resultados

Validação dos modelos: Modelo de comunidade versus modelos de espécies

O desempenho do modelo de comunidade gerou um elevado valor de *training* AUC (0.974) e *test* AUC (0.893). Neste modelo as taxas extrínsecas de omissão (no limiar cumulativo de 10%) do *test* AUC foram significativamente diferentes daquelas de um processo aleatório ($P < 0.001$, teste binomial de uma cauda da taxa de omissão; Tabela 3). Isso sugere que as variáveis ambientais utilizadas nesse modelo provêm de informações importantes relativas à distribuição do cerradão.

Os modelos individuais de cada espécie apresentaram um valor de *test* AUC mais baixo, se comparado ao modelo do cerradão como um todo (Tabela 3). Taxas de omissão para os modelos de espécies foram em geral mais elevadas do que para o modelo de comunidade, com exceção de *Curatella americana*, *Emmotum nitens*, *Magonia pubescens* e *Myrcia splendens*. Isso indica que as espécies acima mencionadas têm um percentual pequeno de pontos que recaem fora da área prevista como adequada. No entanto, mais da metade das espécies não apresentam taxas de omissão (10% de limite cumulativo) significativamente diferentes daquelas verificadas em um processo aleatório ($P > 0,05$ um teste binominal unicaudal da taxa de omissão). Embora todos os modelos de espécies tenham apresentado um desempenho melhor do

que um teste aleatório com *test* AUC (> 0,5), *Pouteria ramiflora* e *Pterodon pubescens* têm um nível muito baixo de teste AUC (0,631 e 0,576, respectivamente) e altas taxas de omissão (0,41 e 0,28 respectivamente), o que indica modelos pobres (Tabela 3).

Tabela 3. Taxa de Omissão (no limiar cumulativo de 10%); área sob a curva receptora de operação característica média (AUC) para os modelos de cerradão e modelos das espécies. Maxent calcula a probabilidade binomial da taxa de omissão: $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Modelo	Taxa de Omissão	AUC
Cerradão (comunidade)	0,1400***	0,893
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	0,1840	0,809
<i>Astronium fraxinifolium</i>	0,1680	0,776
<i>Bowdichia virgilioides</i>	0,1733	0,800
<i>Caryocar brasiliense</i>	0,2133	0,809
<i>Copaifera langsdorffii</i>	0,2200*	0,867
<i>Curatella americana</i>	0,1000*	0,857
<i>Dimorphandra mollis</i>	0,1760	0,776
<i>Emmotum nitens</i>	0,1133**	0,881
<i>Kielmeyera coriacea</i>	0,1600	0,818
<i>Machaerium acutifolium</i>	0,2200*	0,821
<i>Magonia pubescens</i>	0,0400*	0,899
<i>Matayba guianensis</i>	0,3000	0,743
<i>Myrcia splendens</i>	0,1200	0,851
<i>Platymenia reticulada</i>	0,2267*	0,821
<i>Pouteria ramiflora</i>	0,4100	0,631
<i>Pterodon pubescens</i>	0,2800	0,576
<i>Qualea grandiflora</i>	0,1673**	0,887
<i>Qualea multiflora</i>	0,2343*	0,834
<i>Qualea parviflora</i>	0,2667	0,825
<i>Roupala montana</i>	0,2057	0,810
<i>Tachigali vulgaris</i>	0,2000**	0,882
<i>Tapiria guianensis</i>	0,2000	0,737
<i>Terminalia argentea</i>	0,2300	0,723
<i>Vatairea macrocarpa</i>	0,1886**	0,880
<i>Xylopia aromatica</i>	0,1657**	0,893

Cerca de 10% do bioma foi previsto como adequado para a ocorrência de vegetação de cerradão, ocupando 18,8 milhões de hectares. Os modelos de espécies não possuem um padrão claro, em que algumas espécies apresentaram uma área de ocorrência potencial mais elevada do que o modelo de comunidade. Isto pode estar relacionado ao fato de estas espécies ocorrerem em outros tipos de vegetação, e também à menor acurácia destes modelos em razão do menor número de pontos da amostragem.

Mapas de distribuição potencial Maxent

Maxent gerou um mapa logístico de saída para cada modelo, com uma probabilidade de presença que varia de 0 a 1 para cada célula da grade. A partir deste resultado foi produzido um mapa binário com sensibilidade de 90% (Figuras 2 e 3). Produziu-se um mapa de consenso de todos os mapas de cada espécie (Figura 3), a fim de compará-lo com o mapa binário do cerradão como um todo (Figura 2). Uma inspeção visual dos dois mapas mostra um acordo geral na predição de áreas adequadas. No entanto, o mapa multiespécies apresenta maior previsão de área adequada, indicando uma possível *overprediction*. Esta maior predição do mapa multiespécies ocorre nas porções central, sul e oeste do bioma. Por outro lado, o mapa de comunidade do cerradão mostra uma maior previsão na porção norte do bioma. Ambos os mapas mostram algumas aglutinações nos pontos de amostragem, o que é normal, considerando-se a quantidade de pontos de amostragem utilizados nos modelos. Ainda assim, estes mapas dão uma importante visão da distribuição original do cerrado, anterior à conversão do solo para uso agropastoril.

Descritores ambientais para o modelo de comunidade

A Tabela 4 apresenta a contribuição relativa das variáveis ambientais usadas no modelo de comunidade. A sazonalidade da precipitação teve a maior contribuição para o modelo (15,6%), seguida pelo acúmulo de fluxo (11,4%), o índice de aridez (8,2) e a cobertura arbórea (8,1). A variável ambiental, com maior *training gain* (ganho) quando usada isoladamente, é a elevação que, por si só, fornece a maior quantidade de informação útil para o modelo. A variável ambiental que mais diminui o ganho quando omitida do modelo é a acumulação de fluxo, que parece ter o máximo de informação que não está presente nas outras variáveis. Índice de Aridez e Bio15 também apresentaram alto ganho no modelo.

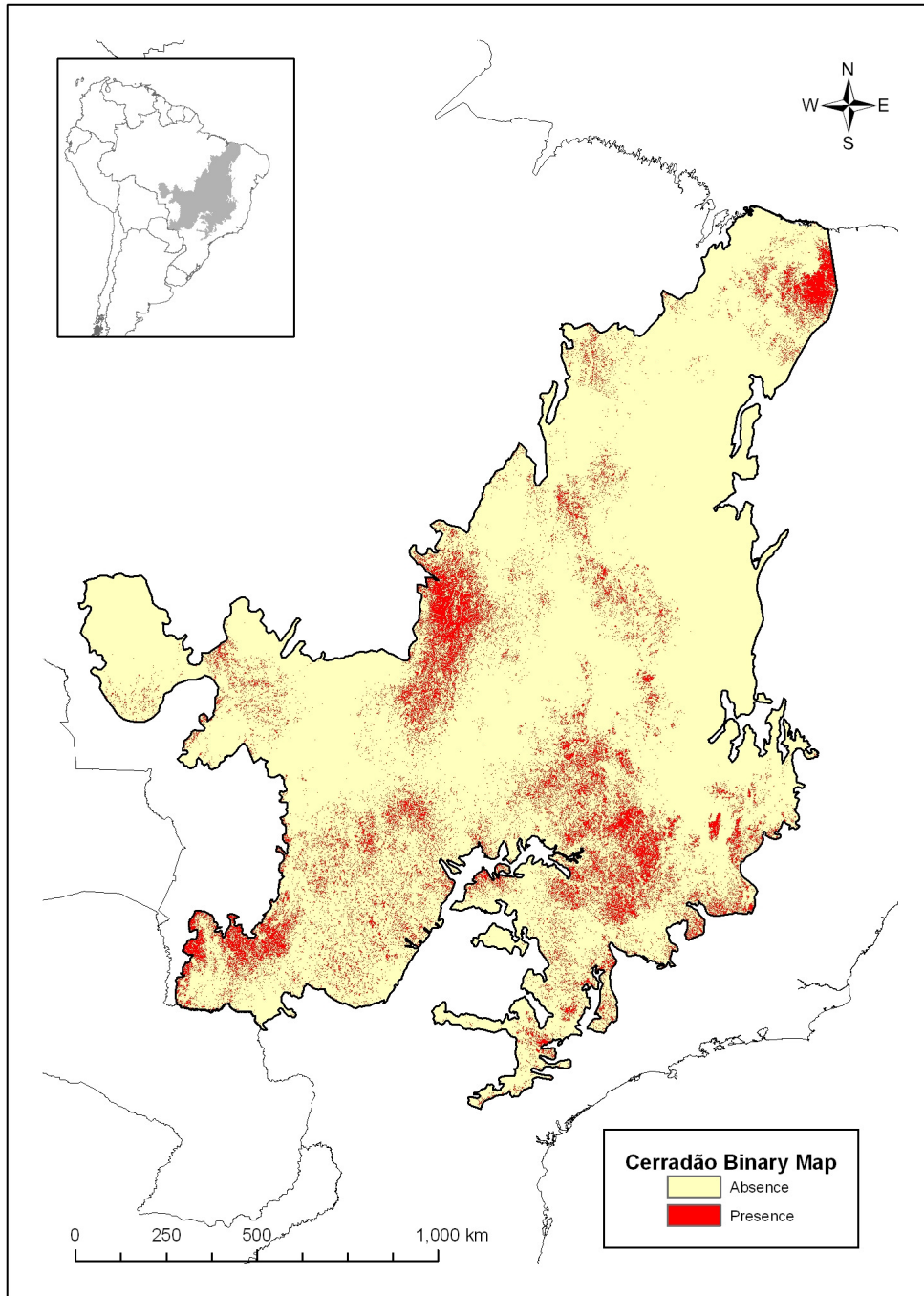


Figura 2. Mapa de distribuição potencial do cerradão, a partir do modelo de comunidade.

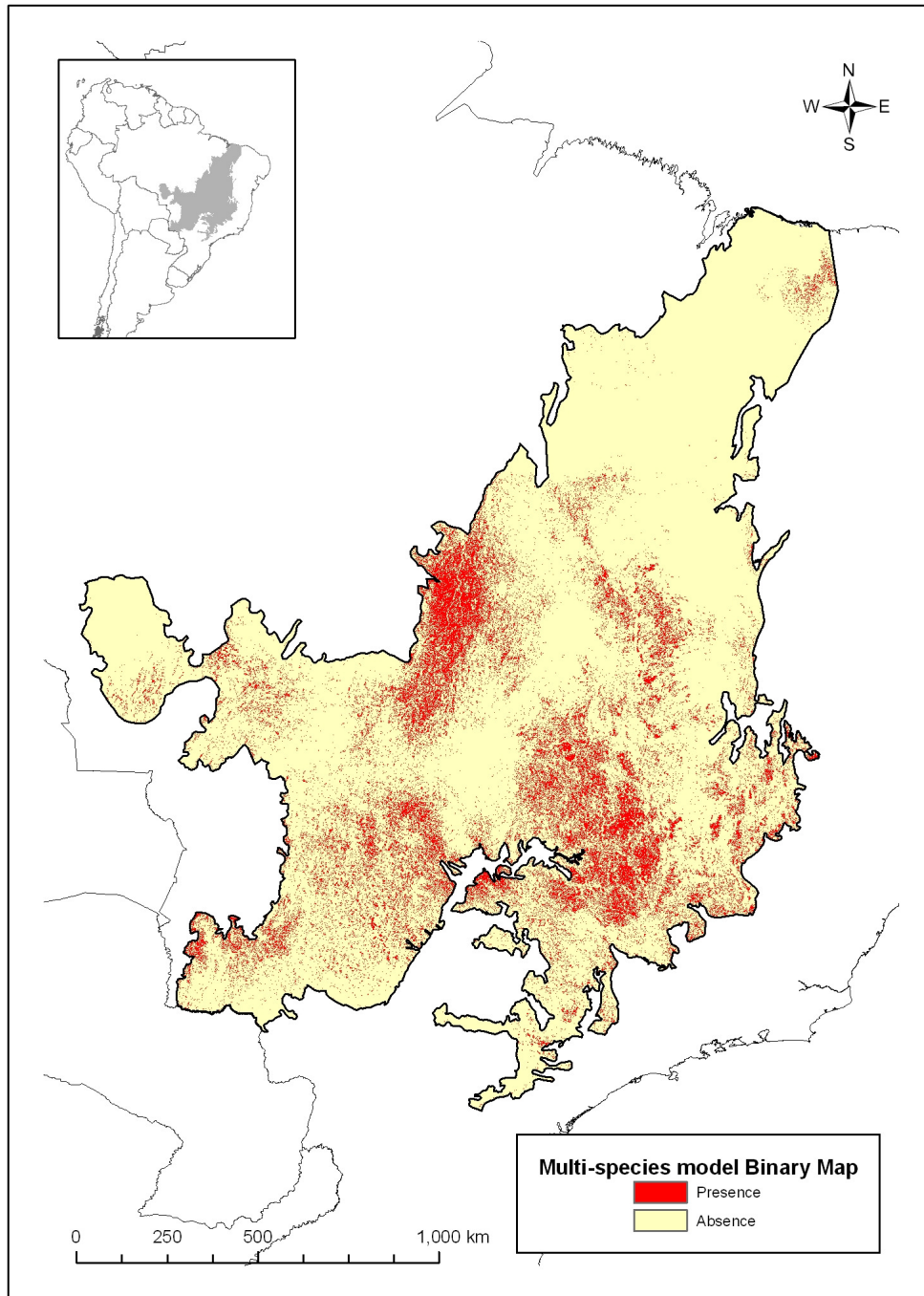


Figura 3. Mapa de distribuição potencial do cerrado, a partir da sobreposição mapas dos modelos das espécies.

Tabela 4. Perfil ambiental do cerrado baseado em 42 pontos de presença no bioma Cerrado, incluídos na modelo de comunidade de Maxent do cerrado.

Variável Ambiental	Porcentagem de Contribuição no modelo Maxent	Min	Max	DP	Média
Estacionalidade da precipitação (CV) (Bio15)	15,6	52,00	100,00	12,82	78,81
Índice de acumulação de fluxo	11,4	0,37	23,01	4,16	4,00
Índice de Aridez	8,2	7.440,00	11.108,00	928,10	8.457,95
Cobertura arbórea (MODIS VCF; %)	8,1	12,00	77,00	14,82	30,12
Precipitação do mês mais seco (Bio14; mm)	7,2	2,00	30,00	8,92	10,24
Declividade (graus)	7,0	0,00	2,34	0,70	0,56
Elevação (m)	6,5	155,00	1.113,00	323,85	521,67
Temperatura media do quartile mais frio (Bio11; °C)	5,6	16,60	26,00	2,96	22,58
Amplitude de temperature anual (Bio7; °C)	4,2	15,40	19,50	1,08	17,02
Temperatura media do quartile mais úmido (Bio8; °C)	4,1	21,20	27,80	1,92	24,91
Evapotranspiração potencial de fevereiro	4,0	131,00	157,00	7,59	145,69
Radiação solar	3,1	13,83	14,75	0,27	14,36
Amplitude diária media de temperature (Bio2; °C)	2,9	11,20	13,70	0,50	12,11
Direção de fluxo (graus)	2,3	1,00	103,00	26,02	32,00
Amplitude de EVI (MODIS)	2,2	0,15	1,11	0,23	0,67
Precipitação do quartile mais frio (Bio19; mm)	1,9	34,00	517,00	170,17	141,00
Precipitação media anual (Bio12; mm)	1,8	1.222,00	1.729,00	125,59	1.476,81
Eastness	1,7	-0,87	0,82	0,48	-0,01
Cobertura do solo (MODIS VCF; %)	1,4	0,00	11,00	2,58	1,33
Northness	0,7	-0,58	1,00	0,37	0,08
NDVI Mínimo (MODIS)	0,2	0,17	0,64	0,14	0,40

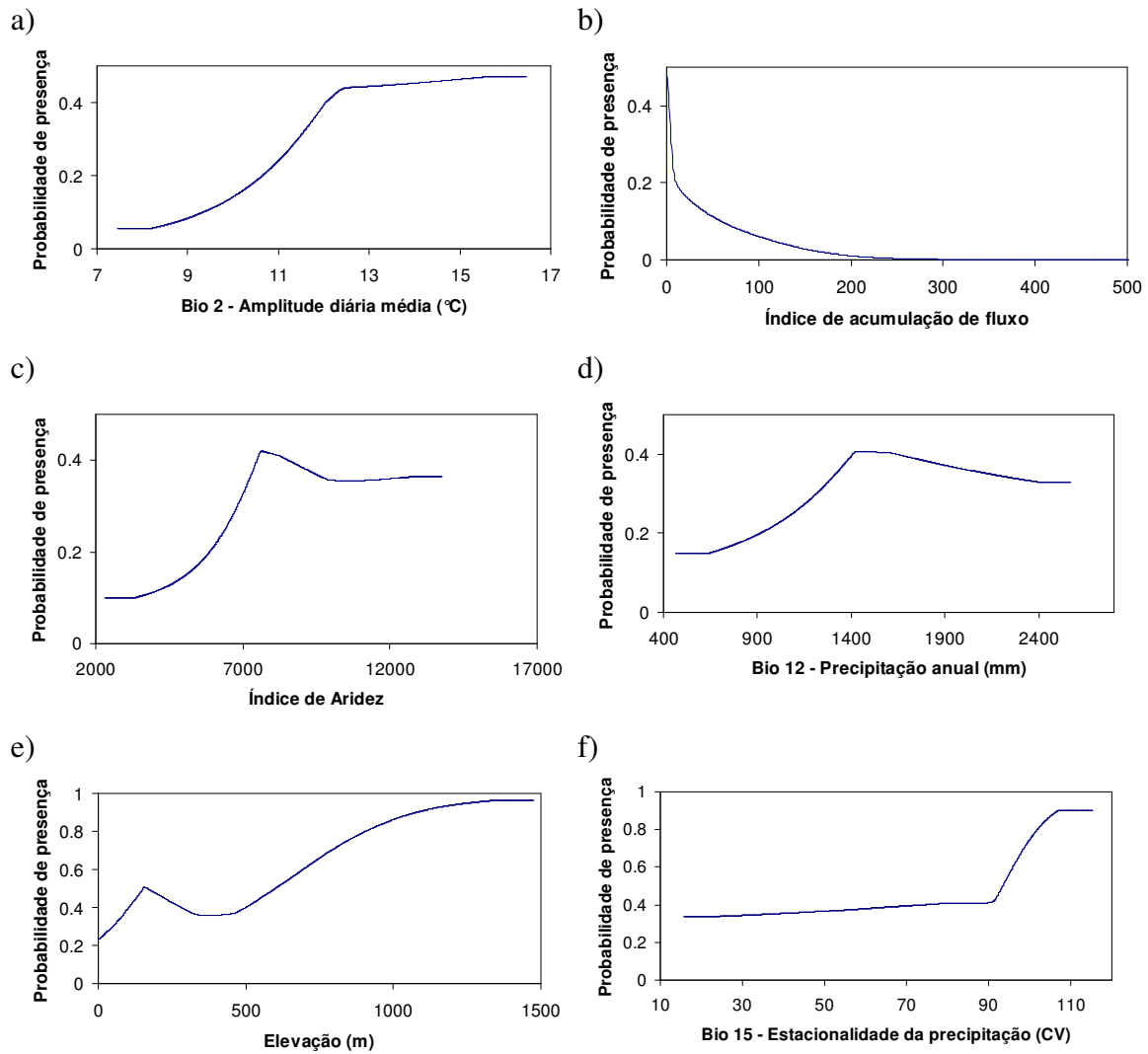


Figura 4 a-f. Curvas de resposta ambiental gerados pelo Maxent, para as variáveis ambientais com valores de jackknife mais elevados de ganho (gain) regularizado de treinamento dos dados do modelo de comunidade.

As variáveis elevação, Bio2, Bio12, Bio15, índice de aridez e acúmulo de fluxo apresentaram diferentes curvas de resposta ambiental para o cerradão (Figuras 4a-4f). O índice de aridez e a precipitação anual têm uma curva semelhante, com uma probabilidade máxima de presença (em torno de 0,4) no meio da curva (índice de aridez de 7.000 e 1.400 mm anuais de precipitação) (Figuras 4a e 4c). A curva da estacionalidade da precipitação (Bio15) lembra um pouco uma curva sigmoide, com quase nenhum aumento na probabilidade de presença até a sazonalidade da precipitação chegar a 90, quando ela aumenta drasticamente e estabiliza perto de 110 com uma alta probabilidade (0,9). O índice de acúmulo de fluxo é a única variável que tem maior

probabilidade relacionada com os valores mais baixos (próximos a 0) e uma clara tendência decrescente de probabilidade relacionada com os valores mais altos.

Discussão

Os diferentes testes (AUC e as taxas de omissão em 10% de limite cumulativo) usados para validar os modelos Maxent sugerem que os modelos de espécies foram inferiores ao modelo de comunidade que apresentou elevada AUC (0,893) (Swets, 1988). Uma explicação para isso é que as espécies utilizadas nos modelos individuais tendem a ocorrer também em outros ambientes (por exemplo, floresta, cerrado *stricto sensu*) e outros biomas (p.ex. *Protium heptaphyllum* que ocorre na Mata Atlântica e na Floresta Amazônica) ou são generalistas, o que torna mais difícil a modelagem dos requisitos das espécie para o cerradão. Ao mesmo tempo, o uso de um número maior de pontos para o modelo de comunidade pode ser uma razão para a sua superioridade em relação aos modelos de cada espécie.

Zimmerman & Kineast (1999), trabalhando em 34 comunidades campestres, concluíram que tanto os modelos das espécies quanto os modelos da comunidade apresentaram distinção satisfatória dos diferentes tipos de vegetação e geraram padrões de distribuição espacial significativamente correlacionados com os padrões reais observados em campo (validação do modelo). No entanto, eles concluem que o modelo para o nicho realizado de cada espécie requer mais ajustes estatísticos do que para a comunidade. Também pelo fato de as comunidades serem conjuntos de espécies com sobreposição de requisitos de recursos e tolerância ecológica, é mais provável que as comunidades tenham nichos realizados mais estreitos, respondendo de forma mais uniforme aos gradientes ambientais (Zimmerman & Kineast 1999). Por isso, seria mais vantajoso usar os modelos da comunidade para simular padrões de paisagem. Além disso, Weber (2011) constatou que Maxent foi uma ferramenta útil para prever a ocorrência de florestas temperadas maduras sobre grandes áreas geográficas no nordeste dos Estados Unidos. Já Riordan & Rundel (2009), usando Maxent para modelar a vegetação arbustiva da Califórnia, constataram que modelos individuais de espécies apresentaram melhor desempenho (em termos de AUC e taxa de omissão) que os modelos de grupos florísticos e comunidades. As diferenças de qualidade dos dados, características da espécie e escala espacial podem ser a razão desses resultados contrastantes.

O modelo de comunidade prevê que cercade 10% do bioma pode ter sido coberto por cerrado, antes da conversão do uso do solo para cultivos e pastagens. Esta é a primeira estimativa da cobertura original do cerrado. Estes resultados contrastam com o valor apresentado por Marimon & Haridasan (2005) de 1% do bioma Cerrado ser originalmente coberto por cerrado. Em uma primeira análise, a estimativa de que quase um décimo do bioma seria coberto por uma formação florestal com mistura de espécies de floresta, savana e generalistas pode ser um tanto exagerada, já que se trata de uma fisionomia pouco extensa nos tempos atuais (Ribeiro & Walter, 2008). No entanto, atualmente cerca de 30% da vegetação remanescente do bioma é de formações florestais, incluindo o cerrado (Sano *et al.*, 2010), dos quais 15% são matas secas (Felfili *et al.* 2003) e 5% matas de galeria (Silva-Júnior *et al.* 1998). Durante a expansão da atividade agropastoril, o cerrado foi apontado como local ideal para as culturas, uma vez que ocorre em áreas de interflúvio com pouca ou nenhuma declividade e em solos mais férteis com boa textura do solo e capacidade hidrológica (Oliveira Filho & Ratter, 1995; Ribeiro & Walter, 2008; Ab'Sáber, 2003). Assim, a estimativa de cobertura original do cerrado feita por Maxent não está fora de um panorama possível.

Há evidências de que as oscilações climáticas durante o Quaternário levaram a períodos de expansão da vegetação de savana e contração de vegetação florestal (inclusive cerrado), em períodos mais quentes e secos, e à expansão das formações florestais no interior das fronteiras atuais do bioma Cerrado, durante períodos mais frios e mais úmidos (Mayle *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2000; Salgado-Laborieau, 2005; Ledru, 2002; Behling, 1998). No final do último período glacial (17.000-13.000 anos AP), o clima no Brasil central era muito seco, o que levou à expansão da savana e de florestas secas (estacionais), com as florestas úmidas se retraindo para refúgios (Pennington *et al.*, 2000). No começo do Holoceno (de 10.000 anos AP), as condições climáticas no Brasil central eram áridas até cerca de 7.000 anos AP, o que levou à expansão da vegetação de savana (Ledru *et al.*, 1998). Após cerca de 7.000 anos AP houve um aumento na precipitação, o que levou à expansão das formações florestais (inclusive cerrado), atingindo pleno desenvolvimento após 4.000 anos AP. No entanto, durante este período de aumento dos níveis de umidade, um curto período seco foi registrado, indicando um período de contração da floresta (Oliveira-Filho & Ratter, 2000; Ab'Sáber, 2003). Os níveis de umidade aumentaram durante os últimos 4.000 anos até atingir os níveis atuais (Ledru *et al.*, 1998; Ledru, 2002); no entanto, a plena

expansão florestal pode ter sido retardada pela perturbação antrópica e o fogo que ameaçam a integridade desta ecorregião complexa (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Salgado-Laborieau, 2005). Por isso é possível que, nas atuais condições climáticas, o cerrado possa ter uma distribuição mais ampla, como é mostrado no mapa de distribuição potencial do cerrado.

Silva *et al.* (2010), usando taxas de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) para medir a matéria orgânica do solo como marcador, demonstraram que o cerrado não apresentou qualquer sinal de contração ou expansão no passado recente (cerca de 1.000 anos AP), enquanto matas ciliares estavam expandindo sobre o cerrado no milênio passado (Silva *et al.*, 2008). Como espécies de cerrado são geralmente bem adaptadas às condições de seca (Furley *et al.*, 2006), a textura do solo e a matéria orgânica se tornam os principais componentes para explicar a estabilidade da fronteira cerrado/cerrado (Silva *et al.*, 2010). No entanto, evidências contrastantes mostram a colonização de espécies de cerrado sensíveis ao fogo em áreas de savana protegidas do fogo (Moreira, 2000; Libano & Felfili, 2006; Roitman *et al.*, 2008; Geiger *et al.*, 2011). Uma vez que o cerrado é composto por uma grande quantidade de espécies savânicas, é possível que este tipo de vegetação não tenha sofrido uma contração tão grande em sua distribuição nos períodos mais secos. Um modelo recente de clima-vegetação-fogo natural sugere que nas atuais condições ambientais e na ausência de fogo, ocorreria uma expansão de cerca de 200 km das florestas tropicais da região Amazônica em direção ao bioma Cerrado (Hirota *et al.*, 2010).

A elevada cobertura de cerrado a partir do modelo Maxent, pode ser atribuída às conexões com outras formações florestais do bioma Cerrado. Existem claras ligações florísticas entre o cerrado e a rede de matas de galeria e florestas secas do Cerrado (Ratter *et al.*, 1973, 1978; Oliveira-Filho & Ratter, 1995). Estas formações florestais compartilham espécies com a Mata Atlântica e a Floresta Amazônica, o que reforça a teoria de distribuição mais ampla das florestas na região do Cerrado e estabelece conexão com as províncias florísticas Amazônica e Atlântica (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Mayle *et al.*, 2000; Silva & Bates, 2002). No entanto, nenhuma menção foi feita a respeito da importância do cerrado como ligação suplementar entre as diferentes formações florestais e também com as formações de savana nos períodos mais secos. Pennington *et al.* (2000) postularam que, durante períodos mais secos do Quaternário, as matas secas substituíram as florestas úmidas, especialmente nas épocas mais frias, ligando as áreas secas da Caatinga no Nordeste do Brasil com a província do Chaco

(Prado & Gibbs, 1993). A natureza mista da vegetação de cerradão pode ser uma indicação de laços mais estreitos no passado com matas de galeria e matas secas em uma matriz complexa de vegetação florestal e savânica que oscilou no espaço e no tempo.

Os primeiros exploradores e naturalistas do Cerrado já haviam afirmado que o cerradão foi mais abundante no passado (Waibel, 1948; Aubreville, 1959; Rizzini, 1997; Ratter *et al.*, 2006). Portanto, nossos resultados encontram apoio nestas primeiras descrições do bioma anterior à intensa mudança no uso do solo na segunda metade do século XX. Evidências palinológicas revelam que uma considerável quantidade de espécies savânicas e campestres ocorreu juntamente com espécies florestais, indicando um complexo mosaico de ecossistemas (semelhante ao de hoje no Cerrado) que datam de cerca de 36.000 anos AP (Ledru, 2002; Salgado-Laborieau, 2005). Ao mesmo tempo, registros de partículas de carvão para o mesmo período indicam a presença de fogo não antrópico nesta paleovegetação, o que refuta a hipótese de o cerrado *stricto sensu* ser recentemente derivado de cerradão e outras formações florestais (Ledru, 2002; Salgado-Laborieau, 2005). Assim, o cerradão é uma formação florestal única composta por uma mistura de espécies florestais, savânicas e generalistas e que o cerrado *strico sensu* é o principal tipo de vegetação do Cerrado, que dá a identidade florística de seu bioma (Salgado-Laborieau, 2005). Embora nem toda vegetação de cerrado *stricto sensu* seja derivada de vegetação florestal, há evidências de que pelo menos algumas porções de cerrado *stricto sensu* são resultantes da degradação da vegetação de cerradão (Aubréville, 1959; Ratter, 1985; Rizzini, 1997; Henriques & Hay, 2002; Roitman *et al.*, 2008).

Apesar de haver indícios de que o cerradão tenha tido uma maior distribuição no passado, não é possível determinar a real extensão da distribuição de cerradão anterior à intensificação do uso do solo. O mapa binário do cerradão (Figura 2) é uma tentativa de preencher a lacuna acerca dessa questão, apresentando a distribuição potencial da cobertura original do cerradão. Embora longe de ser perfeito, este mapa mostra alguns padrões claros associados a descrições anteriores, tais como uma maior distribuição na região do planalto central (Rizzini, 1977). Também são representadas neste mapa as áreas na porção sudeste (Estado de São Paulo), atualmente com indícios de ocorrência de expansão das áreas de cerradão (Durigan & Ratter, 2006) e distribuição na porção centro-sul (Triângulo Mineiro e leste Estado de Minas Gerais), descrita por Waibel (1948) como tendo vastas áreas de cerradão convertidas em pastagens e plantações de

abacaxi. Eiten (1978) descreveu extensas áreas de cerrado na porção sul do estado de Goiás e no Maranhão, na porção noroeste do bioma, que fazem fronteira com a Floresta Amazônica. Os primeiros estudos na parte ocidental do bioma (Mato Grosso; Ratter *et al.*, 1973, 1978, 2006) discutiram a abundância de vegetação de cerrado na fronteira da região Amazônica. Assim, a distribuição potencial gerada por Maxent apoia as descrições de ocorrência de cerrado no passado. No entanto, algumas previsões incorretas podem ter sido feitas em razão da heterogeneidade da região oeste do bioma com ocorrência irregular de cerrado. A agregação espacial também pode ter gerado alguma previsão errada em virtude da quantidade de pontos de amostragem na região oeste. Este tipo de erro também pode ter ocorrido na parte nordeste do bioma.

Ao comparar o mapa de cerrado (modelo de comunidade) (Figura 2) com o mapa de sobreposição de multiespécies (Figura 3), observa-se que este último apresenta uma maior tendência de previsão excessiva (*overprediction*), com exceção da porção nordeste. Isto é um provável reflexo do desempenho inferior dos modelos das espécies em relação ao modelo de comunidade. Apesar de serem típicas desta vegetação, estas espécies não são exclusivas dela, o que dificulta usá-las para modelar o cerrado.

Na escala regional, clima (i.e. precipitação e temperatura) e variáveis fisiográficas (i.e. relevo e hidrologia) produziram um modelo com bom desempenho e validade para a predição da distribuição de cerrado. As variáveis climáticas estacionalidade da precipitação (Bio15), índice de aridez e precipitação do mês mais seco (Bio14) têm um papel importante na identificação da distribuição potencial do cerrado. Fatores climáticos são os principais motivos da variação em escala regional de padrões de vegetação, com gradientes diretos tais como umidade e temperatura disponíveis no mês mais frio atuando como limitações fisiológicas para a distribuição das espécies (Guisan & Thuiller 2006, Franklin 2009, Lomolino *et al.*, 2010). Riorden & Rundel (2009) constataram que as variáveis bioclimáticas, estando intimamente relacionada com tolerâncias fisiológicas, são importantes fatores de distribuição das comunidades arbustivas da Califórnia em escala regional, gerando um modelo com bom desempenho.

Variáveis fisiográficas também desempenham um papel importante no modelo de distribuição de cerrado. O cerrado é uma formação florestal associada a áreas de interflúvio no Cerrado (Ribeiro & Walter, 2008; Ab'Sáber, 2003), com pouca ou nenhuma inclinação, não associada à proximidade de rios e córregos e apresentando um índice de acumulação de baixo fluxo hidrológico. Essas variáveis fisiográficas estão indiretamente relacionadas às variáveis físicas, principalmente a umidade do solo, uma

vez que este é um fator relacionado ao acúmulo de inclinação e fluxo. Outras formações florestais como matas de galeria e matas ciliares estão intimamente associadas aos córregos e rios. A elevação é também uma medida indireta de um gradiente climático, notadamente precipitação e temperatura (Austin 2002), com uma contribuição importante para o modelo. A cobertura arbórea apresentou elevada contribuição para a explicação do modelo. Como o cerradão é uma formação florestal com maior fechamento do dossel do que a vegetação de cerrado *stricto sensu*, mas não tão densa como a mata de galeria, a cobertura vegetal é uma variável importante para a localização adequada da distribuição de cerradão. Weber (2011) também constatou que a altura do dossel bem como a inclinação e a topografia foram as variáveis mais importantes na modelagem de floresta madura de madeira no nordeste dos EUA.

O conjunto de variáveis ambientais escolhido para modelar a distribuição potencial do cerradão teve um bom desempenho. No entanto, algumas ressalvas devem ser apontadas como limitações do modelo. Processos bióticos, notadamente a competição e a dispersão, não foram incorporados neste modelo em razão da falta de mapeamento extensivo destes processos, o que impediu que esse modelo pudesse prever a real distribuição do cerradão. No entanto, tem sido apontado que a incorporação dos processos bióticos em modelos é extremamente difícil e rara (Guisan & Zimmermann, 2000; Austin, 2002; Franklin, 2009). A geologia, que está relacionado ao solo, é também uma variável importante do ambiente em média escala. Apesar de a fronteira cerradão/cerrado ter se mostrado estável nos últimos milênios (Silva *et al.*, 2010), existem fatores externos, como fogo e perturbações antrópicas, que ainda têm de ser considerados nos modelos de distribuição (Guisan & Zimmermann, 2000). No entanto, em uma escala ampla, estas variáveis perdem importância para as variáveis climáticas na influência dos padrões de vegetação e distribuição das espécies (Franklin, 2009).

Conclusão

Nossos resultados da distribuição potencial original do cerradão encontram suporte nas descrições anteriores de distribuição mais abundante de cerradão em diferentes partes do bioma. Portanto, postulamos que no passado, antes da intensificação de processos destrutivos antrópicos no bioma, o cerradão teve

distribuição mais ampla em algumas partes do bioma. Também se torna muito plausível que a diminuição da frequência e da intensidade do fogo pode levar à expansão da vegetação de cerrado em algumas partes do bioma. Os resultados apoiam a hipótese de que o cerrado é uma formação florestal única que serviu como refúgio para espécies florestais em períodos mais secos e como refúgio para espécies de cerrado em períodos mais úmidos, com uma distribuição mais ampla no passado recente.

Atualmente, a escassez do cerrado dentro do bioma e a previsão da continuidade da expansão de terras agrícolas Cerrado adentro o torna um tipo de vegetação rara e ameaçada, com uma urgente necessidade de iniciativas de conservação. Estas iniciativas virão como um grande desafio, ainda mais a partir da previsão de futuras mudanças climáticas que preveem a retração de áreas florestais e a expansão de áreas de savana.

Anexo. Variáveis ambientais, com suas respectivas fontes, consideradas nos modelos de comunidade e de espécies.

Variáveis Ambientais	Resolução especial/ escala	Usado no modelo final (sim/não)	Fonte dos dados
Elevação	~ 1 km	Sim	http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html
Declividade (graus)	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima
Northness (cos(aspect))	~ 1 km	Sim	Gerado a partir do aspecto da encosta http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html
Eastness (sin(aspect))	~ 1 km	Sim	Gerado a partir do aspecto da encosta http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html
Índice topográfico composto	~ 1 km	Não	http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html
Índice de acumulação de fluxo	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima
Direção do fluxo	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Evapotranspiração potencial anual	~ 1 km	Sim	Trabucco & Zomer, 2009
Cobertura solo (MODIS vegetation continuous field - VCF)	500 m	Sim	Hansen <i>et al.</i> (2003); disponível em http://glcf.umiacs.umd.edu/data/
Cobertura arbórea (MODIS VCF)	500 m	Sim	Mesmo de acima
Cobertura herbácea (MODIS VCF)	500 m	Não	Mesmo de acima
MODIS Enhanced Vegetation Index (EVI)	500 m	Sim	http://edcdaac.usgs.gov/modis/dataproducts.asp#mod13
MODIS Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)	500 m	Sim	Mesmo de acima
Índice de Aridez	~ 1 km	Sim	Trabucco & Zomer, 2009
Radiação solar	~ 1 km	Sim	Trabucco & Zomer, 2009
Temperatura média anual (Bio1)	~ 1 km	Não	Hijmans <i>et al.</i> (2005); disponível em http://www.worldclim.org/
Amplitude média diária de temperatura (Bio2)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Isotermalidade (Bio3)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Estacionalidade da temperatura (DP × 100) (Bio4)	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima
Temperatura máxima do mês mais quente (Bio5)	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima

Variáveis Ambientais	Resolução especial/ escala	Usado no modelo final (sim/não)	Fonte dos dados
Temperatura mínima do mês mais frio (Bio6)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Amplitude anual de temperatura (Bio7)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Temperatura média do quartile mais úmido (Bio8)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Temperatura média do quartile mais seco (Bio9)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Temperatura média do quartile mais quente (Bio10)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Temperatura média do quartile mais frio (Bio11)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Precipitação média anual (Bio12)	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima
Precipitação do mês mais úmido (Bio13)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Precipitação do mês mais seco (Bio14)	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima
Estacionalidade da precipitação (CV) (Bio15)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Precipitação do quartile mais úmido (Bio16)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Precipitação do quartile mais seco (Bio17)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima
Precipitação do quartile mais quente (Bio18)	~ 1 km	Sim	Mesmo de acima
Precipitação do quartile mais frio (Bio19)	~ 1 km	Não	Mesmo de acima

Observação: MODIS VCF é MODerate Resolution Imaging Spectroradiometer Vegetation Continuous Field. Bio1 até Bio19 são variáveis Bioclimáticas (Nix 1986; <http://www.worldclim.org/bioclim.htm>).

CONCLUSÕES GERAIS

Efetivamente, o cerradão é uma floresta. Ele apresenta estrutura florestal (área basal e densidade arbórea), mesmo que no espectro mais aberto e menos denso. Apesar de floristicamente verificarem-se maiores vínculos com o cerrado *stricto sensu*, ainda assim estas espécies apresentam porte mais elevado do que nas formações savânicas adjacentes, além de incorporarem significativa quantidade de espécies florestais. Estas últimas, geralmente, apresentam elevada densidade e valores de área basal, demonstrando a importância destas espécies florestais nas comunidades de cerradão.

O cerradão do Piauí destacou-se das demais áreas por apresentar uma estrutura aberta, mais próxima a um cerrado *stricto sensu* denso, corroborando com a diferenciação do cerradão meridional do cerradão setentrional. Em alguns locais, o cerradão pode apresentar menor densidade e área basal em virtude da limitação das condições ambientais e de distúrbios, como raleamento pela ação do fogo. Mas, mesmo com essas variações, o cerradão deverá ser classificado como uma floresta.

Assim, na nomenclatura internacional (i.e. em inglês), propomos que o cerradão seja designado como *upland mixed forest* ou *upland cerrado forest* (floresta mista de interflúvio). *Upland*, pois ocorre em planaltos e chapadas, nas porções de interflúvio e longe de córregos e rios; *mixed*, pois apresenta flora mista, com espécies típicas de cerrado *stricto sensu*, de formações florestais do bioma e espécies generalistas; e *forest* porque, de modo geral, apresenta estrutura florestal.

A heterogeneidade encontrada na estrutura e na composição do cerradão está diretamente associada a gradiente climático-latitudinal. A sazonalidade pluviométrica foi a principal variável climática a atuar na diferenciação da vegetação lenhosa do cerradão, corroborando outros estudos que destacaram a estacionalidade climática como um dos principais fatores que influenciam a distribuição da flora lenhosa do Cerrado. Portanto, o padrão geral climático-latitudinal da distribuição da flora lenhosa do cerradão corrobora o padrão geral encontrado para o cerrado *lato sensu*. A flora do nordeste do bioma se destacou das demais com uma quantidade grande de espécies restritas. Ao mesmo tempo, um conjunto de espécies florestais, savânicas e generalistas verificou-se em diversas partes amostradas do bioma, mostrando a sua importância para caracterizar o cerradão, como espécies típicas.

O mapa de distribuição potencial do cerradão, gerado pelo modelo Maxent, permitiu uma interpretação preliminar de como poderia ter sido a distribuição do

cerradão anterior à intensificação do processo de desmatamento e degradação do Cerrado, em função da expansão das áreas agropastoris e do fogo antrópico. Em razão da maior cobertura potencial do cerradão, especula-se que, sob determinadas condições ambientais, na ausência do fogo antrópico, em alguns locais ocorreria uma expansão natural das áreas de cerradão. No entanto, isso não significa que todas as áreas de vegetação savânica do Cerrado sejam derivadas do cerradão e de outras formações florestais, já que existem claras evidências de vegetação savânica ao longo do Quaternário.

A escassez de estudos de cerradão, em parte por causa de sua baixa ocorrência natural e em parte por estar seriamente ameaçado pelo atual cenário de ocupação antrópica do bioma, foi a principal justificativa deste estudo. Assim, pôde-se verificar que o cerradão apresenta uma rica flora composta por espécies de diversas fitofisionomias (principalmente cerrado *stricto sensu*, mata de galeria e mata seca), além de espécies generalistas e amplamente distribuídas. A flora lenhosa do cerradão apresenta-se de forma bem heterogênea, com uma variação muito grande ao longo do bioma principalmente associado a fatores climáticos. Portanto, a elevada riqueza e a heterogeneidade tornam o cerradão uma fitofisionomia com a alta prioridade para iniciativas de conservação. No entanto, por ser uma vegetação indicadora de solos com melhores condições para a agricultura, é alvo primário da abertura de novas frentes agro-pastoris.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A natureza mista da composição florística da flora lenhosa do cerradão, faz dela uma formação única, contribuindo tanto para a conexão entre as floras Amazônica e Atlântica, através dos corredores dendríticos, como também entre as floras da Caatinga e da Província do Chaco, por meio da “diagonal seca”. Uma vez que a composição florística do cerradão é constituída por elementos das formações ribeirinhas, florestas estacionais, formações savânicas e espécies generalistas. Isso destaca a importância da inclusão da heterogeneidade florística-ecológica do cerradão em políticas públicas de conservação do Cerrado.

A conservação desta fitofisionomia, que já é escassa no bioma, esbarra não apenas em interesses econômicos, mas em outras questões: (1) cada vez mais as formações do Cerrado encontram-se numa paisagem fragmentada em meio de matriz agrícola, em que o cerradão encontra-se distribuído em pequenos fragmentos disjuntos; (2) o panorama político atual indica um afrouxamento da conservação da natureza, especialmente no Cerrado, visto como um dos maiores e mais importantes celeiros do mundo, configurando a força motriz da economia brasileira; (3) o cenário atual de mudanças climáticas prevê, por meio de modelos recentes, um aumento da temperatura e uma diminuição da precipitação, o que favorece períodos de queimadas mais longos e intensos, com a previsão da ampliação das formações savânicas mais abertas e da perda de cobertura arbórea das formações florestais.

Assim, o grande desafio deste século será procurar meios de conservar os fragmentos que restam da vegetação do Cerrado. Para isso será necessária uma mudança de paradigma. Essa mudança deverá passar, necessariamente, não apenas pelo âmbito político, onde as decisões serão tomadas, mas especialmente pela sociedade civil, que precisa rever certas construções mentais acerca da percepção da natureza e de sua conservação, mudando a visão míope, utilitarista e de curto prazo que desrespeita não apenas a natureza em si, mas as futuras gerações que herdarão um Cerrado (na verdade, um planeta) em uma crise cada vez maior.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A.N. (2003) *Os domínios de natureza no Brasil*. São Paulo, Ateliê Editorial.
- Allaby, M. (1992) *The Concise Oxford Dictionary of Botany*. Oxford University Press. 442 p.
- Anderson, R.P.; Lew, D. & Peterson, A.T. (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211-232.
- Angiosperm Phylogeny Group (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnaean Society*, 141 (41): 399-436.
- Aquino, F.G. & Miranda, G.H.B. (2008) Consequências ambientais da fragmentação de habitats no Cerrado. In: S.M Sano; S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (eds.). *Cerrado: Ecologia e Flora*. Volume 1. Brasília: Embrapa Cerrados. p. 316-324.
- Araújo, G.M. & Haridasan, M. (1988) A comparison of the nutrients status of two forests on dystrophic and mesotrophic soils in the cerrado region of central Brazil. *Communications in Soil Science and plant analysis*, 19: 1075-1089.
- Araújo, G.M. (1984) *Comparação do estado nutricional de dois cerradões em solos distrófico e mesotrófico no planalto central do Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília – DF.
- Askew, G.; Moffatt, D.J.; Montgomery, R.F. & Searl, P.L. (1970) Soil Landscapes in Mato Grosso. *Geographical Journal*, 136: 211-227.
- Askew, G.P., Montgomery, R.F. & Searl, P.L. (1971) Soil and soil moisture as factors influencing the distribution of the vegetation formations of the Serra do Roncador, Mato Grosso. In: M.G. Ferri (ed.). *III Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo, Edgard Blücher. p. 150-160.
- Aubréville, A. (1959) As florestas do Brasil: estudo fitogeográfico e florestal. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal*, 11(11): 201-232.
- Austin, M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.
- Batalha, M.A.; Mantovani, W. & Mesquita-Júnior, H.N. (2002) Vegetation structure in Cerrado physiognomies in south-eastern Brazil. *Brazil. J. Biol.*, 61(3): 475-483.
- Beard, J.S. (1944) Clímax vegetation in tropical América. *Ecology*, 25: 127-158.
- Behling, H. (1998) Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99: 143-156.

- Box, E.O. (2002) Vegetation analogs and differences in the Northern and Southern Hemispheres: A global comparison. *Plant Ecology*, 163: 139-154.
- Brady, N.C. & Weil, R.R. (2002) *The nature and properties of soils*. New Jersey, Prentice Hall. 960 p.
- Bridgewater, S.; Ratter, J.A. & Ribeiro, J.F. (2004) Biogeographic patterns, beta-diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13: 2295-2318.
- Camilotti, D.C. (2006) *Análise da vegetação arbórea em um remanescente de cerradão em Bandeirantes, MS*. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul/UFMS.
- Campos, E.P.; Duarte, T.G.; Neri, A.V.; Silva, A.F.; Meira-Neto, J.A.A. & Valente, G.E. (2006) Composição florística de um trecho de cerradão e cerrado *sensu stricto* e sua relação com o solo na Floresta Nacional (Flona) de Paraopeba, MG, Brasil. *Revista Árvore*, 30(3): 471-479.
- Carvalho, F.M.V.; Marco-Júnior, P.D. & Ferreira, L.G. (2009) The Cerrado into-pieces: Habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil. *Biological Conservation*, 142: 1392-1403.
- Casagrande, J.C. & Soares, M.R. (2007) Recuperação de solos degradados: interação solo-planta. In: L.M. Barbosa & N.A. dos Santos (orgs.). *A Botânica no Brasil: pesquisa, ensino e políticas públicas ambientais*. São Paulo, Sociedade Botânica do Brasil. p. 53-57.
- Castro, A.A.J.F. & Martins, F.R. (1999) Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. *Pesquisa Foco*, 7(9): 147-178.
- Castro, A.A.J.F.; Castro, N.M.C.F.; Costa, J.M.; Farias, R.R.S.; Mendes, M.R.A.; Albino, R.S.; Barros, J.S. & Oliveira, M.E.A. (2007) Cerrados marginais do Nordeste e ecótonos associados. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1): 273-275.
- Castro, A.A.J.F.; Martins, F.R. & Fernandes, A.G. (1998) The woody flora of Cerrado vegetation in the State of Piauí, Northeastern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 55(3): 455-472.
- Cochrane, T.T.; Sanchez, L.G.; Azevedo, L.G.; Porras, J.A. & Garver, C.L. (1985) *Land in Tropical America*. 3 vols. CIAT/EMBRAPA. Cali.
- Cole, M.M. (1986) *The Savannas: biogeography and geobotany*. London, Academic Press.
- Collinson, A.S. (1988) *Introduction to World Vegetation*. London, Unwin Hyman.

- Costa, A. & Araújo, G. (2001) Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, 15(1): 63-72.
- Coutinho, L.M. (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 1: 17-23.
- Currie, D.J. (1991) Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*, 137(1): 27-49.
- Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. (1950) The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31: 434-455.
- Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. (1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32: 476-496.
- Dalanesi, P.; Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2004) Flora e estrutura do componente arbóreo da floresta do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, MG, e correlações entre a distribuição das espécies e variáveis ambientais. *Acta Botanica Brasilica*, 18(4): 737-757.
- Della Fávera, J.C. 1999. Sete Cidades National Park, Piauí state, Brazil. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M.; Berbert-Born, M. (orgs.) Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. www.unb.br/ig/sigep/sitio025/sitio025.htm. Brasília, UnB
- Dubs, B. 1992. Observations on the differentiation of woodland and wet savanna habitats in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. In: P. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter (orgs.). *Nature and Dynamics of forest-savanna boundaries*. p. 431-450.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. (2006) Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in Western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 63(1): 119-130.
- Durigan, G.; Ratter, J.A.; Bridgewater, S.; Siqueira, M.F. & Franco, G.A.D.C. (2003) Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea*, 30: 39-51.
- Eiten, G. (1978) Delimitation of the cerrado concept. *Vegetation*, 36(3): 169-178.
- Eiten, G. (1983) *Classificação da vegetação do Brasil*. Brasília, CNPq-Coordenação Editorial.
- Eiten, G. (1994) Vegetação do Cerrado. In: M.N. Pinto (ed.). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. 2. ed. Brasília, Editora Universidade de Brasília. p. 17-76.
- Eiten, G. (2001) *Vegetação natural do Distrito Federal*. Brasília, SEBRAE/DF. 162 p.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 677-697.

Elith, J.; Graham, C.H.; Anderson, R.P.; Dudik, M.; Ferrier, S.; Guisan, A.; Hijmans, R.J.; Huettmann, F.; Leathwick, J.R.; Lehmann, A.; Li, J.; Lohmann, L.G.; Loiselle, B.A.; Manion, G.; Moritz, C.; Nakamura, M.; Nakazawa, Y.; Overton, J.M.; Peterson, A.T.; Phillips, S.J.; Richardson, K.; Scachetti-Pereira, R.; Schapire, R.E.; Soberón, J.; Williams, S.; Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.

Espírito-Santo, F.D.B.; Oliveira-Filho, A.T.; Machado, E.L.M.; Souza, J.S.; Fontes, M.A.L. & Marques, J.J.G.S.M. (2002) Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de floresta estacional semidecídua montana no campus da Universidade Federal de Lavras, MG. *Acta Botanica Brasilica*, 16(3): 331-356.

Fearnside, P.M. (2000) Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Climatic Change*, 46: 115-158.

Felfili, J.M. & Silva-Júnior, M.C. (1992) Floristics composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forest at Fazenda Água Limpa. In: P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter (Org.). *Nature and dynamics of forest-savanas boundaries*. 1. ed. London: Chapman and Hall. p. 393-415.

Felfili, J.M. & Silva-Júnior, M.C. (2001) *Biogeografia do Bioma Cerrado: estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre e do São Francisco*. Universidade de Brasília, Faculdade de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal, Brasília.

Felfili, J.M.; Felfili, M.C.; Nogueira, P.E.; Silva, J.F.; Fariñas, M.R.; Nunes, M.; Silva-Júnior, M.C.; Rezende, A.V. & Fagg, C.W. (2008) Padrões fitogeográficos e sua relação com sistemas de terra no bioma Cerrado. In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*, v.1. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, DF. p. 215-228.

Felfili, J.M.; Filgueiras, T.S.; Haridasan, M.; Silva-Júnior, M.C.; Mendonça, R. & Rezende, A.V. (1994) Projeto biogeografia do bioma cerrado: Vegetação e solos. *Cadernos de geociências do IBGE*, 12: 75-166.

Felfili, J.M.; Mendonça, R.C.; Walter, B.M.T.; Silva-Júnior, M.C.; Nóbrega, M.G.G.; Fagg, C.W.; Sevilha, A.C. & Silva, M.A. (2001) Flora fanerógama das matas de galeria e ciliares do Brasil Central. In: J.F. Ribeiro, A.E.L. Fonseca & Sousa-Silva (eds.). *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Planaltina, Embrapa Cerrados. p. 195-206.

Felfili, J.M.; Mendonça, R.C.; Munhoz, C.B.R.; Fagg, C.W.; Pinto, J.R.R.; Silva-Júnior, M.C. & Sampaio, J.C. (2004) *Vegetação e flora da APA Gama e Cabeça de Veado*. Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal, Brasília.

Felfili, J.M.; Carvalho, F.A. & Haidar, R.F. (2005) *Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal*. Brasília, Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal. 55 p.

- Felfili, J.M.; Rezende, A.V.; Silva-Júnior, M.C.; Nogueira, P.E.; Walter, B.M.T.; Encinas, J.I. & Silva, M.A. (2007) Fitossociologia da vegetação arbórea. In: J.M. Felfili, A.V. Rezende & M.C. Silva-Júnior (orgs.). *Biogeografia do Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros*. FINATEC, Brasília. p. 45-98.
- Ferrier, S. & Guisan, A. (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43: 393-404.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
- Franco, G.A.D.C. (2002) Ecophysiology of Woody Plants. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. p. 178-200.
- Franczak, D. 2006. *Dinâmica da comunidade arbórea em um cerradão do Parque do Bacaba, Nova Xavantina-MT*. Monografia de Graduação, UNEMAT, MT. 52 p.
- Franklin, J. (2009) *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Furley, P. & Ratter, J.A. (1990b) Pedological and Botanical Variations across the Forest-Savanna Transition on Maracá Island. *The Geographical Journal*, 156(3): 251-266.
- Furley, P.A & Ratter, J.A. (1990a) An assessment of the soil constraints on the distribution of plant communities at Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. In: *Proceedings of the Symposium on Biology of Cerrado plants*. Campinas, setembro de 1990.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. (1988) Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15(Special): 97-108.
- Furley, P.A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerradões. *Global Ecology and Biogeography*, 8: 223-241.
- Furley, P.A. (2007) Tropical savannas and associated forests: vegetation and plant ecology. *Progress in Physical Geography*, 31(2): 203-211.
- Furley, P.A.; Ratter, J.A. & Gifford, D.R. (1988) Observations on the vegetation of eastern Mato Grosso, III. The woody vegetation and soils of the Morro de Fumaca, Torixoreu, Brazil. *Proceedings of the Royal Society B*, 203: 191-208.
- Furley PA, Grace J, Meir P (2006) Tropical savannas and seasonally dry forests: vegetation and environment. *Journal of Biogeography*, 33:164-165
- Gauch, H.G. (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Geiger, E.L.; Gotsch, S.G.; do Vale, G.D.; Haridasan, M.; Franco, A.C. & Hoffmann, W.A. (2011) Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration following fire suppression in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science*, 22: 312-321.
- Gill, A.M. (1994) Patterns and processes in open-forests of *Eucalyptus* in southern Australia. In: R.H. Groves (ed.). *Australian Vegetation*. 2. ed. Cambridge, Cambridge University Press. p. 197-226.
- Gillison, A.N. (1994) Woodlands. In: R.H. Groves (ed.). *Australian Vegetation*. 2. ed. Cambridge, Cambridge University Press. p. 227-256.
- Gomes, B.Z.; Martins, F.R. & Tamashiro, J.Y. (2004) Estrutura do cerradão e da transição entre cerradão e floresta paludícola num fragmento da International Paper do Brasil Ltda., em Brotas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(2): 249-262.
- Goodland, R. & Pollard, R. (1973) The Brazilian Cerrado Vegetation: A Fertility Gradient. *The Journal of Ecology*, 61(1): 219-224.
- Goodland, R. (1971) A physiognomic analysis of the “cerrado” vegetation of Central Brasil. *The Journal of Ecology*, 59(2): 411-419.
- Goodland, R.J. & Ferri, M.G. (1979) *Ecologia do cerrado*. São Paulo, EdUSP.
- Greig-Smith, P. (1983) *Quantitative Plant Ecology*. 3. ed. Berkeley, University of California Press.
- Guarim, V.L.M.S.; Moraes, E.C.C.; Prance, G.T. & Ratter, J.A. (2000) Inventory of a mesotrophic *Callisthene* cerradão in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 57 (3): 429-436.
- Guilherme, F.A.G. & Nakajima, J.N. (2007) Estrutura da vegetação arbórea de um remanescente ecotonal urbano floresta-savana no Parque do Sabiá, em Uberlândia, MG. *Revista Árvore*, 31(2): 329-338.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Hansen, M.; DeFries, R.S.; Townshend, J.R.G.; Carroll, M.; Dimiceli, C. & Sohlberg, R.A. (2003) *Global Percent Tree Cover at a Spatial Resolution of 500 Meters: First Results of the MODIS Vegetation Continuous Fields Algorithm*, Vol. 7, No 10. Earth Interactions. p 1-15.
- Haridasan, M. (1992) Observations on soils, foliar nutrient concentration and floristic composition of cerrado *sensu stricto* and cerradão communities in central Brazil. In: P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter (eds.). *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London, Chapman & Hall Publishing. p. 171-184.

Haridasan, M. (1994) Solos do Distrito Federal. In: M. Novaes-Pinto (ed.). *Cerrado: Caracterização, ocupação e perspectivas – O caso do Distrito Federal*. 2. ed. Brasília, Editora Universidade de Brasília/SEMATEC. p. 321-344.

Haridasan, M. (2001) Solos. In: J.M. Felfili & M.C. Silva-Júnior (orgs.). *Biogeografia do bioma Cerrado: estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco*. Brasília, UnB / FT / Departamento de Engenharia Florestal. p. 12-17.

Haridasan, M. 2005. Competição por nutrientes em espécies arbóreas do Cerrado. In: A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.M Felfili (orgs.). *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 168-178.

Henriques, R.P.B. & Hay, J.D. (2002) Patterns and dynamics of plant population. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. p. 140-158.

Henriques, R.P.B. (2005) Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmicas das fitofisionomias no bioma Cerrado. In: A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.M Felfili (orgs.). *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 74-92.

Heringer, E.P.; Barroso, G.M.; Rizzo, J.A. & Rizzini, C.T. (1977) A flora do Cerrado. In: M.G. Ferri (ed.). *IV Simpósio sobre o Cerrado: bases para a utilização agropecuária*. São Paulo, EdUSP. p. 211-232.

Hijmans, R.J.; Cameron, S.E.; Parra, J.L.; Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

Hill, M.J.; Roman, M.O. & Schaaf, C.B. (2011) Biogeography, Ecology and Dynamics of Global Savannas: a Spatio-Temporal View. In: M.J. Hill & N.P. Hanan (eds.). *Ecosystem Function in Savannas: Measurement and Modeling at Landscape to Global Scales*. Boca Raton, Taylor and Francis Group. p. 3-28.

Hirota, M.; Nobre, C.; Oyama, M.D. & Bustamante, M.M.C. (2010) The climatic sensitivity of the forest, savanna and forest-savanna transition in tropical South America. *New Phytologist*, 187: 707-719.

Hopkins, B. (1992) Ecological processes at the forest-savanna boundary. In: P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter (eds.). *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London, Chapman & Hall Publishing. p. 21-33.

IBAMA – Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (2010) Monitoramento do Cerrado. <http://siscom.ibama.gov.br/monitorabiomas/cerrado/index.htm> (acesso em 25/09/2010).

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1992) *Manual técnico da vegetação brasileira*. Rio de Janeiro, IBGE.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1997) *Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil*. 2. ed. Rio de Janeiro, IBGE. 208 p.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2004) *Mapa dos biomas e vegetação do Brasil*. http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004_biomass.htm (acesso em 29/11/2009).

INMET – Instituto Nacional de Meteorologia. (2010) *Normas Climatológicas*. <http://www.inmet.gov.br/sonabra/maps/automaticas.php> (acesso em 31/09/2010).

Jancoski, H.S.; Marimon, B.S.; Marimon-Júnior, B.; Franczak, D.D. & Lima, H.S. 2007. Aspectos etnoecológicos do Parque Estadual do Araguaia-MT como subsídios para delinear estratégias de uso e conservação. In: *Anais do VIII Congresso Nacional de Ecologia do Brasil*. Caxambu 2007. Caxambu, Sociedade Brasileira de Ecologia. p. 1-2.

JBRJ – Jardim Botânico do Rio de Janeiro (2010) Projeto Flora do Brasil. <http://www.jbrj.gov.br> (acesso em 25/11/2010)

Kent, M. & Coker, P. (1992) *Vegetation Description and Analysis*. London, Belhaven Press.

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

Krebs, C.J. (2009) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 6. ed. San Francisco, Pearson Education Inc.

Kumar, S. & Stohlgren, T.J. (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* (ed. New Caledonia). *Journal of Ecology and Natural Environment*, 1: 94-98.

Kumar, S.; Spaulding, S.A.; Stohlgren, T.J.; Hermann, K.A.; Schmidt, T.S. & Bahls, L.L. (2009) Predicting habitat distribution for the freshwater diatom *Didymosphenia geminata* in the continental US. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8): 415-420.

Kunz, S.H.; Ivanauskas, N.M. & Martins, S.V. (2009) Estrutura fitossociológica de uma área de cerradão em Canarana, Estado do Mato Grosso, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 32(3): 255-261.

Ledru, M.P. (2002) Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York, Columbia University Press. p. 33-50.

Ledru, M.P.; Salgado-Labouriau, M.L. & Lorscheitter, M.L. (1998) Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99: 131-142.

- Leps, J. & Smilauer, P. (2003) *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. United Kingdom, University of Cambridge. 266 p.
- Libano, A.M. & Felfili, J.M. (2006) Mudanças temporais na composição florística e na diversidade de um cerrado sensu stricto do Brasil Central em um período de 18 anos (1985-2003). *Acta Botanica Brasilica*, 20(4): 927-936.
- Lindoso, G.S. (2008) *Cerrado sensu stricto sobre neossolo quartzarênico: fitogeografia e conservação*. Dissertação de Mestrado, PPG Ecologia, Universidade de Brasília. 186 p.
- Lomolino, M.V.; Riddle, B.R.; Whittaker, R.J. & Brown, J.H. (2010) *Biogeograph*, 4. ed. Sunderland MA, Sinauer Associates. 878 p.
- Lopes, A.S. & Cox, P.R. (1977) Cerrado vegetation in Brazil: an edafic gradient. *Agronomy Journal*, 69: 828-831.
- Magalhães, G.M. (1966) Sobre os cerrados de Minas Gerais. *Anais Acad. Bras. Ciênc.*, 38: 59-69.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. London, Croom Helm Limited.
- Marimon, B.S.; Lima, E.S.; Duarte, T.G.; Chierogatto, L.C. & Ratter, J.A. (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): 3323-341.
- Marimon-Junior, B.H. & Haridasan, M. (2005) Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19(4): 913-926.
- Matos, M.Q. & Felfili, J.M. (2010) Florística, fitossociologia e diversidade da vegetação arbórea nas matas de galeria do Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), Piauí, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 24(2): 483-496.
- Mayle, F.E.; Burbridge, R. & Killeen, T.J. (2000) Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, 290: 2291-2294.
- McCune B. & Mefford, M.J. (1997) *PC-ORD version 3.17: Multivariate analysis of ecological*. Oregon, MjM Software.
- McCune, B. (1997) Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology*, 78(8): 2617-2623.
- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Walter, B.M.T.; Silva-Júnior, M.C.; Rezende, A.B.; Filgueiras, T.S.; Nogueira, P.E. & Fagg, C.W. (2008) Flora Vascular do Bioma Cerrado: *checklist* com 12.356 espécies. In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (eds.). *Cerrado: Ecologia e Flora*, vol. 2. Brasília, Embrapa Cerrados. p. 213-228.

- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Walter, B.M.T.; Silva-Júnior, M.C.; Rezende, A.V.; Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E. (1998) Flora vascular do cerrado. In: S. Sano & S. Almeida (eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina. p. 289-350.
- Miranda, H.S.; Bustamante, M.M.C. & Miranda, A.C. (2002) The fire factor. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York, Columbia University Press. p. 51-86.
- Miranda, I.S.; Almeida, S.S & Dantas, P.J. (2006) Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. *Acta Amazonica*, 36(4): 419-430.
- Mistry, J. (2000) *World Savannas: ecology and human use*. London, Pearson Education Ltd. 344 p.
- Mittermeier, R.A.; Gil, P.R.; Hoffmann, M.; Pilgrim, J.D.; Brooks, T.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. (2004) *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Ecoregions*, v. 1. Mexico City, CEMEX & Agrupacion Sierra Madre. 640 p.
- Moreira, A.G. (2000) Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography*, 27: 1021-1029.
- Moreno, M.C. & Schiavini, I. (2001) Relação entre vegetação e solo em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia (MG). *Revista Brasileira de Botânica*, 24(4): 537-544.
- Moura, I.M. (2010) *Fitogeografia do Cerrado rupestre: relações florístico-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas*. Tese de Doutorado, PPG Ecologia, Universidade de Brasília. 247 p.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, John Willey & Sons.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- O'Brien, E.M. (1993) Climatic Gradients in Woody Plant Species Richness: Towards an Explanation Based on an Analysis of Southern Africa's Woody. *Journal of Biogeography*, 20(2): 181-198.
- O'Brien, E.M. (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, 25: 379-398.
- O'Brien, E.M.; Field, R. & Whittaker, R.J. (2000) Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, 89(3): 588-600.

Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 52(2): 141-194.

Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2000) Padrões florísticos das matas ciliares da região dos cerrados e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o Quaternário tardio. In: R.R. Rodrigues & H.F. Leitão-Filho. *Matas Ciliares: Bases Multidisciplinares para Estudo, Conservação e Restauração*. EdUSP, Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. p. 73-89.

Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (Orgs.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York, Columbia University Press. p. 91-120.

Oliveira-Filho, A.T. (2009) Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia*, 60(2): 237-258.

Oliveira-Filho, A.T.; Ratter, J.A. & Shepherd, G.J. (1990) Floristic composition and community structure of a Brazilian gallery forest. *Flora*, 184: 103-117.

Oliveira-Filho, A.T.; Shepherd, G.J.; Martins, F.R. & Stubblebine, W.H. (1989) Environmental factors affecting physiognomical and floristic variation in a Cerrado of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 5(4): 413-431.

Parker, J. (2010) The miracle of the cerrado. *The Economist* (disponível em http://www.economist.com/node/16886442?story_id=16886442&fsrc=rss).

Pearson, R.G.; Dawson, T.P. & Liu, C. (2004) Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography*, 27: 285-298.

Pearson, R.G.; Raxworthy C.J.; Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.

Pennington R.T.; Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27: 261-273.

Pereira de Campos, E.; Duarte, T.G.; Neri, A.V.; Silva, A.F.; Meria Neto, J.A.A. & Valente, G.E. (2006) Composição florística de um trecho de cerradão e cerrado *sensu stricto* e sua relação com o solo na Floresta Nacional (FLONA) de Paraopeba, MG, Brasil. *Revista Árvore*, 30(3): 471-479.

Pereira-Silva, E.F.L.; Santos, J.E.; Kageyama, P.Y. & Hardt, E. (2004) Florística e fitossociologia dos estratos arbustivo e arbóreo de um remanescente de cerradão em uma Unidade de Conservação do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(3): 533-544.

- Peres, J.R.R.; Suhet, R.; Vargas, M.A.T. & Drosdowicz, A. (1983) Litter production in two cerrado vegetations in Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 18: 1037-1043.
- Phillips, S.J.; Anderson R.P. & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Pielou, E.C. (1974) *Population and Community Ecology*. New York, Gordon and Breach.
- Pinheiro, M.H.O. & Monteiro, R. (2006) Contribution of Forest Species to the Floristic Composition of a Forested Savanna in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(5): 763-774.
- Pinto, J.R.R.; Oliveira-Filho, A.T. & Hay, J.D.V. (2005) Influence of soil and topography on the composition of a tree community in a central Brazilian valley forest. *Edinburgh Journal of Botany*, 62(1&2): 69-90.
- Plante, A.F. (2007) Soil biogeochemical cycling of inorganic nutrients and metals. In: E.A. Paul (ed.). *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. 3. ed. Burlington MA, Academic Press. p. 389-432.
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 902-927.
- R Development Core Team. (2009) R: a language and environment for statistical computing. Viena, R Foundation for Statistical Computing. Disponível em <http://www.r-project.org>.
- Ramankutty, N. & Foley, J.A. (1999) Estimating historical changes in global land cover: croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4): 997-1027.
- Ratter, J.A. (1971) Some notes on two types of cerrado occurring in northeastern Mato Grosso. In: M.G. Ferri (org.). *III Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo, Ed. Edgard Blucher Ltda. p. 100-102.
- Ratter, J.A. (1985) *Guia para a vegetação da Fazenda Água Limpa*. Brasília, Editora da UnB. 137 p.
- Ratter, J.A. (1987) Notes on the vegetation of the Parque Nacional do Araguaia (Brazil). *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 44: 311-342.
- Ratter, J.A. (1992) Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. In: P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter (orgs.). *Nature and Dynamics of forest-savanna boundaries*. New York, Columbia University Press. p. 417-430.
- Ratter, J.A. & Dargie, T.C.D. (1992) An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 49(2): 235-250.
- Ratter, J.A.; Askew, G.P.; Montgomery, R.F. & Gifford, D.R. (1977) Observações adicionais sobre o cerrado de solos mesotróficos no Brasil central. In: M.G. Ferri (ed.).

IV Simpósio sobre o Cerrado: bases para a utilização agropecuária. São Paulo, EDUSP. p. 303-316.

Ratter, J.A.; Askew, G.P.; Montgomery, R.F. & Gifford, D.R. (1978) Observations on forests of some mesotrophic soils in central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 1: 47-58.

Ratter J.A.; Leitão-Filho, H.F.; Argent, G.; Gibs, P.E.; Semir, J.; Shepherd, G.J. & Tamashiro, J. (1988) Floristic composition and community structure of a southern cerrado area in Brazil. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 45: 137-151.

Ratter J.A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2001) Espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido amplo em 170 localidades do bioma Cerrado. *Bol. Herb. Ezechias Paulo Heringer*, 7: 5-112.

Ratter, J.A.; Bridgewater, S. & 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.

Ratter, J.A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2006) Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado. In: T. Penington & J.A. Ratter (eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests*. Boca Raton – Florida. p. 31-66.

Ratter, J.A.; Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. (1997) The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany*, 80: 223-230.

Ratter, J.A.; Richards, P.W.; Argent, G. & Gifford D.R. (1973) Observations on the vegetation of north eastern Mato Grosso I: The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition Area. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 226: 449-492.

Reatto, A. & Martins, E.S. (2005) Classes de solo em relação aos controles da paisagem do bioma Cerrado. In: A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.M. Felfili (orgs.). *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 47-60.

Ribeiro J.F.; Silva, J.C.S. & Batmanian, G.J. (1985) Fitossociologia de tipos fisionômicos de cerrado em Planaltina – DF. *Revista Brasil. Bot.*, 8: 131-142.

Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008) As principais itofisionomias do Bioma Cerrado. In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (eds.). *Cerrado: Ecologia e Flora*. Volume 1. Brasília, Embrapa Cerrados. p. 151-212.

Ribeiro, J.F. (1983) *Comparação da concentração de nutrientes na vegetação arbórea e nos solos de um cerrado e um cerradão no Distrito Federal, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília – DF.

Ribeiro, L.F. & Tabarelli, M. (2002) A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 755-794.

- Riorden, E.C. & Rundel, P.W. (2009) Modelling the distribution of a threatened habitat: the California sage scrub. *Journal of Biogeography*, 36: 2176-2188.
- Rizzini, C.T. (1963) A flora do cerrado, análise florística das savanas centrais. In: *Anais do I Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo. p. 125-177.
- Rizzini, C.T. (1997) *Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural Edições Ltda.
- Roitman, I.; Felfili, J.M & Resende, A.V. (2008) Tree dynamics of a fire-protected cerrado sensu stricto surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991-2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecology Online First*.
- Ruggiero, P.G.C.; Batalha, M.A.; Pivello, V.R. & Meirelles, S.T. (2002) Soilvegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160: 1-16.
- Salgado-Laborieau, M.L. (2005) Alguns aspectos sobre a paleoecologia do Cerrado. In: A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.M. Felfili (eds.). *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. p. 108-118.
- San José, J.J. & Farinas, M.R. (1983) Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* Savanna, Venezuela. *Ecology*, 64(3): 447-453.
- San José, J.J. & Farinas, M.R. (1991) Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica*, 12(2): 237-247.
- Sano, E.E.; Rosa, R.; Brito, J.L.S. & Ferreira, L.G. (2010) Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 166: 113-124.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation. *Conservation Biology*, 15(1): 18-32.
- SEMA – Secretaria Estadual de Meio Ambiente (2007) *Plano de Manejo do Parque Estadual do Araguaia*. Cuiabá, Coordenadoria de Unidades de Conservação / Secretaria de Estado do Meio Ambiente.
- SEMARH-DF (2006) *Mapa ambiental do Distrito Federal*. GDF. Brasília, DF.
- Silva, H.G.; Figueiredo, N. & Andrade, G.V. (2008) Estutura da vegetação de um cerradão e a heterogeneidade regional do Cerrado no Maranhão, Brasil. *Revista Árvore*, 32(5): 921-930.
- Silva, J.F.; Farinãs, M.R.; Felfili, J.M. & Klink, C.A. (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerradão region o Brazil. *Journal of Biogeography*, 33: 536-548.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *Bioscience*, 52: 225-233.

- Silva, L.C.R.; Haridasan, M.; Sternberg, L.; Franco, A.C. & Hoffmann, W. (2010) Not all forests are expanding over central Brazilian savannas. *Plant and Soil*, 333: 431-442.
- Silva, L.C.R.; Sternberg, L.; Haridasan, M.; Hoffmann, W.; Miralles-Wilhelm, F. & Franco, A.C. (2008) Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology*, 14: 2108-2118.
- Silva-Júnior, M.C.; Felfili, J.M.; Nogueira, P.E. & Resende, A.V. (1998) Análise florística das matas de galeria no Distrito Federal. In: J.F. Ribeiro (ed.). *Cerrado – Matas de Galeria*. Planaltina-DF, EMBRAPA – CERRADOS. p. 52-84.
- Swets, J.A. (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285-1293.
- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (1999) *Canoco for Windows version 4.02*. Wageningen, Centre for Biometry Wageningen.
- ter Braak, C.J.F. (1986) Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5): 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. (1995) Ordination. In: R.H.G. Jongman, C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren (eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen. p. 91-173.
- Townsend, C.R.; Begon, M. & Harper, J.L. (2008) *Essentials of Ecology*. 3. ed. Oxford, Blackwell Publishing. 574 p.
- Trabucco, A. & Zomer, R.J. (2009) Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Disponível em CGIAR-CSI GeoPortal, <http://www.csi.cgiar.org>.
- Trejo, I. & Dirzo, R. (2002) Floristic diversity of the Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2063-2048.
- Veloso, H.P. (1948) Fitofisionomia e algumas considerações sobre a vegetação do Centro-Oeste brasileiro. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 46(4): 813-852.
- Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro, IBGE. 124 p.
- Vourlitis, G.L.; Priante Filho, N.; Hayashi, M.M.S.; Nogueira, J. De S.; Caseiro F.T. & Holanda-Campelo, J. (2001) Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerradão). *Journal of Functional Ecology*, 15(3): 388-395.
- Waibel, L.H. (1948) Vegetação e uso da terra no Planalto Central do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*, 10(3): 335-370.

- Walter, B.M.T. (2006) *Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília. 373 p.
- Walter, H. (1988) *Vegetação e Zonas Climáticas: tratado de ecologia global*. São Paulo, Editora Pedagógica e Universitária (USP).
- Warming, E. (1908) *Lagoa Santa: Contribuição para a geographia phytobiologica* (Traduzido por Alberto Löfgren). Belo Horizonte, Imprensa Oficial de Minas Gerias.
- Weber, T.C. (2011) Maximum entropy modelling of mature hardwood forest distribution in four U.S. states. *Forest Ecology and Management*, 251: 779-788.
- Whittaker, R.J.; Araújo, M.B.; Jepson, P.; Ladle, R.J.; Watson, J.E.M. & Willis, K.J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3-23.
- Whittaker, R.J.; Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wilcox, B. & Murphy, D.D. (1985) Conservation Strategy: The effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist*, 125(6): 879-887.
- Wisz, M.S.; Hijmans, R.J.; Li, J.; Peterson, A.T.; Graham, C.H.; Guisan, A. & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763-773.
- Wright D.H. (1983) Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, 41(3): 496-506.
- Zimmerman, N.E. & Kineast, F. (1999) Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 469-482.