



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-graduação em Botânica

**TESE DE DOUTORADO**

**A FLORA HERBÁCEO-ARBUSTIVA DO CERRADO: ASPECTOS ECOLÓGICOS E FITOGEOGRÁFICOS**



**ARYANNE GONÇALVES AMARAL**

Brasília, DF

Agosto/2015

Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-graduação em Botânica

**TESE DE DOUTORADO**

**A FLORA HERBÁCEO-ARBUSTIVA DO CERRADO: ASPECTOS ECOLÓGICOS E  
FITOGEOGRÁFICOS**

**ARYANNE GONÇALVES AMARAL**

Tese de doutoramento apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica do Instituto de Ciências Biológicas como parte dos requisitos para a obtenção do grau de Doutor em Botânica da Universidade de Brasília (UnB).

**ORIENTADORA: CÁSSIA BEATRIZ RODRIGUES MUNHOZ, PhD.**

Brasília, DF

Agosto/2015

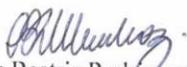
Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-graduação em Botânica

**TESE DE DOUTORADO**

**A FLORA HERBÁCEO-ARBUSTIVA DO CERRADO: ASPECTOS ECOLÓGICOS E  
FITOGEOGRÁFICOS**

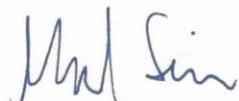
**ARYANNE GONÇALVES AMARAL**

Banca examinadora:

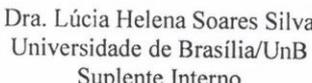
  
Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz  
Departamento de Botânica/UnB  
Orientadora/Presidente da banca

  
Dr. Eddie Lenza  
Universidade Estadual do  
Mato Grosso/UNEMAT  
Examinador externo

  
Dra. Mercedes Maria Bustamente  
Universidade de Brasília/UnB  
Examinador Externo

  
Dr. Marcelo Fragomeni Simon  
EMBRAPA/Cenargen  
Examinador Externo

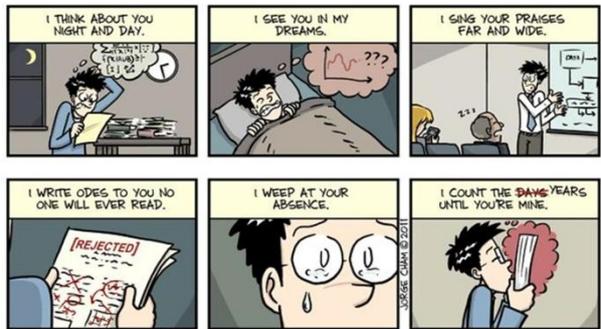
  
Dr. Bruno Machado Teles Walter  
EMBRAPA/Cenargen  
Examinador Externo

  
Dra. Lúcia Helena Soares Silva  
Universidade de Brasília/UnB  
Suplente Interno

Brasília, 31 de agosto de 2015

*A todos que conservam o Cerrado nas mãos, no coração, na mente e na alma.*

HOW DO I LOVE YOU, THESIS?  
LET ME COUNT THE WAYS...



WWW.PHDCOMICS.COM

## AGRADECIMENTOS

À Universidade de Brasília, em especial aos professores, funcionários e colegas do Departamento de Botânica, pelos momentos de constante aprendizagem que tive durante estes 4 anos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão das bolsas de estudo REUNI e PDSE.

À Rede ComCerrado e à equipe de instalação dos módulos RAPELD, por fornecerem e possibilitarem todo apoio material e logístico para a execução dos trabalhos de campo nos Parques Nacionais de Brasília e Chapada dos Veadeiros e Parque Estadual de Terra Ronca.

Aos membros da banca, agradeço muitíssimo todas as sugestões enriquecedoras, comentários e palavras de incentivo.

Aos especialistas que me ajudaram na identificação do material botânico, em especial ao Jair Faria, Roberta Chacon, Priscila Reis, Priscila Rosa, Kadja Milena, André Moreira e Carolyn Proença.

À minha orientadora, amiga e companheira de campo, Cássia Munhoz, que há seis anos atrás me apresentou o Cerrado e conduziu meu olhar para o “mundo das baixinhas”, com toda sua experiência e sabedoria, despertando minha grande admiração e paixão pelo Cerrado.

Aos companheiros de campo, mas em especial à Andrielle Souza e Cássia Munhoz, que por muitas e muitas vezes me acompanharam nessa jornada pelo Cerrado, passando pelos carrapatos do Parque Nacional de Brasília, pelas paisagens exuberantes da Chapada dos Veadeiros, por fim, chegando as lindas cavernas e Veredas de Terra Ronca.

Aos colegas da nossa pequena salinha dos alunos da pós, em especial, a Renata, Priscila Reis, Ana Gabriela, Priscila Rosa, Estevão, Kadja, André Moreira, Jair, Daniel, Rosinha e Henrique que, por muitas vezes, me proporcionaram momentos de boas conversas, discussões, reflexões e diversão. Desejo sorte e sucesso para cada um de vocês!

Ao colega de trabalho e amigo, Fred Takahashi, que por muitas tardes me guiou pelos scripts do R, teorias ecológicas e pela estatística, além de ter paciência para ouvir meus lamentos e ter a sabedoria de proferir as melhores frases motivacionais que já escutei.

Ao *Naturalis Biodiversity Center*, em especial, ao meu orientador do período sanduíche, Niels Raes, que com toda sua paciência e conhecimento me ensinou ferramentas que contribuíram enormemente para o desenvolvimento e aprimoramento de parte deste trabalho. Agradeço também a todos que compartilharam este momento comigo em Leiden e fizeram com que essa experiência fosse acolhedora e inesquecível.

Ao meu querido menino, Andoni Santander, que mesmo do outro lado do Atlântico conseguiu me dar força e ânimo para seguir até o fim deste doutorado, espero comemorar muitas conquistas ao seu lado.

Aos meus amigos e amigas, que sempre tinham uma palavra de coragem, ânimo e força, quando estive nos momentos mais cansativos e impacientes.

À minha família, em especial aos meus pais, que conseguem compreender pacientemente todos estes anos de empenho e dedicação aos estudos, e sempre me dão apoio e segurança nas minhas escolhas, mesmo que por muitas vezes eu chegue a duvidar delas. Nestes momentos de incerteza vocês sempre estiveram ao meu lado, com palavras de ânimo e apoio. Cada um de vocês tem um pedacinho das conquistas que alcancei e alcançarei.

## RESUMO GERAL

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro e é considerado a última fronteira agrícola do planeta e um dos *hotspots* mundiais. A flora do Cerrado é rica e diversificada, com cerca de 12.000 espécies de fanerógamas e com altos níveis de endemismo. A paisagem é constituída predominantemente por formações savânicas, levando a alta riqueza florística no estrato herbáceo-arbustivo, com cerca de 9.000 espécies. Os padrões florísticos e ecológicos das comunidades de plantas no Cerrado são essencialmente associados com as diferenças encontradas nas condições ambientais. A avaliação da influência destes preditores em diferentes escalas espaciais pode fornecer um panorama importante sobre o funcionamento dos ecossistemas onde essas comunidades estão inseridas, pois esta avaliação é capaz de detectar as relações da riqueza, diversidade, distribuição e composição das espécies com os fatores abióticos de maior influência em diferentes níveis espaciais. Avaliando a flora herbáceo-arbustiva em dois capítulos, nós comparamos, no primeiro deles, aspectos florísticos e ecológicos de três sítios de Cerrado no Brasil Central e estimamos a contribuição relativa dos componentes ambientais e espaciais na cobertura das espécies herbáceo-arbustivas em micro, meso e macroescala, indicando em qual destas três escalas as comunidades apresentam maior variação. Observamos que a maior estimativa de variação na abundância pode ser relacionada ao ambiente estruturado no espaço, e que a macroescala deteve a maior parcela de variação das comunidades, indicando altas medidas de beta diversidade para a flora analisada. No segundo capítulo, em análise inédita, os padrões fitogeográficos e de riqueza do estrato herbáceo-arbustivo do Cerrado foram quantitativamente analisados com base em 5.039 modelos de distribuição de espécies (*Species Distribution Modelling* – SDM), apontando áreas de *hotspots* e nove regiões fitogeográficas, das quais três, representaram a região core do Cerrado e seis mostraram afinidades florísticas com outros biomas brasileiros. As regiões fitogeográficas aqui apontadas são apoiadas por estudos anteriores realizados com a flora lenhosa, mas, ao mesmo tempo, indicaram que estas delimitações para algumas regiões do componente lenhoso devem ser revistas com base em nossos achados. Os resultados também mostraram que a atual rede de unidades de conservação no Cerrado não protege efetivamente a maioria da flora herbáceo-arbustiva e que uma rápida e vigente mudança no uso da terra ocorre em áreas com altos níveis de riqueza, sendo portanto, necessários novos estudos que melhorem a rede de conservação da flora nessas regiões ameaçadas.

**Palavras-chave:** Cerrado, escalas espaciais, riqueza, diversidade, modelos de distribuição de espécies, partição de variância, fitogeografia, regiões florísticas, flora herbáceo-arbustiva

## ABSTRACT

The Cerrado is the second largest Brazilian biome and it is considered the last agricultural frontier on the planet and one of the hotspots on Earth. The Cerrado's flora is rich and diverse, harboring around 12,000 species of phanerogams and high levels of endemism. The landscape consists mainly of savanna formations, leading to high species richness in the herb-shrub layer, which contains approximately 9,000 species. The floristic and ecological patterns of plant communities in the Cerrado are essentially associated with differences in environmental conditions. The evaluation of the influence of these predictors at different spatial scales can provide an important overview of the ecosystems' functioning, by detecting the responses of species richness, diversity and distribution to abiotic factors at different spatial levels. Evaluating the herb-shrub flora of the Cerrado into two chapters, we compared, in the first one, the floristic and ecological aspects of three areas in Central Brazil to estimate the relative contribution of environmental and spatial components in the herb-shrub species' coverage in micro, meso and macroscale, indicating in which of these three scales, communities have higher variation. The abundance variation was related to the spatially structured environmental fraction, and the macroscale held the communities largest variation, indicating high measures of beta diversity for the analyzed flora. In the second chapter, in unprecedented analysis, phytogeographic and richness patterns of the Cerrado's herb-shrub flora were quantitatively analyzed based on 5,039 significant species distribution models (SDMs). These significant models were used to produce areas with high predicted richness and nine phytogeographic regions, where three of them represent Cerrado's core region and the other six show floristic affinities with other Brazilian biomes. These phytogeographic regions are supported by previous studies of the woody flora, but at the same time they indicate that these floristic groups should be reviewed based on our findings. The results also showed that the current network of protected areas in the Cerrado do not protect most of the herb-shrub flora effectively and a quick and effective land-use change occurs in areas with high levels of richness. Taking our results into consideration, we think that it is important to discuss all the possibilities regarding conservation plans' design for the Cerrado vegetation, in order to improve the conservation of flora from the threatened regions.

**Keywords:** Cerrado, spatial scales, richness, diversity, species distribution models, variance partitioning, phytogeography, floristic regions, herb-shrub layer

## SUMÁRIO

	<b>Páginas</b>
<b>Introdução Geral -----</b>	10
<b>Referências Bibliográficas -----</b>	13
<b>Capítulo 1 – <i>Uma análise em multiescala da influência dos fatores ambientais e espaciais sobre a flora herbáceo-arbustiva no Cerrado do Brasil Central</i></b>	17
Resumo -----	17
Introdução -----	18
Métodos -----	21
Resultados -----	25
Discussão -----	27
Referências Bibliográficas -----	33
Tabelas -----	43
Figuras -----	46
<b>Capítulo 2 - <i>Botanical richness and phytogeography of the Cerrado's herb-shrub flora and the implications for conservation</i></b>	50
Resumo -----	50
Abstract -----	51
Introdução -----	51
Métodos -----	54
Resultados -----	58
Discussão -----	59
Referências Bibliográficas -----	66
Tabelas -----	73
Figuras -----	74
Anexo -----	76

## INTRODUÇÃO GERAL

A importância do estrato herbáceo-arbustivo no Cerrado é destacada pela sua riqueza florística com elevado número de espécies. Além disso, a dinâmica acelerada desse estrato permite avaliar processos espaço-temporais, pois em comparação com as comunidades lenhosas, as comunidades herbáceas possuem rápidas taxas de estabelecimento e de substituição de espécies em escalas curtas de tempo (van der Maarel & Sykes 1993, Weiher & Keddy 1995, Matesanz *et al.* 2009, Eugênio *et al.* 2011, Amaral *et al.* 2013). A lista da flora vascular do Cerrado estimou cerca de 9.000 espécies herbáceo-arbustivas (Mendonça *et al.* 2008), e levantamentos mais locais, como no Distrito Federal (Proença *et al.* 2001) e na Chapada dos Veadeiros (Mendonça *et al.* 2007), contabilizaram aproximadamente 2.000 espécies. Na Chapada Espigão Mestre do São Francisco, do total de 1.396 espécies registradas, 81% estavam na categoria herbáceo-arbustiva (Mendonça *et al.* 2001).

Além dos dados florísticos, alguns estudos já destacaram a importância deste componente, relatando sua relação com a paisagem através de aspectos ecológicos. Tannus (2007) estudando áreas úmidas na região Centro-Leste de São Paulo encontrou diferenças na distribuição espacial das espécies ocasionada pela influência dos gradientes topográficos e edáficos. O mesmo padrão foi observado para espécies de áreas úmidas de outras regiões, como no Parque Estadual do Jalapão (Rezende 2007); Estação Ecológica de Águas Emendadas (Meirelles *et al.* 2003) e em Veredas na região de Minas Gerais (Araújo *et al.* 2002, Ramos *et al.* 2006). Variações na composição e distribuição das espécies herbáceo-arbustivas em relação à textura, às variáveis físicas e à disponibilidade de água no solo também são citadas para comunidades campestres do Brasil Central e Nordeste (Munhoz *et al.* 2008, Mendes *et al.* 2012). Mudanças na composição também foram ligadas aos ciclos de vida, diferenças na frequência de distúrbios e flutuações climáticas (Munhoz & Felfili 2006a, Eugênio *et al.* 2011, Amaral *et al.* 2013, Mendes *et al.* 2014). As estratégias de estabelecimento de diferentes espécies estão sincronizadas com a sazonalidade climática uma vez que, algumas apresentam maior taxa de crescimento na estação seca, enquanto outras se desenvolvem no período mais chuvoso (Sarmiento & Monasterio 1992, Munhoz & Felfili 2006b). O clima também influencia a disponibilidade hídrica no solo, sendo que a baixa ocorrência de espécies anuais em relação às perenes na flora herbácea do Cerrado está relacionada à diferença de disponibilidade de água em determinados períodos do ano (Filgueiras

2002).

Dependendo da escala espacial analisada, a influência dos determinantes ambientais pode ser maior ou menor nas comunidades. Para as árvores, por exemplo, o gradiente edáfico parece não exercer forte influência em microescala (Dantas & Batalha 2011), mas a sua associação com a disponibilidade de água parece exercer efeito significativo na composição e distribuição das espécies em áreas de Cerrado (Ferreira *et al.* 2009). Já em macroescala, as variações nas condições de fertilidade do solo e as distâncias geográficas são preditores importantes para explicar padrões florísticos formados no componente lenhoso (Ratter *et al.* 2003). No estrato herbáceo-arbustivo, os gradientes climáticos parecem exercer efeitos importantes na distribuição das comunidades em macroescala (Amaral *et al.*; Capítulo 2), enquanto em micro e mesoescala as influências das condições edáficas se mostram mais importantes (Munhoz & Felfili 2007, Munhoz *et al.* 2008, Mendes *et al.* 2012).

Análises macroecológicas e fitogeográficas específicas à flora herbáceo-arbustiva são quase inexistentes. Destacamos a análise espacial da composição florística de 14 áreas de Cerrado da região Centro-Sudeste (Munhoz & Felfili 2007), onde a substituição de espécies foi relacionada ao gradiente de disponibilidade de água, e também cita possíveis influências climáticas e altitudinais em virtude das diferentes localizações geográficas das áreas. Estudos fitogeográficos para a flora lenhosa do Cerrado já apontaram a influência de algumas variáveis ambientais na composição e distribuição das espécies, sendo os efeitos da distância geográfica (latitude), da altitude e das condições de fertilidade do solo os mais importantes (Castro 1994, Ratter *et al.* 2003, Bridgewater *et al.* 2004). Regiões florísticas foram sugeridas no Cerrado com base nas características florísticas e ambientais predominantes das comunidades lenhosas (Ratter & Dargie 1992, Ratter *et al.* 2003, Bridgewater *et al.* 2004). Ratter *et al.* (2003) sugeriram que o Cerrado fosse dividido em seis regiões florísticas distintas, que representariam as características encontradas na composição da flora arbórea através de uma escala geográfica e de um gradiente ambiental, que inclui as variações nos nutrientes e na umidade do solo, operando entre extremos de solos distróficos e mesotróficos. Em decorrência das diferenças de solo e relevo, espera-se a ocorrência de diferentes comunidades na paisagem do Cerrado, formando o seu mosaico vegetacional e conferindo altos valores de beta diversidade no bioma (Felfili & Felfili 2001). Algumas destas comunidades são predominantemente campestres e devem ser levadas

em consideração quando analisamos a paisagem do bioma de um ponto de vista fitogeográfico. Sendo assim, é importante incorporarmos o componente herbáceo-arbustivo nestas avaliações, pois o comportamento dos padrões de distribuição, riqueza e diversidade desta flora podem revelar padrões distintos da comunidade arbórea e ajudar a delinear novas estratégias de conservação para o Cerrado.

Apesar dos relevantes dados atuais sobre a composição florística e o comportamento da flora herbáceo-arbustiva em relação ao ambiente no Cerrado, algumas lacunas de conhecimento sobre este componente ainda são reconhecidas, especialmente no que diz respeito aos seus aspectos macroecológicos, fitogeográficos e sobre a influência da associação do ambiente com o espaço na distribuição das espécies. Falta ainda, conhecimento florístico e estrutural para algumas áreas do bioma, como as regiões Centro-Norte e Centro-Nordeste. A maior parte dos estudos está concentrada na região Centro-Sudeste do Cerrado, fato que pode enviesar os resultados quanto às relações entre as condições ambientais e a flora. Assim, as regiões Oeste, Centro-Norte e Centro-Nordeste do Cerrado devem receber mais incentivo para pesquisa, tanto no estrato herbáceo-arbustivo quanto no arbóreo, por estarem localizadas em áreas de tensão ecológica. O conhecimento já acumulado permite dizer que as comunidades dessas regiões apresentam aspectos distintos, que são causados pela interação com a vegetação dos outros biomas e pela influência de fatores ambientais diferenciados daqueles encontrados na região Centro-Sudeste (e.g. Rizzini 1963, Heringer *et al.* 1977, Ratter *et al.* 2003, Mendes *et al.* 2012, Haidar *et al.* 2013). Além disso, essas regiões estão sobre grande pressão ambiental, pois estão localizadas em áreas de incentivo econômico para expansão agrícola comercial.

Neste contexto, buscando ampliar as informações sobre os aspectos ecológicos e fitogeográficos do estrato herbáceo-arbustivo do Cerrado, este trabalho procurou compreender a contribuição dos fatores ambientais na determinação da composição, distribuição, diversidade e riqueza de espécies das comunidades herbáceo-arbustivas em micro, meso e macroescala. Para isso, a tese foi dividida em dois capítulos:

**Capítulo 1: “Uma análise em multiescala da influência dos fatores ambientais e espaciais sobre a flora herbáceo-arbustiva no Cerrado do Brasil Central”**, cujos objetivos foram: (1) comparar a composição, riqueza e diversidade da flora herbáceo-arbustiva de comunidades de Cerrado *sensu lato* de três sítios; (2) estimar a contribuição relativa dos componentes ambientais e espaciais na cobertura das espécies para micro,

meso e macroescala; e (3) detectar variações nas abundâncias das espécies e verificar os determinantes dessas variações em três escalas espaciais.

**Capítulo 2; “Botanical richness and phytogeography of the Cerrado’s herb-shrub flora and the implications for conservation”**, cujos objetivos foram: (1) identificar áreas com alta riqueza de espécies herbáceo-arbustivas no Cerrado; (2) identificar regiões fitogeográficas baseadas em similaridades florísticas na flora herbáceo-arbustiva derivada dos modelos de distribuição de espécies; e (3) identificar e estimar remanescentes de vegetação natural da flora herbáceo-arbustiva dentro das áreas com alto potencial de riqueza, e estimar a porcentagem de áreas protegidas e de áreas prioritárias para conservação nas regiões fitogeográficas identificadas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, A.G.; Munhoz, C.B.R.; Eugênio, C.O.U. & Felfili, J.M. 2013. Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brazil. *Check List* **9**: 487-503.
- Araújo, G.M.; Barbosa, A.A.A.; Arantes, A.A. & Amaral, A.F. 2002. Composição florística de veredas no município de Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* **25**: 475-493.
- 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.
- Castro, A.A.J.F. 1994. Comparação florística de espécies de Cerrado. *Silvicultura* **15**: 16-18.
- Dantas, V.L. & Batalha, M.A. 2011. Vegetation structure: fine scale relationships with soil in a cerrado site. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **206**: 341-346.
- Eugênio, C.U.O.; Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2011. Dinâmica temporal do estrato herbáceo-arbustivo de uma área de campo limpo úmido em Alto Paraíso de Goiás, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **25**: 497- 507.
- Felfili, M.C. & Felfili, J.M. 2001. Diversidade alfa e beta no Cerrado *sensu stricto* da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **15**: 243-254.

- Filgueiras, T.S. 2002. Herbaceous plant communities. In: P.S. Oliveira & J. R. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York, Columbia University Press.
- Haidar, R.F.; Fagg, J.M.F.; Pinto, J.R.R.; Dias, R.R.; Damasco, G., Silva, L.C.R. & Fagg, C.W. 2013. Florestas estacionais e áreas de ecótono no estado do Tocantins, Brasil: parâmetros estruturais, classificação das fitofisionomias florestais e subsídios para conservação. *Acta Amazonica* **43**: 261-290.
- Heringer, E.P.; Barroso, G.M.; Rizzo, J.A. & Rizzini, C.T. 1977. A flora do Cerrado. *IV Simpósio sobre o Cerrado* (ed. by M.G. Ferri), pp. 211-232. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Matesanz, S.; Brooker, R.W.; Valladares, F. & Klotz, S. 2009. Temporal dynamics of marginal steppic vegetation over a 26-year period of substantial environmental change. *Journal of Vegetation Science* **20**: 299-310.
- Meirelles, M.L.; Oliveira, R.C.; Vivaldi, L.J.; Santos, A.R. & Correia, J.R. 2003. *Espécies do estrato herbáceo e profundidade do lençol freático em áreas úmidas do Cerrado*. Planaltina, Embrapa Cerrados.
- Mendes, M.R.A; Munhoz, C.B.R.; Silva-Júnior, M.C. & Castro, A.A.J.F. 2012. Relação entre a vegetação e as propriedades do solo em áreas de campo limpo úmido no Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. *Rodriguésia* **63**: 971-984.
- Mendes, M.R.A, Silva-Júnior, M.C., Castro, A.A.J.F., Takahashi, F.S.C. & Munhoz, C.B.R. 2014. Temporal changes in species and functional plant traits in the moist grassland on the Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **74**: 111-123.
- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Fagg, C.W.; Silva, M.A.; Filgueiras, T.S. & Walter, B.M.T. 2001. Análise florística da Chapada do Espigão Mestre do São Francisco. Pp. 74-79. In: J.M. Felfili & M.C. Silva-Júnior (eds.). *Biogeografia do bioma cerrado: estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco*. Brasília, Universidade de Brasília. Faculdade de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal.
- Mendonça, R.C.; Filgueiras, T.S. & Fagg, C.W. 2007. Análise florística da Chapada dos Veadeiros. Pp. 120-237. In: J.M. Felfili; A.V. Rezende & M.C. Silva-Júnior (eds.).

*Biogeografia do Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros.*  
Brasília, Universidade de Brasília, Finatec.

- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Walter, B.M.T.; Silva-Júnior, M.C.; Rezende, A.V.,  
Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E. 2008. Flora vascular do Cerrado. Pp. 289-556. In:  
S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa  
Cerrados, Planaltina, Brasília.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2006a. Floristics of the herbaceous and sub-shrub layer  
of a moist grassland in the Cerrado Biosphere Reserve (Alto Paraíso de Goiás),  
Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* **63**: 343-354.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2006b. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo  
de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **20**:  
671-685.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2007. Florística do estrato herbáceo-subarbustivo de um  
campo limpo úmido em Brasília, Brasil. *Biota Neotropica* **7**: 1-11.
- Munhoz, C.B.R.; Felfili, J.M. & Rodrigues, C. 2008. Species-environment relationship  
in the herb-subshrub layer of a moist Savanna site, Federal District, Brazil.  
*Brazilian Journal of Biology* **68**: 25-35.
- Proença, C.E.B.; Munhoz, C.B.R.; Jorge, C.L. & Nóbrega, M.G.G. 2001. Listagem e  
nível de proteção das espécies de fanerógamas do Distrito Federal, Brasil. In: T. B.  
Cavalcanti & A. E. Ramos (eds.). *Flora do Distrito Federal, Brasil, v. I*. Brasília,  
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia.
- Ramos, M.V.V.; Curi, N.; Motta, P.E.F.; Vitorino, A.C.T.; Ferreira, M.M. & Silva,  
M.L.N. 2006. Veredas do triângulo mineiro: solos, água e uso. *Ciência  
Agrotecnologia* **30**: 283-293.
- 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**: 235-250.
- 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.
- Rezende, J.M. 2007. *Florística, fitossociologia e a influência do gradiente de umidade  
do solo em campos limpos úmidos no Parque Estadual do Jalapão, Tocantins.*

Dissertação de Mestrado. Faculdade de Tecnologia, Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais, Universidade de Brasília, 60p.

Rizzini C.T. 1963. A flora do Cerrado. **Simpósio sobre o Cerrado**. (ed. by Universidade de São Paulo), pp. 125-177. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

Sarmiento, G. & Monasterio, M. 1992. Life forms and phenology. Pp. 79-107. In: F. Bourlière (ed.). *Ecosystems of the world*. Oxford, Elsevier.

Tannus, J.L.S. 2007. *Estudo da vegetação dos campos úmidos de Cerrado: aspectos florísticos e ecológicos*. Tese de doutorado. Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual Paulista, 138p.

van der Maarel, E. & Sykes, M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* **4**: 179-188.

Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* **73**: 323-335.

## CAPÍTULO 1

### UMA ANÁLISE EM MULTIESCALA DA INFLUÊNCIA DOS FATORES AMBIENTAIS E ESPACIAIS SOBRE A FLORA HERBÁCEO-ARBUSTIVA NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL

**RESUMO** - Estudos da influência dos fatores ambientais sobre as variações florísticas de comunidades vegetais se tornam mais acurados quando consideramos distintas escalas espaciais. Os objetivos deste trabalho foram: (1) comparar a composição, riqueza e a diversidade da flora herbáceo-arbustiva em três sítios de comunidades savânicas de Cerrado; (2) estimar a contribuição relativa dos componentes ambientais e espaciais na cobertura das espécies em micro, meso e macroescala; (3) detectar em qual destas três escalas espaciais as comunidades apresentam maior variação da abundância e quais determinantes estão relacionados com esta variação. Dados ambientais e florísticos da flora herbáceo-arbustiva foram coletados nos Parque Nacionais de Brasília e Chapada dos Veadeiros e Parque Estadual de Terra Ronca. A diversidade e riqueza das espécies de cada sítio foram estimadas pelas curvas de extrapolação dos números de Hill. As variáveis espaciais foram obtidas mediante o método PCNM, e a pRDA foi utilizada para acessar os efeitos das variáveis espaciais e dos fatores ambientais nas três escalas espaciais. Uma análise de *forward selection* foi executada para verificar a significância dos preditores ambientais em cada uma das escalas espaciais. Maior número de espécies é esperado nos Parques Nacionais de Brasília e Chapada dos Veadeiros, sendo que o último apresentou valores elevados de diversidade. A partição de variância para ambiente e conjunto de escalas espaciais mostrou que a maior estimativa de variação foi encontrada na fração do ambiente estruturado no espaço, enquanto a partição dentro de cada escala espacial revelou que a maior parte da variação da comunidade está relacionada com a macroescala, indicando que os sítios apresentam altos valores de diversidade beta, o que ressalta o valor de conservação da flora e das unidades de conservação.

**Palavras-chave:** Escalas espaciais, diversidade, riqueza, unidades de conservação

## INTRODUÇÃO

O bioma Cerrado ocorre como área contínua no Brasil Central e disjunta nas Florestas Amazônica e Atlântica, assim como na Caatinga e Pantanal (Rizzini 1997, IBGE 1993). Uma das principais características da vegetação do Cerrado é o seu mosaico heterogêneo de fitosionomias, dentre as quais podemos reconhecer savanas, campos e florestas (Ribeiro & Walter 2008). O Cerrado *sensu lato* (*s.l.*) compreende desde um tipo de floresta até campos puros, sendo as formas fisionômicas interligadas pela flora lenhosa (Coutinho 1978). O Cerrado *sensu stricto* (*s.s.*) é a fitofisionomia mais frequente no Brasil Central (Ribeiro & Walter 2008). A distribuição, riqueza e diversidade das espécies no Cerrado *s.s.* são principalmente associadas com as diferenças encontradas nas condições edáficas, como pH, saturação de alumínio, fertilidade, condições hídricas, profundidade do solo (Eiten 1972, Furley & Ratter 1988, Ratter *et al.* 2003), e também pelo histórico de queimadas (Eiten 1972, Coutinho 1982). Além destas variáveis, diferenças na altitude e nas condições climáticas, também foram fatores ambientais importantes utilizados para explicar padrões florísticos e de diversidade das espécies no Cerrado (Castro & Martins 1999, Ratter *et al.* 2003).

Os fatores ambientais podem variar em função da escala espacial. Reconhecendo isso, alguns ecólogos vegetais, por muito tempo, vêm ressaltando a importância de se considerar a escala de amostragem nas descrições de distribuição e dispersão das espécies (Greig-Smith 1961, Wiens 1989, Tamme *et al.* 2010). Whittaker *et al.* (2001) definiram alguns tipos de escala para estudos ecológicos, como a escala espacial e a extensão geográfica. A primeira refere-se ao tamanho da unidade amostral e a segunda faz alusão ao espaço geográfico (distância) entre unidades amostrais. Em microescala, as interações ecológicas parecem determinar padrões nas comunidades de plantas, enquanto em meso e macroescalas, gradientes de variáveis ambientais, como solo e clima, podem influenciar o tipo de habitat, a heterogeneidade, distribuição, riqueza e a diversidade das espécies (Crawley & Harral 2001, Tamme *et al.* 2010). Em macroescala, alguns estudos indicam a contribuição das distâncias geográficas (Normand *et al.* 2006, Sitzia *et al.* 2014).

No Cerrado, os fatores que contribuem para a heterogeneidade na distribuição das espécies lenhosas em meso e macroescala são bem documentados, sendo observada a existência de grupos florísticos e centros de diversidade relacionados principalmente com variações na altitude, latitude e nas características ambientais, como nutrientes e

umidade do solo (Castro & Martins 1999, Ratter *et al.* 2003, Felfili *et al.* 2004). Em microescala, a composição e distribuição das espécies arbóreas apresentou pouca associação com as características edáficas (Dantas & Batalha 2011). Porém a associação das características do solo com a disponibilidade de água parece ter uma relação significativa na composição florística do estrato lenhoso (Ferreira *et al.* 2009). Para as espécies da flora herbáceo-arbustiva, variações climáticas parecem exercer forte influência na distribuição, diversidade e riqueza das espécies no âmbito regional (Amaral *et al.*, Capítulo 2), enquanto em micro e mesoescala, as condições edáficas exercem influência nos padrões de composição, distribuição, riqueza e diversidade, principalmente nas áreas campestres (Munhoz & Felfili 2007, Munhoz *et al.* 2008, Mendes *et al.* 2012). Nestes ecossistemas, a alta diversidade, heterogeneidade florística e os mosaicos encontrados em escalas locais, refletem microambientes formados pelas diferenças encontradas na textura, disponibilidade de água e nutrientes do solo (Araújo *et al.* 2002, Munhoz *et al.* 2008, Mendes *et al.* 2012). Crawley e Harral (2001), afirmaram que, em pequenas escalas, as interações ecológicas são os processos mais importantes, e, em escalas amplas, fatores como topografia, geologia e solo são mais determinantes, pois influenciam os tipos de habitat.

Estudos em diferentes escalas devem levar em consideração a presença de estrutura espacial para grande parte dos dados (Legendre & Fortin 1989, Legendre 1993, Diniz-Filho *et al.* 2008). Essa estrutura é uma propriedade comum às variáveis ecológicas e, de fato, tem sido observada ao longo de séries temporais (autocorrelação temporal) ou através do espaço geográfico (autocorrelação espacial) (Legendre 1993). Na literatura são reconhecidos dois mecanismos que podem gerar estrutura espacial (Fortin & Dale 2005, Legendre & Legendre 2012). O primeiro está ligado às variações nas condições ambientais e partição de nichos, sendo por isso tratado como “Teoria de Nichos” (MacArthur & Levins 1964). O segundo trata sobre as interações bióticas e a influência de limitações nos processos de dispersão entre as comunidades (Bell 2001, Diniz-Filho *et al.* 2012). A associação do ambiente com o espaço pode explicar muitos dos padrões ecológicos das comunidades, utilizando, para isso, as técnicas de particionamento da variância. A partição de variância fraciona o conjunto de dados em quatro componentes: 1) componente ambiental; 2) espacial, 3) associação entre ambiente e espaço e 4) variação residual não explicada nem pelo ambiente nem pelo espaço (Borcard *et al.* 1992, Peres-Neto & Legendre 2010, Diniz-Filho *et al.* 2012).

Esta técnica acessa a importância relativa dos processos de nicho na distribuição, diversidade e riqueza de uma comunidade, assim como a importância dos processos espaciais, através da avaliação da contribuição do ambiente em diversas escalas espaciais (Sitzia *et al.* 2014). A fração puramente espacial, em termos gerais, reflete os processos biológicos, como crescimento ou reprodução das espécies, sem a influência do componente ambiental (ou mais precisamente, sem a relação com as variáveis que foram incluídas na análise) (Borcard *et al.* 1992).

Embora o estrato herbáceo-arbustivo seja um componente extremamente importante no Cerrado, justamente por apresentar altos valores de riqueza e diversidade (e.g. Batalha & Mantovani 2001, Munhoz & Felfili 2007, Mendonça *et al.* 2008), muitas questões, principalmente relacionadas aos seus padrões de distribuição e composição vinculadas aos fatores ambientais e espaciais ainda precisam ser avaliadas, especialmente nas áreas de Cerrado *s.s.*, principal fitofisionomia no domínio do Cerrado. O componente herbáceo-subarbustivo do Cerrado apresenta uma flora sensível às variações nas alterações das condições estruturais e nutricionais do solo (Filgueiras 2002, Munhoz *et al.* 2008), e as mudanças em um ou mais desses fatores podem influenciar no estabelecimento de espécies, gerando flutuações nos valores de riqueza e diversidade, assim como alterações na composição e distribuição das espécies.

Neste contexto, o presente trabalho procurou investigar qual seria a contribuição efetiva da influência de componentes ambientais e espaciais nos aspectos ecológicos que envolvem a distribuição, riqueza e diversidade da flora herbáceo-arbustiva do Cerrado *s.l.* no Brasil Central, levando em consideração três escalas espaciais de estudo: micro, meso e macroescala. Os objetivos deste estudo foram: (1) comparar a flora herbáceo-arbustiva das áreas de Cerrado *sensu lato* de três sítios de amostragem em relação à composição, riqueza e diversidade; (2) estimar a contribuição relativa dos componentes ambientais e espaciais na abundância das espécies para micro, meso e macroescala e (3) detectar em qual destas três escalas espaciais as comunidades apresentam maior variação da abundância e quais determinantes estão relacionados com esta variação.

## MÉTODOS

### Áreas de estudo

Coletamos dados florísticos e ambientais em três sítios, localizados em áreas protegidas no Brasil Central: 1-Parque Nacional de Brasília (PNB) (15°35'-15°45' e 47°55'-48°55') com 40.398,90 ha (MMA 2015); 2-Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV) (14°03'20"S e 47°30'51") com 65.514,00 ha (MMA 2015) e 3-Parque Estadual de Terra Ronca (PETER) (13°30'-13°50'S e 46°10'-46°30'W) com aproximadamente 57 mil ha (Figura 1, Tabela 1) (MMA 2015). Segundo a classificação climática de Köppen os três sítios encontraram-se no tipo Aw, que é um clima tropical com estação seca no inverno e chuvas no verão. As altitudes variam entre 700 e 1.200 m e os principais tipos de solo foram classificados como Latossolo, Neossolos Quartzarênico e Litólico (EMBRAPA 1999).

O Parque Nacional de Brasília foi criado no ano de 1961 e abrange os municípios de Planaltina de Goiás e Padre Bernardo, no estado de Goiás e a cidade de Brasília, no Distrito Federal (MMA 2011a). A região tem uma temperatura média anual de 21°C e precipitação média anual de 1.600mm. Na área do PNB são identificadas três grandes unidades geomorfológicas: a Chapada da Contagem, a Depressão do Paranoá e a Encosta da Chapada da Contagem (MMA 2011a). Os principais grupos de solos encontrados são o Latossolo Vermelho-Escuro (42%), Latossolo Vermelho-Amarelo (23,12%) e Cambissolo (14,13%) (MMA 2011a).

O Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros foi criado em 1981 e abrange os municípios de Alto Paraíso de Goiás, Cavalcante e Colinas do Sul, todos localizados no estado de Goiás (MMA 2011a). A região tem uma temperatura média anual de 20°C e precipitação média anual de 1.500mm. No parque há presença de solos rasos e pobres, como os Neossolos litólicos, Plintossolos ou Cambissolos, e há também solos hidromórficos e Latossolos (Haridasan 2007). A vegetação é caracterizada por diversas fitofisionomias, como Veredas em transição com Matas de Galeria e Campos Úmidos, pode-se notar também Campos Sujos e Campos Limpos, que predominam na paisagem em relação ao Cerrado *sensu stricto* (Felfili 2007).

O Parque Estadual de Terra Ronca foi criado em 1989 e está localizado no nordeste goiano, entre os municípios de São Domingos e Guarani de Goiás. Nos últimos dez anos, a temperatura média foi de 24°C e a precipitação média de 1.400 mm/ano

(INMET 2014). São Domingos e Guarani de Goiás são cortados pela Cordilheira Calcária e pela Serra Geral de Goiás (Secretaria de Meio Ambiente de Goiás 2015). É na Serra Geral de Goiás que nascem todos os rios da região, que se juntam aos rios São Domingos e São Mateus para desaguar no Paranã, afluente do Tocantins (Secretaria de Meio Ambiente de Goiás 2015).

### **Coleta dos dados e método de amostragem**

Nos Parques Nacionais de Brasília e Chapada dos Veadeiros foram instaladas, no sentido norte-sul, e no Parque Estadual de Terra Ronca no sentido leste-oeste, duas transecções paralelas de 5 km cada, espaçadas 1 km entre si, correspondendo a 5 km<sup>2</sup>. As transecções dão acesso a 10 parcelas terrestres permanentes que estão regularmente distribuídas ao longo da paisagem, separadas por uma distância de 1 km. Cada parcela é formada por uma isolinha de 250 m de comprimento, orientada ao longo da curva de nível do terreno (de acordo com o protocolo padrão da Rede ComCerrado, adaptado de Magnusson *et al.* 2005). No total, foram amostradas 25 parcelas em áreas de Cerrado *s.s.*, Cerrado Rupestre, Campo Limpo e Campo Sujo (Tabela 1). A amostragem do estrato herbáceo-arbustivo foi realizada em uma transecção paralela a 2 m da isolinha de 250 m. A transecção foi subdividida em segmentos de 20 m (subunidades amostrais – SUAs), totalizando 12 SUAs amostradas em 240 metros da isolinha, onde as plantas foram inventariadas de maneira sistemática, a cada 3 m ao longo de cada segmento, nas seguintes subunidades: 0-1 m; 4-5 m; 8-9 m; 12-13 m e 16-17 m. As coordenadas geográficas do ponto inicial e final de cada segmento e parcela foram registradas com um aparelho de GPS. Foram anotados os valores de projeção horizontal das espécies com hábito herbáceo–arbustivo através do método de inventário de interseção na linha (Canfield 1941, 1950). O comprimento interceptado por uma espécie, dividido pelo comprimento total das SUAs inventariadas, referiu-se à proporção da área coberta por aquela espécie em cada transecção (Munhoz & Araújo 2011). A incidência das espécies foi determinada pelo número de vezes que a mesma interceptava cada SUA. A medida da projeção horizontal das espécies nas UA foi feita com o auxílio de uma vareta de 1 m, demarcada com uma fita métrica graduada em cm. A ocorrência e a projeção horizontal de cada espécie por transecto foram utilizados para calcular a cobertura absoluta (CA) pela fórmula de Kent & Coker (1994), adaptadas por Munhoz & Felfili (2006).

Os materiais botânicos coletados foram identificados por meio de comparação com exemplares depositados no Herbário UB, consulta à literatura e aos taxonomistas. As espécies foram classificadas em famílias de acordo com o sistema do *Angiosperm Phylogeny Group III* (Bremer *et al.* 2009). Os nomes das espécies e sinônimas foram conferidos por meio de consultas à Lista de Espécies da Flora do Brasil (2015) <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>, através do pacote 'flora', versão 0.2.4 (Carvalho 2015), programa R (versão 3.0.3; R Development Core Team 2015).

Amostras superficiais do solo foram coletadas (0-20 cm) em cinco pontos paralelos à isolinha de 250 m, a 1 m de distância desta, aos 20, 70, 120, 170 e 220 m (de acordo com o protocolo de coleta de solos da Rede ComCerrado). As análises químicas (pH, P, K, Ca, Mg, Al, H+Al, soma de bases trocáveis [SB], capacidade de troca catiônica efetiva (t), capacidade de troca catiônica a pH 0,7 (T), índice de saturação por base [V], índice de saturação por alumínio [m], matéria orgânica [MO] e fósforo remanescente [P-Rem], de [N-total] e texturais (conteúdos de areia, silte e argila) foram realizadas na Universidade Federal de Viçosa, seguindo o protocolo da Embrapa (1997).

### **Riqueza e diversidade**

A diversidade e riqueza das espécies de cada sítio foram estimadas pelas curvas de rarefação e extrapolação dos números de Hill para dados de incidência, utilizando as rotinas e funções propostas por Chao *et al.* (2014), através do pacote 'iNEXT' (versão 2.0; Hsieh & Chao 2014), no programa R (versão 3.0.3; R Development Core Team 2015). Esta abordagem permite a comparação dos dados de diferentes comunidades no tempo e espaço, pois as amostras são padronizadas a um mesmo tamanho (Chao *et al.* 2014). A técnica, detalhada em Chao *et al.* (2014), consiste em caracterizar a diversidade de espécies utilizando de maneira integrada curvas de rarefação e extrapolação baseadas nos três primeiros números de Hill:  $q=0$  (riqueza de espécies),  $q=1$  (diversidade de Shannon) e  $q=2$  (diversidade de Simpson). As curvas são geradas com intervalos de confiança a 95% obtidos pelo método de *bootstrap*, facilitando a comparação de múltiplas comunidades de amostras extrapoladas (Chao *et al.* 2014). A matriz de incidência foi construída a partir dos dados de cobertura das espécies em todos os sítios, onde estes dados foram transformados em presença/ausência.

## Partição de variância

Seguindo Legendre *et al.* (2010a), as variáveis espaciais (autovetores) foram obtidas mediante o método *Principal Coordinates of Neighbor Matrices* (PCNM; Borcard & Legendre, 2002), de tal forma que os preditores espaciais foram representados pelos autovetores com valores próprios positivos extraídos de duas matrizes de distância. A primeira considera as coordenadas registradas para a microescala ( $\leq 240\text{m}$ ), representando as subunidades amostrais (SUAs); a segunda considera as coordenadas registradas para a mesoescala ( $\geq 1000\text{ m}$ ), representando as parcelas, sendo obtidos 39 e 10 autovetores, respectivamente. Para a macroescala ( $\geq 5000\text{ m}$ ), que representa os sítios de amostragem, foi construída uma matriz de dados utilizando as variáveis *dummies*, onde a ocorrência de cada sítio foi identificada pelo número “1” e ausência por “0”.

A análise de redundância parcial (*Partial redundancy analysis* – pRDA) foi utilizada para acessar os efeitos das variáveis espaciais e dos fatores ambientais na cobertura das espécies nas três escalas espaciais de estudo (Borcard *et al.* 1992, Borcard *et al.* 2011). A análise de redundância é uma extensão da regressão múltipla e permite a avaliação dos efeitos das variáveis independentes em um conjunto de dados de resposta multivariada (Borcard *et al.* 1992). Para executar esta análise, uma matriz com dados de abundância foi construída, considerando a cobertura absoluta (CA) das 512 espécies em todos os sítios de amostragem. As coberturas foram transformadas em distâncias de Hellinger para atingir os pressupostos da RDA (Legendre & Gallagher 2001). Uma matriz de dados ambientais também foi produzida utilizando os dados químicos e texturais das 18 variáveis edáficas citadas acima. Para reduzir a dimensionalidade e evitar problemas com a multicolinearidade entre variáveis ambientais (Dormman *et al.* 2013), utilizamos a correlação de Pearson para selecionar as variáveis com menores valores de correlação ( $|r| \leq 0,7$ ). Após este passo, as variáveis consideradas mais representativas, no aspecto ecológico, das comunidades foram mantidas para análises subsequentes. No total, 9 das 18 variáveis edáficas foram mantidas como preditores ambientais (Tabela 2). Através de uma RDA exploratória, sem adicionar o efeito do espaço, nós calculamos o fator de inflação da variância (VIF) para as variáveis edáficas, onde foi verificado um valor máximo de 8,39, indicando que não há problemas de multicolinearidade nas variáveis ambientais.

Nós realizamos a pRDA, seguindo o método descrito por Legendre *et al.* (2012), que permite particionar a variância de diferentes componentes de variação. A partição de variância foi realizada de duas maneiras: a) considerando a cobertura das espécies em relação a fração das variáveis ambientais + a fração do conjunto de fatores espaciais e b) considerando a cobertura das espécies somente em relação a fração dos fatores espaciais, nas três escalas espaciais de estudo aqui consideradas. A porcentagem de variação atribuída a cada fração foi avaliada pelo R<sup>2</sup> ajustado e a significância de cada fração foi testada por permutações (Peres-Neto *et al.* 2006). Realizamos ainda a *forward selection* para verificar a significância dos preditores ambientais em cada uma das escalas espaciais de estudo, aplicando o critério de *double-step* para minimizar os problemas da análise clássica (Blanchet *et al.* 2008). O valor de significância foi mantido a 0,05.

Todas as análises foram processadas no programa R, versão 3.0.3 (R Development Core Team 2015). O método PCNM foi executado no pacote ‘PCNM’ (Legendre *et al.* 2010b). O pacote ‘venneuler’ (Wilkinson 2011) foi utilizado para produzir os diagramas de Venneuler. As análises de redundância parcial e a variação da cobertura das espécies foram realizadas com o auxílio do pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.* 2013), e as análises de correlação de Pearson foram executadas no pacote ‘Hmisc’ (Harrel-Junior & Dupont 2015).

## RESULTADOS

### Composição, riqueza e diversidade das comunidades

No total, foram amostradas 512 espécies, 204 gêneros e 65 famílias, sendo que o maior número de espécies foi registrado no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV; 242 espécies), e o menor, no Parque Estadual de Terra Ronca (PETER; 138 espécies). As cinco famílias com o maior número de espécies foram: Poaceae (61); Fabaceae (53); Asteraceae (51); Myrtaceae (35) e Lamiaceae (27). Onze espécies (*Anacardium humile* A. St.-Hil.; *Axonopus pellitus* (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase.; *Bulbostylis junciformis* (Kunth) C. B. Clarke; *Chamaecrista desvauxii* (Collad.) Killip; *Davilla elliptica* A. St.-Hil.; *Erythroxylum campestre* A. St.-Hil.; *Mesosetum loliiforme* (Hochst.) Chase; *Ouratea floribunda* (A. St.-Hil.) Engl.; *Paspalum gardnerianum* Nees; *Scleria comosa* (Nees) Steud. e *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze) ocorreram em

todas os sítios. As espécies que ocorreram em apenas um dos sítios totalizam 84,3%, sendo que o PNCV abriga o maior número de espécies com apenas um registro dentre os três sítios.

Cinco espécies, todas da família Poaceae, apresentaram os maiores valores de cobertura absoluta (CA) (Tabela A1), sendo estas: *Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase; *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert; *Paspalum maculosum* Trin.; *Trachypogon spicatus* e *Trachypogon macroglossus* Trin. No Parque Nacional de Brasília a espécie exótica *Melinis minutiflora* P. Beauv. também apresentou alto valor de cobertura.

Os padrões obtidos para a riqueza ( $q = 0$ ) e diversidade mostram que, com um esforço de amostragem duas vezes superior, um aumento no número de espécies é esperado nas três áreas, sendo que nos Parques Nacionais de Brasília e da Chapada dos Veadeiros estes valores atingiriam 260 e 270, respectivamente, e no Parque Estadual de Terra Ronca este valor chegaria a 145 (Figura 2). Em estimativas de diversidade para as ordens  $q = 1$  e  $q = 2$ , observou-se apenas um aumento moderado para  $q = 1$  no PNCV (Figura 2), as outras áreas mantiveram-se estáveis (Figura 2). O valor de comparação para a abrangência da amostra (*sample completeness*) foi estimado em 0,98 e os padrões obtidos para a abrangência da cobertura de amostragem (*sample coverage*), neste valor de comparação, indicam que PNCV e PNB apresentam os maiores valores de riqueza ( $q = 0$ ), sobrepondo os limites de confiança (Figura 3). Para as ordens  $q = 1$  e  $q = 2$ , o PNCV destaca-se das demais áreas, apresentado os valores mais elevados (Figura 3).

### **Fatores ambientais e espaciais**

A estimativa da contribuição única do componente ambiental para a composição de espécies foi de apenas  $R^2_{adj} = 0,01$  ( $F_{1,66} = 0,01$ ;  $p < 0,001$ ). A maior estimativa foi encontrada na fração do ambiente estruturado no espaço, que apresentou  $R^2_{adj} = 0,26$  ( $F_{6,10} = 0,44$ ;  $p < 0,001$ ), seguida do espaço puro ( $R^2_{adj} = 0,23$ ;  $F_{3,672} = 0,22$ ;  $p < 0,001$ ). (Figura 4a). O valor da variação não explicada foi elevado (49%). Analisando somente a relação da cobertura das espécies com cada uma das escalas espaciais (micro, meso e macroescala; Figura 4b), constatou-se que a maior parte da variação explicada foi relacionada com a macroescala ( $R^2_{adj} = 0,31$ ;  $F_{78,87} = 0,19$ ;  $p < 0,001$ ), onde foram detectadas as influências do Ca (83%) e da areia (82%). A microescala apresentou a segunda maior fração de variação ( $R^2_{adj} = 0,12$ ;  $F_{2,85} = 0,13$ ;  $p < 0,001$ ), e as variáveis ambientais destacadas foram pH (11%) e P (10%). O conjunto das três escalas (micro,

meso e macroescalas) apresentou baixo valor de variação ( $R^2_{adj} = 0,002$ ;  $F_{6,72} = 0,42$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 4b). A variação não explicada também apresentou alto valor (50%).

## DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros destacou-se dos demais em relação à riqueza e diversidade, enquanto o Parque Estadual de Terra Ronca apresentou os padrões mais homogêneos em relação à composição, riqueza e diversidade. Foi verificado também, que, quando levamos em consideração o conjunto das três escalas espaciais de estudo, as frações ambiente estruturado no espaço e puramente espacial, são importantes na determinação da variação das espécies, refletindo a existência de uma interação entre fatores bióticos e ambientais nas comunidades, agindo em diferentes proporções nas escalas.

### Composição, riqueza e diversidade

As famílias com o maior número de espécies para as áreas de Cerrado *sensu lato* nos Parques Nacionais de Brasília e da Chapada dos Veadeiros e Parque Estadual de Terra Ronca usualmente apresentam maior grau de riqueza, principalmente nas fisionomias savânicas e campestres do Cerrado. Asteraceae e Poaceae encontram-se praticamente restritas ao componente herbáceo-subarbustivo (Mantovani & Martins 1993, Munhoz & Felfili 2007). A alta colonização pelos indivíduos destas famílias está relacionada com a adaptação das espécies à alta intensidade luminosa, condição encontrada nas fisionomias campestres, podendo ser considerados locais ideais para seu estabelecimento (Tannus & Assis 2004). Asteraceae e Poaceae também estão entre as nove famílias mais hiperdiversas do Brasil, pois apresentam pelo menos mil espécies consideradas nativas (Rapini *et al.* 2009).

Os altos valores de cobertura nos três sítios para as espécies da família Poaceae também foram registrados em Vereda, Campo Sujo e Campo Limpo úmido de outras regiões (Guimarães *et al.* 2002, Munhoz & Felfili 2006, 2008). O hábito “entouceirado” das espécies desta família é importante na determinação dos altos valores de cobertura dos ambientes estudados, assim como as adaptações morfológicas e fisiológicas. Altos valores de cobertura de algumas espécies, como *Echinolaena inflexa* (capim-flexinha) e a exótica *Melinis minutiflora* (capim-gordura), estão relacionados com ausência da passagem de fogo (Martins *et al.* 2004, Munhoz & Felfili 2006). Estudos realizados no

Parque Nacional de Brasília demonstraram que o capim-gordura vem colonizando grandes áreas, comprometendo o estabelecimento de gramíneas nativas (Martins *et al.* 2001, 2007).

A comparação dos valores de riqueza e diversidade entre os sítios mostrou que os Parques Nacionais de Brasília (PNB) e da Chapada dos Veadeiros (PNCV) apresentaram os maiores valores de riqueza, mas somente o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros apresentou os maiores valores de diversidade. Os altos valores de riqueza verificados para a flora herbáceo-arbustiva do PNB apontam um padrão diferenciado do que foi descrito por Felfili *et al.* (2001) para o componente lenhoso, presente nas áreas de Cerrado *s.s.* do parque. O Cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional de Brasília está associado a terrenos mais planos e com a mesma distribuição altimétrica, e a área do parque como um todo, encontra-se numa região de relevo relativamente uniforme em comparação ao seu entorno (Bispo *et al.* 2010). Ainda nestas condições, os gradientes topográficos mostraram-se extremamente influentes na distribuição das classes de vegetação e das comunidades de plantas da área (Bispo *et al.* 2010). O padrão de riqueza em espécies, tanto de herbáceas quanto de arbóreas, em diferentes biomas da África do Sul foi fortemente previsto pela heterogeneidade topográfica (Thuiller *et al.* 2006). No geral, a heterogeneidade topográfica contribuiu com a riqueza de espécies de duas maneiras: em primeiro lugar, proporcionando nichos no espaço e, em segundo lugar, proporcionando nichos diferenciados relativamente estáveis ao longo do tempo (Thuiller *et al.* 2006). No Cerrado não há relatos sobre a influência direta da topografia nos padrões de riqueza da flora herbáceo-arbustiva, mas sabe-se que a heterogeneidade topográfica apresenta relação com a variação nas características edáficas, ocasionando diferenças no grau de umidade, altura do lençol freático, textura, teor de matéria orgânica e composição química dos solos, desencadeando diferentes padrões de distribuição espacial e heterogeneidade florística das espécies deste estrato (e.g. Araújo *et al.* 2002, Ramos *et al.* 2006, Tannus 2007, Rezende 2007). Para o componente lenhoso de áreas de Cerrado *s.s.*, a topografia é um forte determinante na composição florística e na distribuição de comunidades, pois ocasiona variação na profundidade do lençol freático (Fonseca & Silva-Júnior 2004). Aqui sugerimos, que estudos complementares sejam realizados para avaliar as condições das relações dos gradientes topográficos na riqueza e distribuição das espécies da flora herbáceo-arbustiva de áreas de Cerrado *s.s.*

No PNCV, além de altos valores de riqueza, também foi verificado altos valores de diversidade, tanto para  $q = 1$ , quanto para  $q = 2$ , mostrando que as comunidades herbáceo-arbustivas do PNCV são compostas em sua maioria pelas espécies mais típicas e dominantes. O Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros localiza-se em uma região de terras altas, fisiograficamente muito heterogênea, acarretando na ocorrência de variados tipos de solos na região, e em decorrência disto à vegetação e a paisagem também são muito variadas (Felfili *et al.* 2001, Haridasan 2007). A região é considerada uma das mais coletadas do Cerrado e também é reconhecida como um centro de endemismo e diversidade (Simon & Proença 2000, Arruda *et al.* 2008). As áreas de Cerrado *s.s.* abrigam os maiores valores de riqueza e diversidade de espécies do componente lenhoso (Felfili *et al.* 2007), e esses padrões podem ser associados com a variação nas classes de solo e com o forte gradiente de fertilidade, que nessa região varia em relação ao pH e teores de nutrientes disponíveis no solo (Haridasan 2007). Os altos valores de riqueza e diversidade, além das particularidades florísticas encontradas na flora herbáceo-arbustiva da Chapada dos Veadeiros (Munhoz & Proença 1998, Mendonça *et al.* 2007), também podem ser associados com essas condições ambientais heterogêneas encontradas no solo e no relevo de toda a região.

Os menores valores de riqueza e diversidade encontrados para o estrato herbáceo-arbustivo do PETER, em relação aos encontrados para o PNB e o PNCV, podem estar relacionados ao tipo de solo e a homogeneidade ambiental da área amostrada. O sítio de amostragem no PETER está localizado numa região de Neossolo Quartzarênico. Levantamentos do componente arbóreo de áreas de Cerrado *s.s.* sobre areia, já demonstraram que estas áreas apresentam valores mais baixos de riqueza e diversidade, quando foram comparadas com áreas de Cerrado *s.s.* que ocorrem sobre outros tipos de solo (Lindoso 2008, Lindoso *et al.* 2009). Áreas de Cerrado *s.s.* em regiões de ocorrência de Neossolos Quartzarênicos apresentaram um gradiente decrescente de densidade da região Sul para a região Nordeste do Brasil, que pode ser relacionado às condições fisiográficas das áreas (Lindoso & Felfili 2007). Ao contrário do PNCV, o PETER encontra-se em uma unidade fisiográfica homogênea (Felfili *et al.* 2008), ou seja, as características de clima, solo e paisagem mantêm um padrão similar (Felfili *et al.* 2001, Silva *et al.* 2006). Esta homogeneidade refletiu-se em valores mais altos de similaridade florística e menores valores de riqueza no componente lenhoso do Cerrado (Felfili *et al.* 2001, Lindoso & Felfili 2007). O padrão encontrado para a

riqueza do componente lenhoso de Cerrado *s.s.* repete-se na flora herbáceo-arbustiva das áreas de Cerrado *sensu stricto* sobre areia do PETER.

### **Fatores ambientais e espaciais**

A análise de partição de variância, que levou em consideração as variáveis ambientais e o conjunto das variáveis espaciais nos sítios de amostragem, mostrou que a assembleia de espécies nos sítios não apresenta uma relação marcante com as variáveis ambientais medidas. A maior parte da variação encontrada para a abundância das espécies foi associada com a fração que corresponde ao ambiente estruturado no espaço, indicando uma potencial influência de efeitos ambientais importantes na comunidade que não poderiam ser separados do efeito espacial, sendo que o segundo maior valor correspondeu à fração puramente espacial. A fração combinada entre ambiente e espaço revela um efeito espacial dos fatores ambientais estruturados sobre interações bióticas, ou ainda, algum efeito de variáveis que não foram incluídas neste modelo (Borcard *et al.* 1992). Alguns autores afirmam que esta fração indica a influência da importância das dinâmicas neutras em moldar padrões na estrutura das comunidades (Gilbert & Lechowicz 2004, Diniz-Filho *et al.* 2012). A fração não explicada evidencia que outras variáveis ambientais seriam relevantes para a comunidade herbáceo-arbustiva dos sítios, bem como a variação aleatória e erro de amostragem (Borcard *et al.* 1992, Legendre & Legendre 2012). No Cerrado, as variáveis ambientais, principalmente as climáticas, influenciam comunidades arbóreas e herbáceo-arbustivas em escalas mais amplas (Françoso 2014, Amaral *et al.*, Capítulo 2). Em escala fina, focando estritamente no componente lenhoso, alguns dados mostram que existe uma relação baixa, mas significativa entre solo, disponibilidade de água e variações na composição e distribuição das espécies, ressaltando que fatores bióticos também devem ser levados em consideração nestas escalas espaciais (Ferreira *et al.* 2009, Dantas & Batalha 2011).

A partição de variância realizada entre a cobertura das espécies, considerando separadamente cada escala espacial, indicou que existe uma maior variação da abundância de espécies em macroescala, seguida de uma variação em microescala, onde ambas são influenciadas por alterações nas condições edáficas. Podemos afirmar que existem variações das espécies dentro de uma mesma subunidade amostral e entre sítios de amostragem, porém não há variação entre as parcelas. Em macroescala a variação foi relacionada com condições de textura (conteúdo de areia) e fertilidade, sendo que a última também foi importante para as variações em microescala. Para a flora herbáceo-

arbustiva do Cerrado, parece que o conjunto de fatores, como a disponibilidade de água no solo e as condições climáticas são fortes determinantes na variação das comunidades ao longo das escalas geográficas (Munhoz & Felfili 2007, Amaral *et al.*, dados não publicados). Em escala fina, as comunidades de Cerrado *s.s.* apresentaram variações relacionadas ao gradiente de nutrientes, e o mesmo comportamento ocorre nas áreas campestres e Veredas, onde as comunidades refletem microambientes formados pelas diferenças nos nutrientes do solo (Araújo *et al.* 2002, Munhoz *et al.* 2008, Mendes *et al.* 2012).

Considerando que a variância nos valores de composição ou abundância das comunidades podem ser consideradas como uma medida de beta diversidade (Legendre *et al.* 2005), podemos afirmar que nossos resultados são um indicativo de que os sítios apresentam altos valores de diversidade beta, ou seja, há uma maior rotatividade em referência ao aparecimento e desaparecimento de espécies entre sítios de amostragem relacionado as mudanças nas características do solo. Esta medida representa a variação na composição ou na abundância de espécies entre sítios numa área geográfica de interesse, sendo que em muitos ecossistemas a diversidade beta pode ser a causa simultânea da influência dos processos bióticos e fatores ambientais em diferentes proporções (Whittaker 1960, 1972). Para uma vegetação montanhosa na Argentina, as medidas de diversidade beta estão ligadas ao aumento nas diferenças das características fisionômicas e físicas entre regiões amostradas (Cingolani *et al.* 2010). Outros trabalhos também sugerem que parâmetros fisionômicos e suas variações podem ser bons preditores para as medidas de diversidade beta (Collantes *et al.* 1999, Jauffret & Lavorel 2003). A diversidade beta do componente lenhoso do Cerrado é elevada, devido às diferenças ambientais encontradas nos habitats, que ocasionam uma distribuição desigual das espécies em forma de mosaico e diferenças fisionômicas (Felfili & Felfili 2001, Felfili *et al.* 2001). A flora herbáceo-arbustiva do Cerrado apresenta variações na composição entre diferentes regiões geográficas (Tannus 2007, Munhoz & Felfili 2007), mesmo em curtas distâncias, o que é relacionado com o ciclo de vida efêmero das espécies e a rápida resposta as alterações nas condições ambientais (Munhoz & Felfili 2006, Munhoz *et al.* 2008), indicando que no bioma, este componente também possui alta diversidade beta, condição que foi confirmada pelos resultados apresentados neste estudo.

A beta diversidade é uma medida importante para subsidiar planejamentos de conservação, pois detecta a variação ou homogeneidade entre comunidades (Condit *et al.* 2002). A equivalência na distribuição de espécies significa que qualquer porção do ambiente tem o mesmo valor de proteção, de forma que, uma única área protegida de grande tamanho seria suficiente para preservar a biodiversidade (Condit *et al.* 2002, Carvalho 2006). Porém, ao se detectar alta taxa de mudança de espécies, esta afirmação deixa de ser verdadeira e o planejamento de áreas protegidas deve englobar diferentes tipos de habitats e com tamanhos suficientes para sustentar a dinâmica natural dos ecossistemas (Condit *et al.* 2002, Carvalho 2006). As medidas de beta diversidade encontradas para a vegetação dos Parques Nacionais de Brasília e Chapada dos Veadeiros e Parque Estadual de Terra Ronca ressaltam o valor de conservação destas unidades de conservação para a proteção da flora herbáceo-arbustiva do Cerrado. Porém, também sugerem que se faz necessária à criação de uma rede de áreas protegidas dispersas por toda a região do bioma, para conservar a abrangência da variabilidade da flora. As áreas protegidas têm a importante função de conservar a biodiversidade e as belezas cênicas. Porém, no Cerrado tem-se apenas 2,7% de unidades de conservação de Proteção Integral que, em sua maior parte, estão descaracterizadas, sem cumprir os objetivos de conservação propostos por cada categoria (MMA 2011a). Um dos objetivos do Plano de Ação para Prevenção e Controle do Desmatamento e das Queimadas no Cerrado (MMA 2011b) é criar e consolidar unidades de conservação para que o Brasil alcance a meta estabelecida na Comissão Nacional de Biodiversidade (Conabio). Para que isso aconteça, as pesquisas dentro de áreas protegidas tornam-se ferramentas fundamentais para nortear ações de manejo e conservação, pois geram informações sobre os mecanismos de funcionamento de ecossistemas e comunidades e, conseqüentemente, sobre a biodiversidade em diferentes escalas de estudo. Sendo assim, além de contribuir com o conhecimento da flora fanerogâmica destas unidades de conservação, espera-se que este trabalho torne-se uma fonte de auxílio no planejamento e gestão das áreas protegidas envolvidas neste estudo.

## **ANEXO**

### **Material Suplementar<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup> Este material será disponibilizado por meio digital.

**Tabela A1.** Espécies herbáceo-arbustivas e seus respectivos valores de cobertura absoluta (CA) por segmentos amostrados nos Parques Nacionais de Brasília (PNB) e Chapada dos Veadeiros (PNCV) e Parque Estadual de Terra Ronca (PETER).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, G.M.; Barbosa, A.A.A.; Arantes, A.A. & Amaral, A.F. 2002. Composição florística de veredas no município de Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* **25**: 475-493.
- Arruda, M.B., Proença, C.E.B., Rodrigues, S.C., Campos, R.N., Martins, R.C. & Martins, E.S. 2008. Ecoregiões, unidades de conservação e representatividade ecológica do bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (ed. by S.M. Sano, S.P. Almeida and J.F. Ribeiro), pp. 229-272. Embrapa Cerrados, Planaltina, Brasília.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2001. Floristic composition of the cerrado in the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, southeastern Brazil). *Acta Botanica Brasilica* **15**: 289-304.
- Blanchet, F.G.; Legendre P. & Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* **89**:2623–2632.
- Bell, G.H. 2001. Neutral macroecology. *Science* **293**: 2413–2417.
- Bispo, P.C.; Valeriano, M.M. & Kuplich, T.M. 2010. Relação entre as variáveis morfométricas extraídas de dados SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*) e a vegetação do Parque Nacional de Brasília. *Acta Botanica Brasilica* **24**: 96-103.
- Borcard, D.; Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* **73**: 1042-1055.
- Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**:51–68.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer, New York.
- Bremer, B.; Bremer, K.; Chase, M.; Fay, M.; Reveal, J.; Soltis, D; Soltis, P. & Stevens, P. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the

- orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**: 105-121.
- Canfield, R. 1941. Application of line interception in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* **39**: 388-394.
- Canfield, R. 1950. *Sampling range by the line interception method*. Southwestern Forest and Range Experiment Station.
- Carvalho, F.A. 2006. Diversidade beta no interflúvio Purus-Madeira: determinantes da estrutura das comunidades de Marantaceae, Araceae e Pteridófitas ao longo da BR 319, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado. INPA/UFAM, Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais.
- Carvalho, G. 2015. *Pacote 'flora' - tools for interacting with the Brazilian Flora Checklist*, versão 0.2.2. Disponível em: <http://cran.rproject.org/web/packages/flora/index.html>.
- Castro, A.A.J.F. & Martins, F.R. 1999. Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco*, **7**: 147-178.
- Chao, A.; Gotelli, N.J.; Hsieh, T.C.; Sander, E.L.; Ma, K.H.; Colwell, R.K. & Ellison, A.M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* **84**: 45-67.
- Cingolani, A.M.; Vaieretti, M.V.; Gurvich, D.E.; Giorgis, M.A. & Cabido, M. 2010. Predicting alpha, beta and gamma plant diversity from physiognomic and physical indicators as a tool for ecosystem monitoring. *Biological Conservation* **143**: 2570-2577.
- Collantes, M.B.; Anchorena, J. & Cingolani, M.A. 1999. The steppes of Tierra del Fuego: floristic and growthform patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecology* **140**: 61-75.
- Condit, R.; Pitman, N.; Leigh, E.G.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R.B.; Núñez, P.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H.C.; Losos, E. & Hubbell, S.P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**: 666-669.

- Coutinho, L.M. 1978. O conceito de Cerrado (The concept of Cerrado). *Revista Brasileira de Botânica* **1**: 17-23.
- Coutinho, L.M. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. *Ecology of tropical savannas* (ed. by B.J. Huntley & B.H. Walker), pp. 273-291. Springer Berlin Heidelberg.
- Crawley, M.J. & Harral, J.E. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* **291**: 864-8.
- Dantas, V.L. & Batalha, M.A. 2011. Vegetation structure: fine scale relationships with soil in a cerrado site. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **206**: 341-346.
- Diniz-Filho, J.A.F.; Rangel, T.F.L. & Bini, L.M. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* **17**: 479-488.
- Diniz-Filho, J.A.F.; Siqueira, T.; Padiá, A.A.; Rangel, T.R.; Landeiro, V.L. & Bini, L.M. 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* **121**: 201-210.
- Dormann, C.F.; Elith, J.; Bacher, S.; Buchmann, C.; Gudrun, C.; Carré, G.; Marquéz, J.R.G.; Gruber, B.; Lafourcade, B.; Leitão, P.J.; Münkemüller, T.; McClean, C.; Osborne, P.E.; Reineking, B.; Schröder, B.; Skidmore, A.K.; Zurell, D. & Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* **36**, 027-046.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**: 201-341.
- EMBRAPA. 1997. *Manual de métodos de análise de solo*. Centro Nacional de Pesquisas de Solos: Rio de Janeiro.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisas de Solos. 1999. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Embrapa-SPI/Embrapa Solo, Brasília e Rio de Janeiro.
- Felfili, J.M.; Sevilha, A.C. & Silva-Junior, M.C. 2001. Comparação entre as unidades fisiográficas Chapada Pratinha, Veadeiros e Espigão Mestre do São Francisco. *Biogeografia do bioma cerrado: estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco*. (ed. by J.M. Felfili & M.C. Silva-Junior). pp. 80-152. Brasília, Universidade de Brasília. Faculdade de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal.

- Felfili, J.M., Silva-Júnior, M.C., Sevilha, A.C., Fagg, C.W., Walter, B.M.T., Nogueira, P.E. & Rezende, A.V. 2004. Diversity, floristic and structural patterns of cerrado vegetation in Central Brazil. *Plant Ecology* **175**: 37-46.
- Felfili, J.M. 2007. Chapada dos Veadeiros. *Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros* (ed. by J.M. Felfili; A.V. Rezende & M.C. Silva-Júnior). Editora UnB/FINATEC, Brasília, 256p.
- Felfili, J.M.; Rezende, A.V.; Silva-Junior, M.C.; Silva, P.E.N.; Walter, B.M.T.; Encinas, J.I & Silva, M.A. 2007. Fitossociologia da vegetação arbórea. *Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros* (ed. by J.M. Felfili; A.V. Rezende & M.C. Silva-Júnior). Editora UnB/FINATEC, Brasília, 256p.
- Felfili, J.M.; Felfili, M.C.; Nogueira, P.E.; Armas, J.F.S.; Farinas, M.R.; Nunes, M.; Silva-Junior, M.C.; Rezende, A.V. & Fagg, C.W. 2008. Padrões fitogeográficos e sua relação com sistemas de terra no bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (ed. by S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro), pp. 215-228. Embrapa Cerrados, Planaltina, Brasília.
- Felfili, M.C. & Felfili, J.M. 2001. Diversidade alfa e beta no Cerrado *sensu stricto* da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **15**: 243-254.
- Ferreira, J.N.; Bustamante, M.M.D.C. & Davidson, E.A. 2009. Linking woody species diversity with plant available water at a landscape scale in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science* **20**: 826-835.
- Filgueiras, T.S. 2002. Herbaceous plant communities. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. by P.S. Oliveira & J. R. Marquis). Columbia University Press, New York.
- Fonseca, M.D. & Silva-Júnior, M.D. 2004. Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília, DF. *Acta Botanica Brasilica* **18**: 19-29.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. 2005. Spatial Analysis: a guide for ecologists. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Françoso, R.D. 2014. *Padrões biogeográficos e composição das comunidades arbóreas do Cerrado brasileiro*. Tese de doutorado. Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF. 160p.

- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, **15**: 97-108.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**: 7651-7656.
- Greig-Smith, P. 1961. Data on pattern within plant communities. 1. The analysis of pattern. *Journal of Ecology*, **49**: 695-702.
- Guimarães, A.J.M, Araújo, G.M. & Corrêa, G.F. 2002. Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma Vereda em Uberlândia, MG. *Acta Botanica Brasilica* **16**: 317-329.
- Haridasan, M. 2007. Solos. *Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros* (ed. by J.M. Felfili; A.V. Rezende & M.C. Silva-Júnior). Editora UnB/FINATEC, Brasília, 256p.
- Harrel-Junior, F.E. & Dupont, C. 2015. Hmisc: Harrel Miscellaneous. R package version 3.15-0. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>.
- Hsieh, T.C.; Ma, K.H. & Chao, A. 2014. *iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity*. R package, versão 2.0. Disponível em: URL:<http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download>.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993. *Mapa de vegetação do Brasil*. Available on: <http://mapas.ibge.gov.br/interativos/arquivos/downloads>.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. 2014. Estação meteorológica de Posse – GO, temperatura média 31/01/2004 a 31/01/2014. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>. Acessado em: julho 2015.
- Jauffret, S. & Lavorel, S. 2003. Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* **14**: 399–408.
- Kent, M. & Coker, P. 1994. *Vegetation description and analysis. A practical approach*. John Willey, Chichester, UK.

- Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* **80**: 107-138.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* **74**: 1659-1673.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**: 271–280.
- Legendre, P.; Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**: 435-450.
- Legendre, P; De Cáceres, M. & Borcard, D. 2010a. Community surveys through space and time: testing the space-time interaction in the absence of replication. *Ecology* **91**: 262-272.
- Legendre P.; Borcard D. & Blanchet, G. 2010b. *Pacote 'PCNM': PCNM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses.*
- Legendre, P. & Legendre, L. 2012. *Numerical ecology*. 3a ed. Amsterdam: Elsevier Science BV.
- Legendre, P.; Borcard, D. & Roberts, D.W. 2012. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. *Ecology* **93**: 1234-1240.
- Lindoso, G.D.S & Felfili, J.M. 2007. Características florísticas e estruturais de Cerrado *sensu stricto* em Neossolo Quartzarênico. *Revista Brasileira de Biociências*, **5**: (S2), 102-104.
- Lindoso, G.D.S. 2008. Cerrado *sensu stricto* sobre neossolo quartzarênico: fitogeografia e conservação. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Lindoso, G.S.; Felfili, J.M.; Costa, J.M., & Castro, A.A.J.F. 2009. Diversidade e estrutura do Cerrado *sensu stricto* sobre areia (Neossolo Quartzarênico) na Chapada Grande Meridional, Piauí. *Revista de Biologia Neotropical* **6**: 45-61.
- Lista de Espécies da Flora do Brasil. 2015. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acessado em: maio de 2015.

- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **51**:1207–1210.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F.R.C.; Castilho, C.V. & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* **5**: 1-6.
- Mantovani, W. & Martins, F.R. 1993. Florística do Cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP. *Acta Botanica Brasilica* **7**: 33-60.
- Martins, C.R.; Leite, L.L. & Haridasan, M. 2001. Recuperação de uma área degradada pela mineração de cascalho com uso de gramíneas nativas. *Revista Árvore* **25**: 157-166.
- Martins, C.R.; Leite, L.L. & Haridasan, M. 2004. Capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), uma gramínea exótica que compromete a recuperação de áreas degradadas em unidades de conservação. *Revista Árvore* **28**: 739-747.
- Martins, C.R.; Hay, J.D.V.; Valls, J.F.M.; Leite, L.L. & Henriques, R.P.B. 2007. Levantamento das gramíneas exóticas do Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Natureza & Conservação* **5**: 23-30.
- Mendes, M.R.A, Munhoz, C.B.R., Silva-Júnior, M.C. & Castro, A.A.J.F. 2012. Relação entre a vegetação e as propriedades do solo em áreas de campo limpo úmido no Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. *Rodriguésia* **63**: 971-984.
- Mendonça, R.C.; Filgueiras, T.S. & Fagg, C.W. 2007. Análise florística da Chapada dos Veadeiros. *Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros* (ed. by J.M. Felfili; A.V. Rezende & M.C. Silva-Júnior), pp. 120-237. Editora UnB/FINATEC, Brasília, 256p.
- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Walter, B.M.T.; Silva-Júnior, M.C.; Rezende, A.V.; Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E. 2008. Flora vascular do Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (ed. by S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro), pp. 289-556. Embrapa Cerrados, Planaltina, Brasília.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2011a. Cadastro Nacional de Unidades de Conservação. Disponível em:

<http://www.mma.gov.br/sitio/index.php?ido=conteudo.monta&idEstrutura=119>.

Acessado em: março de 2015.

MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2011b. Plano de Ação para prevenção e controle do desmatamento e das queimadas no Cerrado. Brasília: MMA. 200p.

MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2015. Cadastro Nacional de Unidades de Conservação. Disponível em:

<http://www.mma.gov.br/sitio/index.php?ido=conteudo.monta&idEstrutura=119>.

Acesso em: agosto de 2015.

Munhoz, C.B.R., & Proença, C.E.B. 1998. Composição florística do município de Alto Paraíso de Goiás na Chapada dos Veadeiros. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* **3**: 102-150.

Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2006. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **20**: 671-685.

Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2007. Florística do estrato herbáceo-subarbustivo de um campo limpo úmido em Brasília, Brasil. *Biota Neotropica* **7**: 1-11.

Munhoz, C.B.R., & Felfili, J.M. 2008. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo em campo limpo úmido no Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica* **22**: 905-913.

Munhoz, C.B.R.; Felfili, J.M. & Rodrigues, C. 2008. Species-environment relationship in the herb-subshrub layer of a moist Savanna site, Federal District, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **68**: 25-35.

Munhoz, C.B.R. & Araújo, G.M. 2011. Métodos de amostragem do estrato herbáceo-subarbustivo. *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos* (ed. by J.M. Felfili; P.V. Eisenlohr; M.M.R.F. Melo; L.A. Andrade & J.A.A.M. Neto), pp. 211-230. Editora UFV, Viçosa.

Normand, S.; Vormisto, J.; Svenning, J.-C.; Grández, C. & Balslev, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology* **186**: 161-176.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. & WAGNER, H. 2013. Pacote 'Vegan': Community Ecology Package. R package version 2.0-10.

- Peres-Neto, P.R.; Legendre, P.; Dray, S. & Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**: 2614–2625.
- Peres-Neto, P.R. & Legendre, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 174–184.
- R Development Core Team. 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos, M.V.V.; Curi, N.; Motta, P.E.F.; Vitorino, A.C.T.; Ferreira, M.M. & Silva, M.L.N. 2006. Veredas do triângulo mineiro: solos, água e uso. *Ciência Agrotecnologia* **30**: 283-293.
- Rapini, A.; Andrade, M.J.G.; Giuliatti, A.M.; Queiroz, L.P. & Silva, J.M.C. 2009. Introdução. *Plantas raras do Brasil* (ed. by A.M. Giuliatti; A. Rapini; M.J.G. Andrade; L.P. Queiroz & J.M.C. Silva). pp. 23-35. Conservação Internacional, Belo Horizonte, MG.
- 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.
- Rezende, J.M. 2007. *Florística, fitossociologia e a influência do gradiente de umidade do solo em campos úmidos no Parque Estadual do Jalapão, Tocantins*. Dissertação de mestrado. Instituto de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (ed. by S.M. Sano, S.P. Almeida and J.F. Ribeiro), pp. 151-199. Embrapa Cerrados, Planaltina, Brasília.
- Rizzini, C.T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Âmbito Cultural.
- Secretaria de Meio Ambiente de Goiás. 2015. *Unidades de conservação estaduais*. Disponível em: <http://www.secima.gov.br/>. Acessado em julho de 2015.

- Silva, J.F., Fariñas, M.R., Felfili, J.M. & Klink, C.A. 2006. Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography* **33**: 536-548.
- Simon, M.F., & Proença, C. 2000. Phytogeographic patterns of Mimosa (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism?. *Biological conservation* **96**: 279-296.
- Sitzia, T.; Dainese, M. & McCollin, D. 2014. Environmental factors interact with spatial processes to determine herbaceous species richness in woody field margins. *Plant Ecology* **215**:1323-1335.
- Tamme, R.; Hiiesalu, I.; Laanisto, L.; Szava-Kovats, R. & Pärtel, M. 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and coexistence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science* **21**: 796-801.
- Tannus, J.L.S. & Assis, M.A. 2004. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de Cerrado, Itirapina – SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 489-506.
- Tannus, J.L.S. 2007. *Estudo da vegetação dos campos úmidos de Cerrado: aspectos florísticos e ecológicos*. Tese de doutorado. Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual Paulista, 138p.
- Thuiller, W.; Midgley, F.; Rougeti, G.M. & Cowling, M.R. 2006. Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa. *Ecography* **29**: 733-744.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs* **30**: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.
- 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.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**: 385-397.
- Wilkinson, L. 2011. Pacote ‘Venneuler’: Venn and Euler diagrams. R package version 1.1-0.

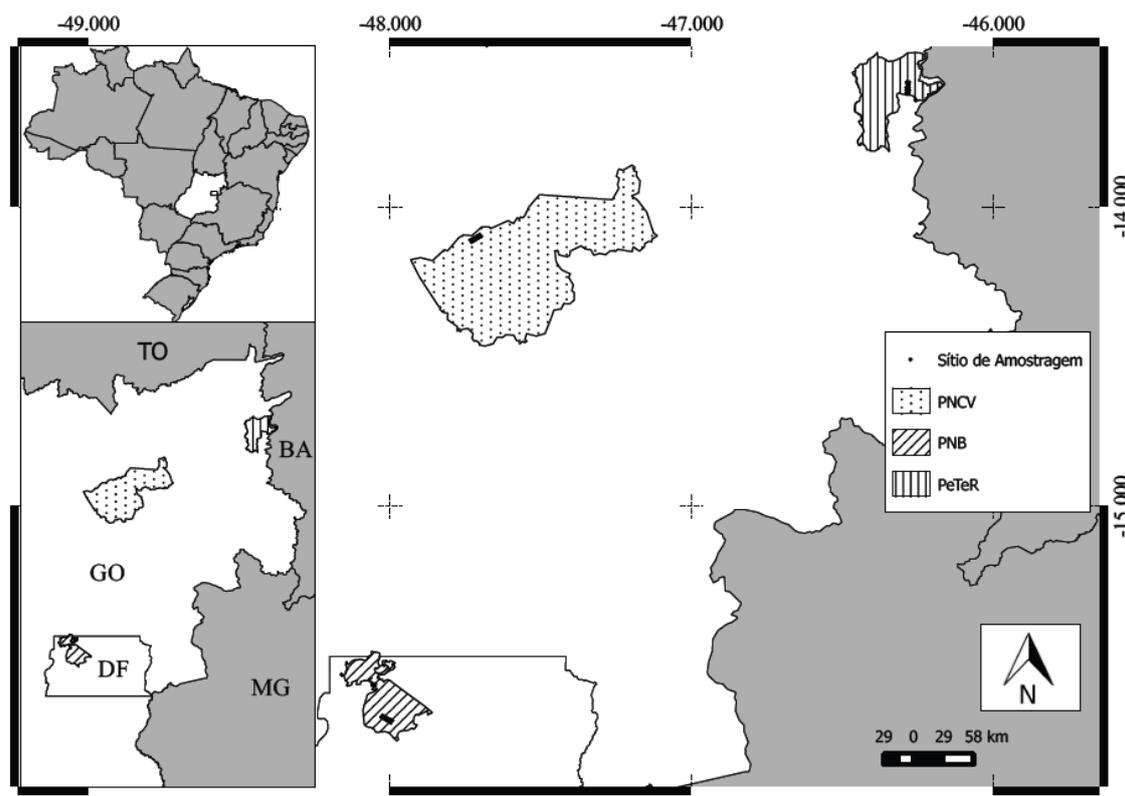
**Tabela 1.** Sítios de amostragem no Parque Nacional de Brasília (PNB), Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV) e Parque Estadual de Terra Ronca (PETER), onde UC = unidade de conservação; Lat/Long = latitude/longitude; Cerrado *s.s.* = Cerrado sentido restrito ou *sensu stricto*.

UC/Estado/Área	Parcela	Lat(S)/Lon(W)	Altitude(m)	Fitofisionomia	
<b>PNB/DF/40.398,90</b>	500N	15°42'50,4"	47°59'31,2"	1.117	Cerrado <i>s.s.</i>
	1500N	15°42'36"	48°00'00"	1.134	Cerrado <i>s.s.</i>
	2500N	15°42'21,6"	48°00'32,4"	1.102	Cerrado <i>s.s.</i>
	3500N	15°42'3,6"	48°01'1,2"	1.102	Cerrado <i>s.s.</i>
	4500N	15°41'49,2"	48°01'30"	1.102	Cerrado <i>s.s.</i>
	500S	15°43'22,8"	47°59'52,8"	1.117	Cerrado <i>s.s.</i>
	1500S	15°43'4,8"	48°00'21,6"	1.134	Cerrado <i>s.s.</i>
	2500S	15°42'46,8"	48°00'50,4"	1.134	Cerrado <i>s.s.</i>
	3500S	15°42'28,8"	48°01'19,2"	1.102	Cerrado <i>s.s.</i>
	4500S	15°42'10,8"	48°01'48"	1102	Cerrado <i>s.s.</i>
<b>PNCV/GO/65.514,00</b>	500N	14°05'31.2"	47°42'10.8"	1202	Campo limpo seco/Cerrado <i>s.s.</i>
	1500N	14°05'49.2"	47°42'39.6"	1161	Campo limpo seco/Campo sujo
	2500N	14°06'7.2"	47°43'8.4"	1161	Cerrado rupestre
	3500N	14°06'21.6"	47°43'37.2"	1161	Cerrado rupestre

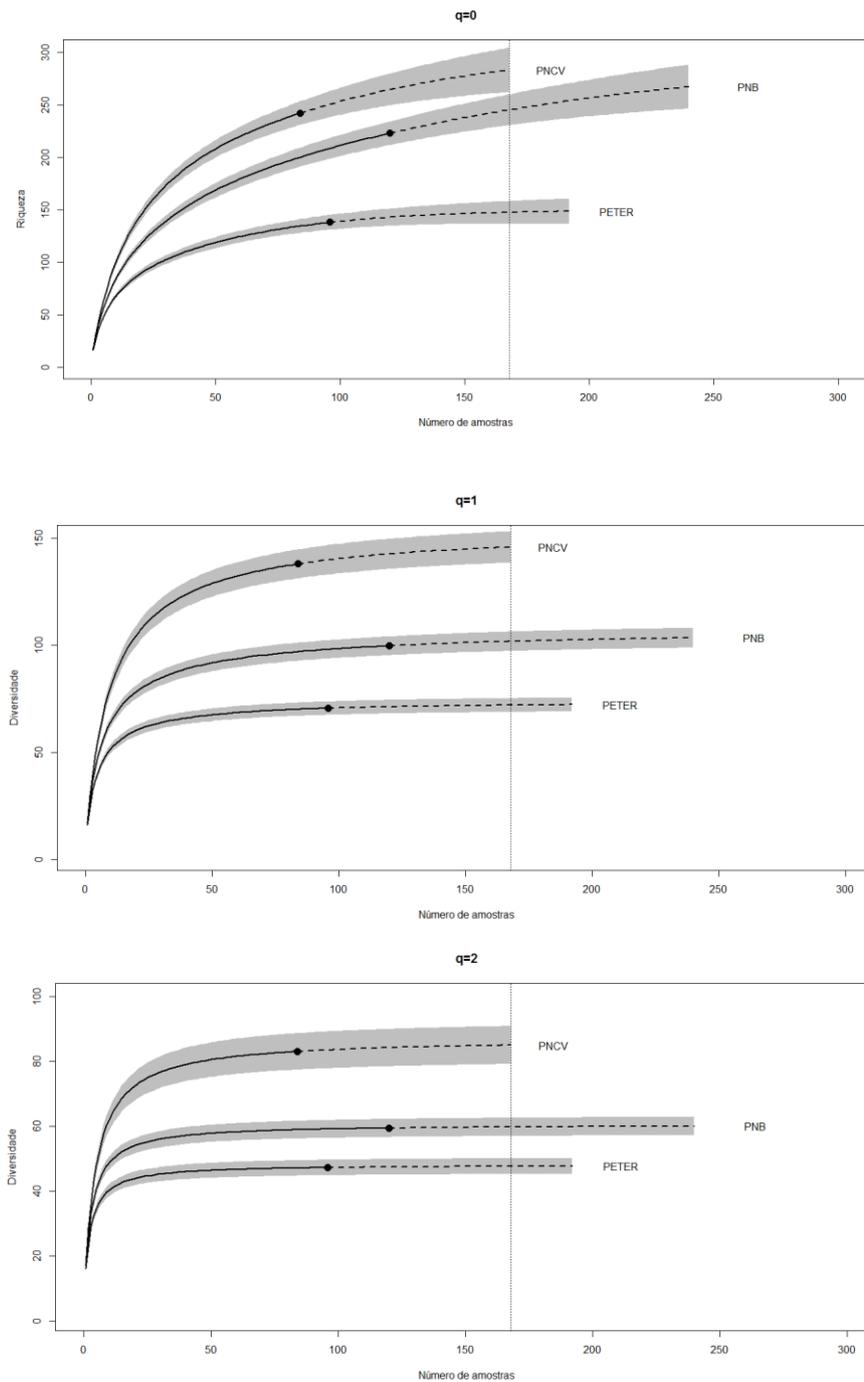
<b>UC/Estado/Área</b>	<b>Transecto</b>	<b>Lat(S)/Lon(W)</b>		<b>Altitude(m)</b>	<b>Fitofisionomia</b>
<b>PNCV/GO/65.514,00</b>	4500N	14°06'39.6"	47°44'06"	1.161	Campo sujo/Cerrado rupestre
	3500S	14°06'50.4"	47°43'19.2"	1.161	Campo limpo seco/Cerrado s.s.
	4500S	14°07'4.8"	47°43'48"	1.161	Cerrado s.s.
<b>PETER/GO/57.000,00</b>	500L	13°37'15"	46°16'48"	801	Cerrado s.s.
	1500L	13°36'42"	46°16'47"	747	Cerrado s.s.
	2500L	13°36'10"	46°16'49"	763	Cerrado s.s.
	4500L	13°35'5"	46°16'47"	760	Cerrado s.s.
	500W	13°37'14"	46°17'21"	766	Cerrado s.s.
	1500W	13°36'42"	46°17'21"	766	Cerrado s.s.
	3500W	13°35'30"	46°17'11"	717	Cerrado s.s.
	4500W	13°35'4"	46°17'19"	769	Cerrado s.s.

**Tabela 2.** Variáveis edáficas selecionadas como preditores ambientais, através da correlação de Pearson ( $|r| \leq 0,7$ ) para os Parques Nacionais de Brasília e Chapada dos Veadeiros e Parque Estadual de Terra Ronca, Brasil.

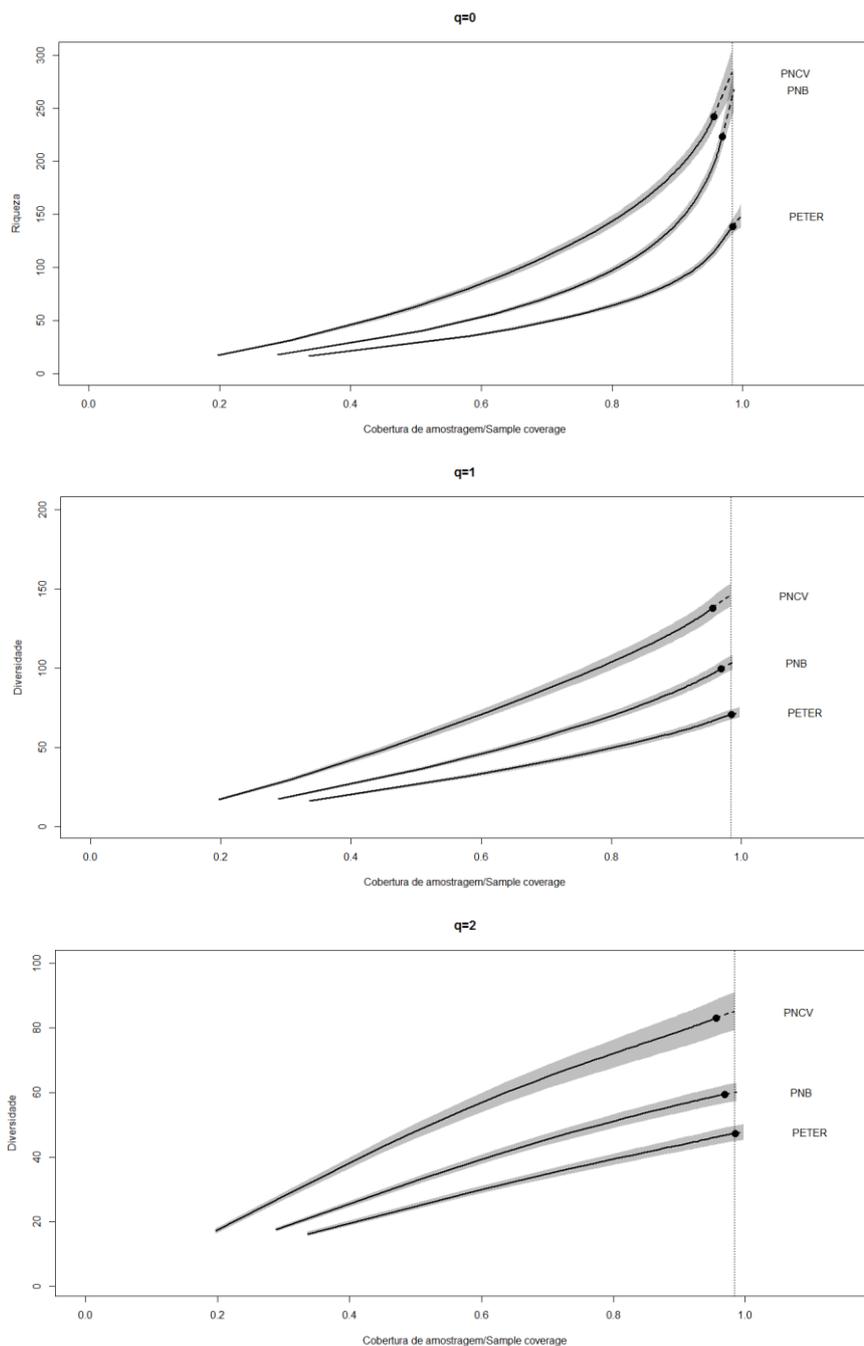
	<b>Areia</b>	<b>Silte</b>	<b>N Total</b>	<b>pH</b>	<b>P</b>	<b>K</b>	<b>Ca</b>	<b>Mg</b>	<b>Al</b>
<b>Areia</b>	1	-0,532	0,655	-0,528	0,476	-0,707	-0,563	-0,687	0,219
<b>Silte</b>	-0,532	1	-0,509	0,096	-0,294	0,315	0,276	0,356	0,182
<b>N Total</b>	0,655	-0,509	1	-0,250	0,334	-0,658	-0,737	-0,662	-0,101
<b>pH</b>	-0,528	0,096	-0,250	1	-0,335	0,112	0,274	0,128	-0,724
<b>P</b>	0,476	-0,294	0,334	-0,335	1	-0,307	-0,381	-0,386	0,230
<b>K</b>	-0,707	0,315	-0,658	0,112	-0,307	1	0,676	0,790	0,277
<b>Ca</b>	-0,563	0,276	-0,737	0,274	-0,381	0,676	1	0,797	0,040
<b>Mg</b>	-0,687	0,356	-0,662	0,128	-0,386	0,790	0,797	1	0,202
<b>Al</b>	0,219	0,182	-0,101	-0,724	0,230	0,277	0,040	0,202	1



**Figura 1.** Localização dos sítios de amostragem nos Parques Nacionais de Brasília - PNB (DF) e Chapada dos Veadeiros - PNCV (GO) e Parque Estadual de Terra Ronca - PETER (GO), Brasil.

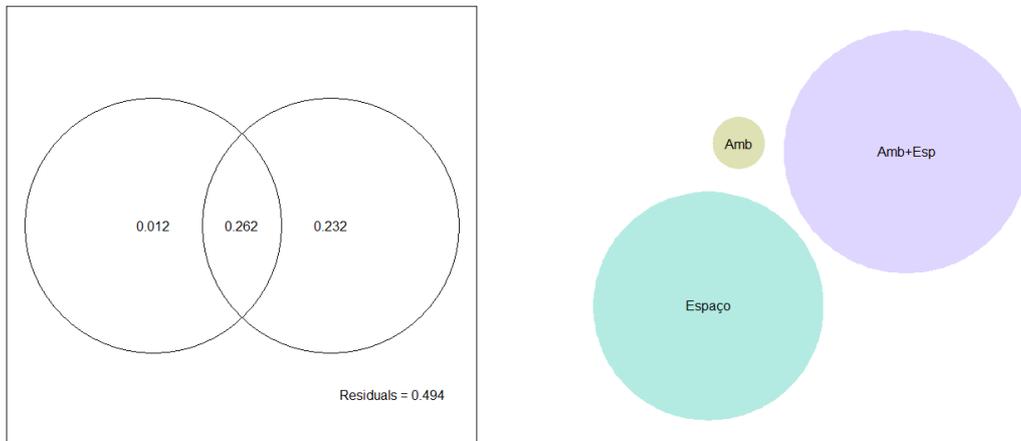


**Figura 2.** Rarefação (linhas contínuas) e extrapolação (linhas pontilhadas) para o número de amostras das comunidades da flora herbáceo-arbustiva dos Parques Nacionais de Brasília (PNB) e Chapada dos Veadeiros (PNCV) e Parque Estadual de Terra Ronca (PETER) em função dos números de Hill ( $q=0, 1, 2$ ). As áreas marcadas em cinza correspondem aos intervalos de confiança de 95%, obtidos através do método *bootstrap*. As amostras de referência são indicadas pelos pontos sólidos e a linha vertical pontilhada corresponde ao valor de comparação, que foi determinado como sendo o menor valor entre os valores máximos extrapolados.

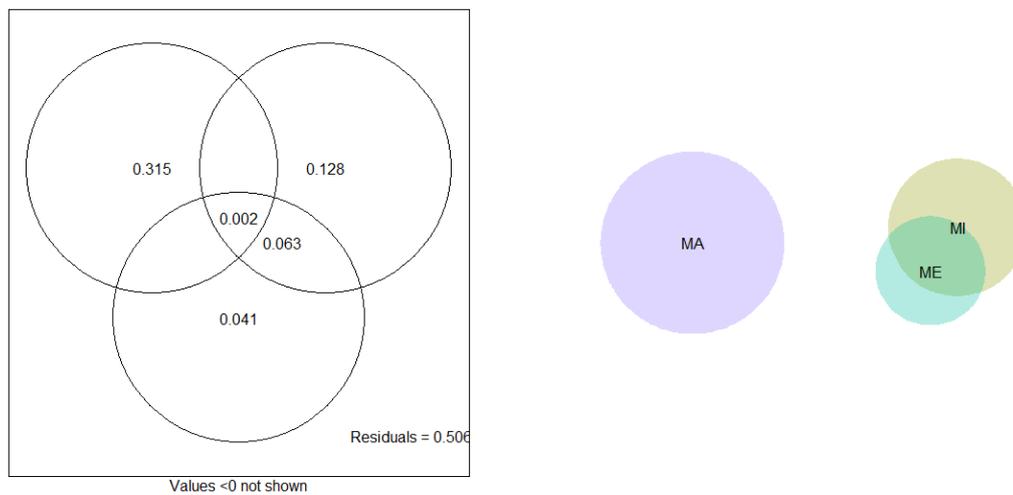


**Figura 3.** Rarefação (linhas contínuas) e extrapolação (linhas pontilhadas) para a abrangência da cobertura de amostragem (*sample coverage*) das comunidades da flora herbáceo-arbustiva dos Parques Nacionais de Brasília (PNB) e Chapada dos Veadeiros (PNCV) e Parque Estadual de Terra Ronca (PETER) em função dos números de Hill ( $q=0, 1, 2$ ). As áreas marcadas em cinza correspondem aos intervalos de confiança de 95%, obtidos através do método *bootstrap*. As amostras de referência são indicadas pelos pontos sólidos e a linha vertical pontilhada corresponde ao valor de comparação, que foi determinado como sendo o menor valor entre os valores máximos extrapolados.

a)



b)



**Figura 4. a)** Partição de variância e diagramas de Venneuler dos componentes ambientais (Amb = ambiente) e espaciais (Esp = espaço) e **b)** dos componentes espaciais considerando as três escalas de estudo (MA = macroescala; ME = mesoescala e MI = microescala) para a flora herbáceo-arbustiva dos Parques Nacionais de Brasília (DF) e Chapada dos Veadeiros (GO) e Parque Estadual de Terra Ronca (GO), Brasil.

## CAPÍTULO 2

### **Botanical richness and phytogeography of the Cerrado's herb-shrub flora and the implications for conservation<sup>2</sup>**

**RESUMO** – O objetivo deste estudo foi elucidar os padrões de riqueza e fitogeográficos da flora herbáceo-arbustiva do Cerrado. Assim como, estimar a porcentagem de áreas com alto valor de riqueza, que abrangem remanescentes de vegetação natural e áreas protegidas. Nós produzimos modelos de distribuição de espécies (*Species distribution models*; SDMs) para 5.362 espécies, utilizando registros botânicos de nossos inventários e das bases de dados GBIF e speciesLink, combinados com 17 variáveis ambientais. Todos os modelos foram testados contra modelos nulos, sendo obtidos 5.039 modelos significativos, os quais foram utilizados para gerar padrões de riqueza. Os padrões derivados dos modelos significativos indicaram que altos níveis de riqueza de espécies foram encontrados nas regiões Centro-Sul-Leste e Oeste do Cerrado. Os modelos foram convertidos para valores de presença e ausência e submetidos a uma análise de agrupamento (*Partitioning Around Medoids*; PAM), que delineou nove regiões fitogeográficas, três representando as regiões nucleares do Cerrado e seis que demonstraram afinidades florísticas com a flora do Cerrado. A área total de vegetação natural remanescente e de áreas protegidas foi avaliada pela sobreposição do mapa de riqueza de espécies com os mapas de áreas protegidas e uso da terra do território brasileiro. Áreas com alto valor de riqueza, identificadas em cada uma das regiões fitogeográficas, foram localizadas fora de áreas protegidas. Pela primeira vez, a flora herbáceo-arbustiva do Cerrado foi quantitativamente analisada baseada em modelos significativos. Considerando nossos resultados, seria importante discutir as possibilidades de redefinir os planos de conservação para a flora do Cerrado.

**Palavras-chave:** Modelos de distribuição de espécies, PAM, áreas protegidas

---

<sup>2</sup> Capítulo submetido ao periódico *Journal of Biogeography* e desenvolvido sob coorientação do Dr. Niels Raes, *Naturalis Biodiversity Center*, Holanda.

**ABSTRACT** - The objective of this study was to elucidate the species richness and phytogeographic patterns of the Cerrado's herb-shrub flora and to estimate the percentage of areas with high species richness that are covered by natural vegetation and the percentage covered by protected areas. We produced species distribution models (SDMs) for 5,362 species using synonymized botanical records from our inventories, GBIF and speciesLink databases combined with 17 least correlated environmental variables. All SDMs were tested against a bias-corrected null-model and the 5,039 significant SDMs were stacked to generate the pattern of botanical richness. The patterns derived from significant SDMs indicated that the highest levels of richness are found in the central-south-eastern and western parts of the Cerrado. The SDMs were converted to discrete presence/absence values and subjected to a partitioning around medoids (PAM) cluster analysis to delineate nine phytogeographic regions for the larger Cerrado area, of which three represent the core Cerrado regions and six show floristic affinities with the Cerrado flora. The total area of remaining vegetation and protected areas were evaluated by overlaying the species richness map with protected areas and land use maps. Many areas with high levels of modelled richness in each of the core Cerrado phytogeographic regions are located outside protected areas. Additionally, few areas are classified as "natural vegetation". For the first time the herb-shrub flora of the Cerrado is quantitatively analyzed based on significant SDMs. Considering our results, it is important to discuss the possibilities to redesign the conservation plans for Cerrado vegetation.

**Keywords:** Species distribution model, PAM clustering, protected areas

## INTRODUCTION

Neotropical savannas cover approximately two hundred seventy million hectares of the South American continent (Olson *et al.* 2001). The Cerrado is the largest of the Neotropical savannas, covering almost 23% of the Brazilian territory (Fig. 1; Silva *et al.* 2006). It is considered a hotspot of species richness harboring around 12,000 plant species and high levels of endemism (Myers *et al.* 2000, Mendonça *et al.* 2008).

The Cerrado is characterized by a vegetation mosaic of forests, savannas and grasslands. Forests formations are characterized by the predominance of a tree layer forming a continuous canopy including "Cerradão" (woodland), gallery, riparian and

dry forests (Ribeiro & Walter 2008). The main phytophysognomic form of the savanna formations is “Cerrado *sensu stricto* (*s.s.*)”, characterized by trees and shrubs varying in density over a grass layer. “Veredas” or palms swamps are characterized by grasslands and the presence of the palm tree *Mauritia flexuosa* L.f.. Palm swamp occurrence is conditioned by the upwelling of groundwater (Ribeiro & Walter 2008). Furthermore, three types of grassland vegetation are recognized: “Campo Rupestre” (rocky grassland), “Campo Sujo” (shrub grassland) and “Campo Limpo” (open grassland). Rocky and shrub grasslands are characterized by a sparse presence of treelets and herb-shrub cover, where the first one occurs on rocky outcrops at altitudes above 900 m. In the “Campo Limpo” herbaceous vegetation prevails, especially graminoids (Ribeiro & Walter 2008).

The Cerrado’s phytophysognomic mosaics are related to climatic gradients and spatial patterns of edaphic and pedological conditions, such as differences in soil texture, drainage and depth (Furley & Ratter 1988). Ratter *et al.* (2003) proposed six distinct phytogeographical provinces within the Cerrado biome based on surveys of the woody flora at 376 sites (Fig. 3). Distinctions in the different floristic regions of Ratter *et al.* (2003) were explained by altitude and climate as major gradients, complemented by influences of latitude, mesotrophic and dystrophic soils.

Compared to the woody flora, the herb-shrub component has a higher floristic richness, with approximately 9,600 species of shrubs, subshrubs and herbs, including many endemic species (Mendonça *et al.* 2008). The herb-shrub layer is often neglected but comprises an important component of the Cerrado’s species richness, and therefore cannot be neglected in studies that provide information and support to draw conservation strategies for the Cerrado.

Cerrado wide studies about species richness and phytogeographic patterns of the herb-shrub layer, and the environmental conditions that control the differences in community composition are rare. Most published studies focused on the floristic composition, or on structural responses of herb-shrub communities to environmental conditions at local scales (Munhoz *et al.* 2008). In terms of phytogeographical studies, there is a lack of knowledge about the distribution patterns of the herb-shrub component in relation to climatic and edaphic conditions.

The Cerrado's flora, as a whole, is threatened by deforestation and land use change for grazing and agriculture since 1970 (MMA 2010). Incentives for economic growth and agriculture projects in the region have resulted in deforestation and the conversion to open pastures with consequently loss of native flora and the introduction of exotic species used as fodder; especially African grasses that suppress the growth of the native vegetation, as well as the use of induced fire for the clearing and management of pastures (MMA 2010).

Given the exceptional high levels of biodiversity and ongoing clearing for cattle ranching and agriculture, it is necessary to improve the conservation policies for the Cerrado. These policies should be based on studies that provide scientific information about the patterns of species distributions, community compositions and species richness, to indicate which areas still have high conservation values.

For large areas with no systematically gathered data on species occurrence, the use of species distribution models (SDMs) are powerful tools (Phillips *et al.* 2009). SDMs identify correlations between aspects of abiotic conditions and known occurrences of species across landscapes of interest to define sets of conditions under which species are likely to maintain viable populations (Araújo & Peterson 2012). Efforts to make botanical collection data digitally available now make it possible to predict the distributions of the majority of herb-shrub species for the entire Cerrado at an unprecedented high spatial resolution. The resulting distribution maps can be used to guide the identification of conservation priority areas. These models could help design effective conservation strategies for the Cerrado, taking into account not only the woody species, but also the rich herb-shrub layer, which comprises the majority of the plant richness of the Cerrado.

Focusing on how environmental variables affect distribution patterns, floristic composition and richness of the herb-shrub layer of the Cerrado, and the necessity to identify priority areas for conservation that represent the richness of this structural vegetation component, we address the following objectives: (1) identify areas with high herb-shrub species richness; (2) delineate phytogeographic regions within the Cerrado based on floristic similarities in the herb-shrub flora derived from SDMs; (3) estimating the percentage of high predicted species richness areas covered by the protected areas network by combining protected and priority areas maps, and the current land use map, with our species richness and phytogeographic regions maps.

## METHODS

### Botanical collection data

To model the Cerrado's herb-shrub species richness pattern, we mined all botanical records of South America north of latitude 40°S from both the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) <<http://www.gbif.org/>; downloaded March 31, 2014> and SpeciesLink <<http://splink.cria.org.br/>; downloaded April 10, 2014> databases. To this dataset we added all collection records from our own inventories (Table 1) and the records extracted from Felfili *et al.* (1994), Guimarães *et al.* (2002), Tannus & Assis (2004), Rezende (2007), Eugênio *et al.* (2011), Mello (2012), Santos & Munhoz (2012), Mendes *et al.* (2014) and Munhoz (unpublished data). This dataset contained 1,633,862 specimen records. After removing duplicate records, records identified to genus level, and those without georeferenced locality data, the dataset comprised 986,030 records for South America north of latitude 40°S.

Many species records are filed by their synonym names. To synonymize and standardize all botanical names we used the package 'flora', version 0.2.2 (Carvalho 2014) in R (version 3.0.3; R Development Core Team 2015). This package provides all accepted botanical names for synonyms using the List of Species of the Brazilian Flora (2014). First, we obtained the suggested names for all genus and species epithet name combinations; we disregarded infraspecific and variety taxonomic levels. Second, using these suggested names we obtained a list of accepted botanical names for the synonyms. Subsequently, all accepted names were merged with our dataset containing all records for South America north of latitude 40°S, resulting in 38,129 accepted botanical names.

We overlaid this dataset with a polygon defining the Cerrado (IBGE 2004). We obtained all the 15,062 accepted botanical names of species known to occur in the Cerrado based on recorded presence records. We extracted all records from South America of all 15,062 species known to occur in the Cerrado to prevent modelling truncated niches (*sensu* Raes 2012). Finally, we extracted all records for species that represent herb, subshrub, shrub and vine growth forms in Cerrado Flora Checklist (Mendonça *et al.* 2008), complemented with species names with an herb-shrub growth form derived from the R-package 'flora' (Carvalho 2014). For ambiguous growth forms we followed Mendonça *et al.* (2008). The dataset comprised 9,862 accepted herb-shrub species names known to occur in the Cerrado.

We consider the inference of any relation between presence records and abiotic conditions with less than 5 records unrealistic (Pearson *et al.* 2006). Therefore, all the records of species represented by less than 5 unique collection records at 5 arc-minute spatial resolution ( $\sim 9.3 \times 9.3$  km at the equator) were removed. We deem this spatial resolution realistic to match the accuracy at which collection records can be georeferenced. The final dataset comprised 5,362 species and 278,156 records for modeling.

### **Environmental predictors**

To model the herb-shrub species' distributions we initially selected 41 environmental predictors. These included 19 bioclimatic predictors (1950-2000) plus altitude from the WorldClim database at 5 arc-minutes spatial resolution (Hijmans *et al.* 2005). We added potential evapotranspiration (PET) estimated as the mean annual temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) divided by total annual precipitation (mm), and multiplied by an empirically derived constant of 60 (Loiselle *et al.* 2008, Holdridge *et al.* 1971). Additionally, we selected 20 quantitative continuous soil variables from ISRIC – World Soil Information database (Batjes 2012). All environmental predictors were cropped to the extent of the study area. Finally, we added a mask layer, with a value of one for each raster cell where ever a botanical collection was made based on our total collections database, which represents the target-group background sample used in Maxent (see below; Phillips *et al.* 2009). To reduce dimensionality and to avoid issues with multi-collinearity between environmental predictors (Dormann *et al.* 2013), we used a Spearman's rank correlation to select the least correlated variables at all known collection localities ( $|\text{Spearman's } \rho| < 0.7$ ). From clusters of correlated variables we retained the one we deemed ecologically most meaningful, e.g., minimum temperature in the coldest month, which serve as distribution bottlenecks. In total, 17 of the 41 predictors were kept as environmental predictors to model the species distributions (Appendix; Supplementary material; Table A1).

### **Species distribution modeling**

To model the species distributions we selected Maxent, version 3.3.3k (Phillips *et al.* 2006). Maxent was designed to model species distributions with presence-only data, performs well with few presence records (Wisz *et al.* 2008), and outperforms most other distribution modeling algorithms (Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2013, Elith *et al.* 2006). We

used Maxent's default settings, except the modeling rules were set to use linear and quadratic features only, following Merow *et al.* (2013). Furthermore, we used all presence records for model training and tested the SDMs against a bias corrected null-model (Raes & ter Steege 2007).

As measure of model accuracy we used the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic (ROC) plot produced by Maxent. All measures of SDM accuracy require absences. When these are lacking, they are replaced by pseudo-absences or a background sample in the case of Maxent; a large background sample is required to represent the environmental variation of the variables (Phillips *et al.* 2006). Background samples are drawn from the actual presence area proportional to the species true distribution, which is typically not known. This results in a maximum AUC value of  $1 - a/2$ , where  $a$  represent the species true unknown distribution. Hence, standard AUC values of  $> 0.8$  indicating a good model do not apply (Phillips *et al.* 2006). Therefore, we used bias-corrected null-models (Raes & ter Steege 2007) to test the AUC value of an SDM developed with all presence records against the AUC values expected by chance alone. The AUC value of an SDM developed with  $n$  records is tested against the upper AUC value of the lower 95% quantile derived from the AUC values of  $100 \times n$  randomly drawn and modeled points. An SDM with an AUC value higher than 95% quantile AUC value of its null distribution performs significantly better than random expectation ( $p < 0.05$ ). Only significant SDMs were retained for further analyses (Appendix; Supplementary material; Fig. A1).

### **Botanical richness pattern and delineation of phytogeographic regions**

To generate the pattern of botanical richness of the herb-shrub layer of the Cerrado we converted the continuous Maxent predictions of all significant models (see above) to discrete presence/absence values using the 10 percentile training presence threshold. This threshold is preferred when applied to presence-only data because it does not take absences into account (Merow *et al.* 2013). Species richness was calculated by summing the number of species with predicted presence in each grid cell.

Based on the predicted presence/absence herb-shrub community composition within each cell, we delineated the Cerrado's phytogeographic regions. First, we cropped the data to the Cerrado region plus a buffer of 5 degrees to cover a wider extent of the biome (65.1-31.5°W; 29.7-2.66°S). Second, we converted the community

presence/absence matrix into a community distance matrix using the Jaccard distance (Legendre & Cáceres 2013). Third, we used the partitioning around medoids (PAM) clustering algorithm to delineate different regions (Kaufman & Rousseeuw 1987). The PAM algorithm uses a technique that is based on the search for  $k$  representative objects, called medoids of the dataset. After finding a set of  $k$  medoids,  $k$  clusters are constructed by assigning each observation to the nearest medoid. The goal is to find  $k$  representative objects that minimize the sum of dissimilarities of the observations to their closest representative object (Borcard *et al.* 2011). The limitations of using PAM are that it has no mechanism to detect the optimal number of cluster groups in a dataset (Kreft & Jetz 2010). To define the optimal numbers of clusters (values of  $k$  ranging from 2 to 15) we used the Simple Structure Index (SSI). The maximum SSI is a good indicator of the optimal number of groups (Borcard *et al.* 2011). Indicator species give ecological meaning to the grouping, indicating the number of species that are characteristic for each cluster group. To calculate the indicator index proposed by Dufrêne & Legendre (1997) we used the packages ‘indicspecies’, version 1.7.2 (de Cáceres & Jansen 2014) in R. Finally, to infer the floristic relationships between cluster groups we applied an unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA) clustering of the medoids to obtain a dendrogram of floristic similarities between the phytogeographic regions.

### **Protected areas and remaining vegetation**

We obtained the most recent protected areas dataset for Brazil from the World Database on Protected Areas (IUCN & UNEP-WCMC 2014) and a recent map showing the priority areas for conservation within the Cerrado (MMA 2015), as well as the most recent land use/cover map provided by Brazilian Institute of Geography and Statistics (IBGE 2012) at 1:5,000,000 scale. From the 32 land use types in the land use/cover map, we retained six types to represent natural vegetation: a) forests; b) natural forests; c) forest + agroforestry systems; d) forests + other covers; e) forests + crops and f) forests + pastures. The percentage of remaining natural vegetation and protected areas in areas with high predicted species richness was determined by overlaying the maps. Lastly, we overlaid the phytogeographic regions, priority areas for conservation and predicted species richness maps, to assess the percentage of priority areas for conservation and the high predicted species richness areas in each phytogeographic region.

## RESULTS

### Species distribution models

From the 5,362 modeled species, 5,039 (94%) showed significantly non-random distributions and were retained for further analyses. This dataset represents 174 families known to occur in the Cerrado's herb-shrub layer. The three most representative families are Fabaceae (11%), Asteraceae (10%) and Poaceae (7%). The predictor variables that contributed most to significant SDMs were: precipitation of driest quarter (bio17), minimum temperature of coldest month (bio06), and temperature seasonality (bio04). The most important edaphic predictors were “pH in water”, followed by “effective cation exchange capacity (eCEC)”, “total available water capacity (TAWC)”, and “coarse fragments percentage (CF)” (Appendix; Supplementary material; Figs. A2 and A3).

### Botanical richness pattern and phytogeographic regions

To develop the botanical richness pattern of the Cerrado's herb-shrub flora, we stacked the 5,039 significant SDMs (Fig. 1). Richness values ranged from 600 to 2,155 species per raster cell. High species richness was defined as raster cells with more than 1,200 species co-occurring species. Areas with high richness are mainly found in the south-eastern and central-western parts of the Cerrado, divided by the Araguaia River basin (Fig. 1). In the central-northern part some smaller disjunct localities with high species richness are recognized (Fig. 1).

The SSI analysis indicated that an optimum number of PAM cluster groups was found at nine groups ( $k = 9$ ; Fig. 2), resulting in nine phytogeographic regions for the larger Cerrado region (Fig. 3). There are two recognizable main floristic clusters; the first including regions 1-5 and the second regions 6-9 (Fig. 3). The latter has Amazonian affinities. The first cluster can be further subdivided in three subgroups. The first and second subgroups are represented by regions 1 and 5, respectively. The third subgroup includes regions 2-4.

The core Cerrado is represented by phytogeographic regions 3, 6, 7 and are defined as: **Central-Southeast group (region 3)** with the highest number of indicator species (1,711). Cluster group 3 has a disjunct site located in southern Bolivia (Fig. 3). The **Central-North group (region 6)** and **Western group (region 7)** are located in Central Brazil. Region 6 has few small disjunct sites in region 7, indicative for the floristic

affinities between the two regions. Region 7 extends into the Brazilian and Bolivian Amazon, demonstrating the floristic affinities between the Amazon and the Cerrado (Fig. 3).

The peripheral phytogeographical regions of the Cerrado are represented by regions 1, 2, 4, 5, 8 and 9 (Fig. 3). The **South-Western group (region 1)** corresponds well with what is known as Gran Chaco. The **Southern group (region 2)** has the second highest number of indicator species outside the core Cerrado and extends into Paraguay and Argentina territories. Small disjunct sites are recognized in western Bolivia and in north-western Argentina. The disjunct **Southwest-Southeast group (region 4)** matches to what is known as Pantanal and the Bolivian savannas. A disjunct region is found along the coast of Brazil, representing the Atlantic Forest. The **North-Eastern group (region 5)** corresponds well with the Caatinga, and represents the driest vegetation type. The **North-Western group (region 8)** is located in north-western Brazil. The **Northern group (region 9)** is found in the northern Brazil and shows extensions into the Guyana Amazonian region (Fig. 3). Region 9 clusters with region 8, reflecting the floristic affinities between the Cerrado and Amazonian floras.

### **Protected areas and remaining natural vegetation**

Our results showed that only 18% areas with high species richness are located inside protected areas (Fig.1) and 22% is included in the Cerrado's priority areas for conservation (MMA 2015) (Fig. 4). A large portion of the regions that contain high predicted species richness are located outside the protected areas, indicating that these conservation areas retain a limited part of the biological richness. Combining the current land use map with the species richness pattern map indicated that only 15% of these predicted high species richness areas are classified as remaining natural vegetation (Fig. 1). The core Cerrado phytogeographic regions 3 and 6 have the biggest percentage values for conservation priority areas and high predicted species richness in conservation priority areas, as well (Table 2).

## **DISCUSSION**

For the first time the Cerrado's herb-shrub flora is quantitatively analyzed based on 5,039 significant SDMs. We were able to delineate three core phytogeographic regions for the Cerrado and identify six additional phytogeographic regions that share floristic

components with the core Cerrado flora. It is important to address that vegetation is a continuum; however, within this continuum we can recognize patterns of regional variation, reflected in phytogeographic divisions. Furthermore, the current protected areas in Brazil do not effectively protect high richness areas of the herb-shrub flora, and only a small percentage of the natural vegetation is still remaining in these areas. Our study can guide conservation efforts for the Cerrado flora by combining sustainable economic development with effective conservation actions to maintain the Cerrado's biological richness.

### **Botanical richness pattern**

The richness pattern of the herb-shrub flora of the Cerrado is defined by abiotic environmental gradients, biotic interactions and geographic barriers. Here, we used SDMs that predict species distributions based on identified correlations between species presence records and abiotic gradients. We did not account for biotic interactions nor geographic barriers. Given the very large number of species included in this study it was not possible to include all biotic interactions, many of which are unknown. We deem the potential impacts of geographical barriers negligible given that no major geographical barriers, such as mountain chains divide the Cerrado. Furthermore, many herbs are wind dispersed and are good dispersers.

In our study, differences in precipitation, temperature and soil conditions were the most important variables to explain the differences in species distributions resulting in the richness pattern (Appendix; Supplementary material; Figs. A2 and A3). High richness in the Cerrado flora is related to the fact that Neotropical savannas comprise a mixture of elements of various provenance and floristic affinities (Sarmiento 1983, Simon *et al.* 2009). The Cerrado is bordered by Amazonia, Atlantic Forest, Caatinga, Pantanal and Chaco, sharing some of their floristic components. The proximity of these biomes and the Cerrado's geographic position at the center of South America has contributed to the recruitment of many Cerrado lineages (Simon *et al.* 2009).

The majority of areas with high predicted species richness are located at the centre and south-eastern part of the Cerrado (Fig. 1). A similar richness pattern was reported for the woody flora (Castro & Martins 1999, Ratter *et al.* 2003). The core and south-eastern regions of high richness represent the Espinhaço mountain range, Veadeiros-Araí mountainous complex and Federal District, Pratinha and Tocantins-Paranaíba

Plateau, and the montane open habitats of the south-eastern Brazilian mountain tops (*Campos de Altitude*). These areas reach to the highest elevations (1,000-2,000m) and represent different climatic conditions compared to rest of the Cerrado. The highlands and the south-eastern Brazilian mountain tops also are important centers of endemism and richness (Giulietti *et al.* 1997, Simon & Proença 2000, Martinelli 2007). Regions with high elevation are characterized by steep climatic gradients within short distances, heterogenous geology and richness of different soils conditions and habitats. Most of the global centers of vascular plant richness are located in high altitudinal regions of the tropics and subtropics (Barthlott *et al.* 2005). These highlands are characterized by humid temperate dry winter (Cw) influences; while great part of the biome is has tropical dry winter (Aw) influences according to the Köppen Climate system (1946).

We also found high species richness in the south-western part of the Araguaia drainage basin (Fig. 1; MT). Ratter *et al.* (2003) described the same high richness patterns for the woody flora in these regions, and he identified mesotrophic indicator species, that are associated with richer Cerrado soils. Other past surveys have shown that parts of Mato Grosso and the Araguaia drainage basin, including the Guimarães Plateau and Xavantina-Roncador Range regions are among the richest areas of the Cerrado (Eiten 1975, Ratter *et al.* 2006). Mato Grosso province can be considered a transitional zone between Chaco, Amazonia, Cerrado and Pantanal, hosting a great variety of habitats. These areas are classified as Areas of Ecological Tension (IBGE 1993), forming unique transitional areas with high levels of endemism and richness at relatively small spatial scale (Ackerly *et al.* 1989).

An additional and smaller area of high species richness was recognized in Cerrado's northern part, encompassing the central and southern part of the Tocantins River region (Fig. 1 – "TO"). The Tocantins River region was identified as a region of high richness for the woody vegetation; this pattern was attributed to environmental heterogeneity, especially variations in soil humidity, fertility and the occurrence of an array of vegetation types with some Amazonian floristic affinities (Felfili *et al.* 1994, Haidar *et al.* 2013). The latter corresponds well with our PAM cluster analysis (Fig. 3), explained below.

## Phytogeographic regions

Our PAM cluster analysis optimized at nine phytogeographic regions for the wider Cerrado region with distinct herb-shrub floristic compositions (Fig. 2). The core Cerrado is represented by the Central-Southeast (3), Central-North (6) and Western (7) cluster groups, (Fig. 3). The Central-Southeast (3) region represents vegetation of high-elevation plateaus. According to the Köppen Climate system (1946), large part of the Cerrado is represented by tropical wet and dry climate (Aw), but in region 3 exists a predominance of warm temperate climate (Cwa) with dry winter and low temperatures. This region has a small disjunct patch in the Andean Bolivian region, reinforcing the floristic affinities between grasslands of the central-southern Brazilian highland and Andean vegetation types (DeForest Safford 1999). The Brazilian mountains were floristically connected and colonized by Andean elements during the Pleistocene glaciations (van der Hammen 1974, Behling 1998). At that time the subtropical grasslands expanded far north on the highlands of southeastern Brazil, which resulted in an increased latitudinal distribution of open-habitats in southeastern Brazil (van der Hammen 1974, Behling 1998).

The Central-North (6) and Western (7) regions represent Cerrado areas with tropical savanna climate (Aw), influenced by the tropical rainforest climate (Af) and higher temperatures. These two regions cluster with regions 8 and 9 forming one cluster group with Amazonian floristic affinities. Northwestern region 8 and Northern region 9 reflect floristic affinities between the Amazonian savanna herb-shrub flora and the Cerrado. Region 8 is characterized by the predominance of Aw climate and region 9 is under influence of the Am climate, according to the Köppen Climate system (1946). Some floristic studies suggested that, after the last glacial period, a floristic connection was established between the Amazon and the Atlantic Forest through the Cerrado by the expansion of humid tropical forest formations, such as gallery forests and riparian forests (Salgado-Labouriau *et al.* 1997). In these habitats species are recorded that occur both in the Cerrado and Amazonia, supporting this theory (Prance 1982, Oliveira-Filho & Ratter 1995).

Northeastern region 5 and Southwestern region 1 represent the driest vegetation types with affinities to core Cerrado region 3, representing Caatinga and Dry Chaco, respectively (Fig. 3). Regions 1 and 5 are part of what it have been known as the Dry Diagonal, which stretches from northeast Brazil to central Argentina, including parts of

Bolivia and Paraguay (Prado & Gibbs 1993). According to the Köppen Climate system (1946), Northeastern region 5 is under dry (arid and semiarid) climate influences (BSh and BWh), with high temperatures and severe droughts caused by a lack of rain (< 800 mm/year). Southwestern region 1 is known as the Chaco region, with climatic conditions that are characterized by severe drought in the cool season (from May to September) and a rainy warm season (Cabido *et al.* 1993). Variations in species composition along the Dry Diagonal habitats are caused by the decay in temperature from north to south and the changes in the rainfall regime (Pennington *et al.* 2000), which are reflected in distinct different species compositions in phytogeographic regions 1, 3 and 5 (Fig. 3).

Southern region 2 is located in the subtropical humid climate domain, with low temperatures and mean precipitation around 1,500 and 2,000mm. This region mostly represents a predominance of humid and temperate vegetation types, reflecting the exchange of floristic elements through savannas, grasslands and wetlands located in the southern Cerrado, Pampas, Humid Chaco, Paraná flooded savanna and the Southern Cone Mesopotamian savanna (Olson *et al.* 2001).

The Southwest-Southeast region 4 reflects floristic affinities between western savannas (Pantanal and Bolivian savannas), Cerrado and the Atlantic Forest. The floristic similarities between the Bolivian savannas, Pantanal and Atlantic Forest, also can be explained by past climatic events in the Late Quaternary (Behling 1998, Ledru 2002). During this period savannas expanded related to long annual dry seasons of 5-6 months. The area of Cerrado vegetation in Brazil was markedly larger till the early Holocene. Pollen records indicated that in Southeast Brazil, Cerrado expanded eastward, towards the Atlantic Ocean (Behling 1998). Floristic studies have suggested that more species are shared between Cerrado and Atlantic Forest than between Cerrado and Amazon (Oliveira-Filho & Fontes 2000, Méio *et al.* 2003), which are supported here by the large floristic similarities between core Cerrado region 3 and phytogeographic region 4.

Ratter *et al.* (2003) proposed six floristic provinces for the Cerrado's woody vegetation having as main drivers soil fertility gradients and climatic variations caused by latitudinal differences. We identified similar and distinctly different patterns between our results and Ratter *et al.*'s (2003) findings. Our region 6 corresponds reasonable well to their North and north-eastern sites (N & NE; Fig. 3). Region 3 matches to some

extent with their Central and southern sites (C & SE) (Fig. 3). It was not possible to recognize the Southern (S) sites described by Ratter *et al.* (2003); these areas are lying inside region 3 and should be lumped to one region (Fig. 3). Our study provided some additional details on the central-western sites (CW) described by Ratter *et al.* (2003), by further subdividing it into four regions (3, 4, 6 and 7). Ratter's Disjunct Amazonian sites (DA) are most similar to our region 9 and we were unable to recognize the Far Western Mesotrophic sites (FWM), the latter lies inside region 7, close to the small disjunction sites from region 6. Ratter *et al.* (2003) reported that the FWM region has floristic affinities with the Central-western and North-northeastern sites. In our study support this relation for the herb-shrub flora by the small disjunction sites from region 6 that are located in region 7.

### **Protected areas and remaining vegetation**

Between 1998-2000, 431 priority areas were identified for biodiversity conservation in the Cerrado (Fig. 4; MMA 2015). These conservation priority areas were chosen by the following criteria: a) biological importance (e.g. high species richness, high levels of endemism, presence of rare and endangered species), b) conservation emergency actions in regions with demographic pressures, and c) vulnerability of natural areas to unplanned urban expansion. Based on these criteria, part of the key areas for conservation in the Cerrado domain are concentrated in Bahia, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais and Tocantins (Fig. 4; MMA 2015); regions that represent high priority conservation values for the herb-shrub species as well. Our study recognized several of these regions in areas with high predicted species richness for the herb-shrub flora (Fig. 4), reinforcing their conservation status.

The percentage of protected areas and remaining vegetation located in areas with high predicted species richness is small (Fig. 1). In general, the map of the current conservation network in Brazil shows gaps (Fig. 1). Most of the protected areas are isolated, because there is no remaining natural vegetation surrounding these areas, and even within the established protected areas, part of the biodiversity has already disappeared due to urban and agriculture invasions. These areas are concentrated in regions with extensive agriculture, such as the west of Bahia, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais and Tocantins.

Considering the findings of our study and the fact that the current conservation policies for Cerrado's flora do not reflect the biological importance of the herb-shrub flora, it is important to discuss the possibilities to redesign and reconsider the conservation plans for Cerrado vegetation. We still have fragments of natural vegetation that could be used to create more protected spaces that would help to expand the conservation network for the Cerrado, especially in the regions with high biological importance and high biodiversity threat levels. Ideally a conservation network should protect areas with high species richness in each of the identified core Cerrado phytogeographic regions. Based on this, we suggest further studies to create conservation networks in the central portion of Tocantins; west and south of Bahia; central-south portion of Mato Grosso; south and north of Goiás and in the central, west and north part of Minas Gerais (Figs. 1 and 4). All these areas have high predicted richness and still have remaining natural vegetation with high biological importance and/or particular environmental conditions. These findings should be combined with an assessment for the woody flora of the Cerrado.

The most worrying is that all the above identified regions are under high pressure due to the expansion of agriculture, pastures and charcoal production (MMA 2010). Great part of Cerrado's original area is now converted to commercial and extensive agriculture areas, which has replaced the natural vegetation by crops, pastures and exotic eucalypt forests all over the region, especially in Central Brazil (Klink *et al.* 2008). Since 1970 producers are encouraged to open large areas in core Cerrado, and a new agricultural frontier in Northern Cerrado is established, comprising Maranhão, Tocantins, Piauí and Bahia provinces, which is called MaToPiBa. The economic incentives and governmental support for these activities have been bringing major changes to Cerrado's natural landscapes resulting in habitat fragmentation, biodiversity loss, deforestation, soil erosion, water pollution, etc. Given this fast and extensive land use change on the Cerrado vegetation, and the lack of protected areas for the biological richness enforces the necessity to implement effective conservation strategies for the Cerrado.

## REFERENCES

- Ackerly, D.D., Thomas, W.W., Ferreira, C.C. and Pirani, J.R. 1989. The forest-cerrado transition zone in southern Amazonia: results of the 1985 Projeto Flora Amazônica expedition to Mato Grosso. - *Brittonia* 41: 113-128.
- Aguirre-Gutiérrez, J., Carneiro, L.G., Polce, C., van Loon, E.E., Raes, N., Reemer, M. and Biesmeijer, J.C. 2013. Fit-for-purpose: species distribution model performance depends on evaluation criteria – dutch hoverflies as a case study. - *PloS ONE* 8: e63708.
- Araújo, M.B. and Peterson, A.T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modelling. - *Ecology* 93: 1527-1539.
- Barthlott, W., Mutke, J., Rafiqpoor, D., Kier, G. and Kreft, H. 2005. Global centers of vascular plant diversity. - *Nova Acta Leopoldina* 92: 61-83.
- Batjes, N.H. 2012. ISRIC-WISE derived soil properties on a 5 by 5 arc-minutes global grid (ver. 1.2). ISRIC.
- Behling, H. 1998. Late quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. - *Review of Paleobotany and Palynology* 99: 143-156.
- Borcard, D., Gillet, F. and Legendre, P. 2011. Numerical ecology with R. - Springer.
- Cabido, M., González, C., Acosta, A. and Díaz, S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. - *Vegetation* 109: 5–14.
- Carvalho, G. 2014. Package ‘flora’ - tools for interacting with the Brazilian Flora Checklist, version 0.2.2. Available on <http://cran.r-project.org/web/packages/flora/index.html>.
- Castro, A.A.J.F. and Martins, F.R. 1999. Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. - *Pesquisa em Foco* 7: 147-178.
- de Caceres, M. and Jansen, F. 2014. Package *indicspecies*: studying the statistical relationship between species and groups of sites, version 1.7.2. Available on <http://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/index.html>.

- DeForest Safford, H. 1999. Brazilian Páramos II. Macro-and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. - *Journal of Biogeography* 26: 713-737.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Gudrun, C., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D. and Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. - *Ecography* 36: 027-046.
- Dufrêne, M. and Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. - *Ecological Monographs* 67: 345–366.
- Eiten, G. 1975. The vegetation of the Serra do Roncador. - *Biotropica* 7: 112-135.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, P.R., Dudík, 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.McC.M., Townsend, P.A., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. and Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. - *Ecography* 29: 129–151.
- Eugênio, C.U.O., Munhoz, C.B.R. and Felfili, J.M. 2011. Dinâmica temporal do estrato herbáceo-arbustivo de uma área de campo limpo úmido em Alto Paraíso de Goiás, Brasil. - *Acta Botanica Brasilica* 25: 497- 507.
- Felfili, J.M., Filgueiras, T.S., Haridassan, M., Silva Júnior, M.C., Mendonça, R.C. and Rezende, A.V. 1994. Projeto biogeografia do bioma Cerrado: vegetação e solos. - *Cadernos de Geociências* 12: 75- 166.
- Furley, P.A. and Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. - *Journal of Biogeography* 15: 97-108.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R. and Harley, R.M. 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil. – In: Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J. and Hamilton, A.C. (eds.), *Centers of plant diversity. A guide and strategies for the conservation*, vol. 3. The Americas, WWF/IUCN, Cambridge, pp. 397-404.

- Guimarães, A.J.M, Araújo, G.M. and Corrêa, G.F. 2002. Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma Vereda em Uberlândia, MG. - *Acta Botanica Brasilica* 16: 317-329.
- Haidar, R.F., Felfili, J.M., Pinto, J.R.R., Dias, R.R., Damasco, Gabriel, Silva, L.C.R. and Fagg, C.W. 2013. Florestas estacionais e áreas de ecótono no estado do Tocantins, Brasil: parâmetros estruturais, classificação das fitofisionomias florestais e subsídios para conservação. - *Acta Amazonica* 43: 261-290.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. and Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. - *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T. and Tosi, J.A., Jr. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. - Pergamon Press.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993. Mapa de vegetação do Brasil. Available on <http://mapas.ibge.gov.br/interativos/arquivos/downloads>.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa dos biomas do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro. Available on <http://mapas.ibge.gov.br/interativos/arquivos/downloads>.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Mapa de uso da terra. IBGE, Rio de Janeiro. Available on <http://mapas.ibge.gov.br/interativos/arquivos/downloads>.
- IUCN and UNEP-WCMC. 2014. The World Database on Protected Areas (WDPA). UNEP- WCMC. Cambridge, UK: Available on [www.protectedplanet.net](http://www.protectedplanet.net). Accessed on: December, 2014.
- Kaufman, L. and Rousseeuw, P. 1987. Clustering by means of medoids. – In: Dodge, Y. (ed.), *Statistical data analysis based on the L1–norm and related methods*. North-Holland, pp. 405–416.
- Klink, C.A., Santos, H.G., Campari-Júnior, J.S., Matsumoto, M.H., Freitas, G.K. and Baumgarten, L. 2008. Conservação dos recursos naturais em terras privadas: o papel das reservas legais no arranjo funcional das paisagens produtivas do bioma Cerrado. – In: Sano, S.M., Almeida, S.P. and Ribeiro, J.F. (eds.), *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, pp. 399-406.

- Köppen, W. 1946. Das geographische system der klimate. – In: Köppen, W. and Geiger, W. (eds.), *Handbuch der Klimatologie*. Gebr. Borntrager.
- Kreft, H. and Jetz, W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. - *Journal of Biogeography* 37: 2029-2053.
- Ledru, M.P. 2002. Late quaternary history and evolution of the Cerrados as revealed by palynological records. – In: Oliveira, P.S. and Marquis, R.J. (eds), *The Cerrados of Brazil*. Columbia Univ. Press, pp. 91-120.
- Legendre, P. and Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. - *Ecology Letters* 16: 951-963.
- List of Species of the Brazilian Flora. Rio de Janeiro Botanical Garden. Available on <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Accessed on: July, 2014.
- Loiselle, B.A., Jørgensen, P.M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J.G., Lohmann, L.G., & Montiel, O.M. 2008. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes?. - *Journal of Biogeography* 35: 105-116.
- Martinelli, G. 2007. Mountain biodiversity in Brazil. - *Brazilian Journal of Botany* 30: 587-597.
- Méio, B.B., Freitas, C.V., Jatobá, L., Silva, M.E.F., Ribeiro, J.F. and Henriques, R.P.B. 2003. Influência da flora das florestas Amazônicas e Atlântica na vegetação do cerrado *sensu stricto*. - *Brazilian Journal of Botany* 26: 437-444.
- Mello, T.R.B. 2012. Comunidades herbáceo-arbustivas e suas relações com solo e altitude em áreas secas e úmidas no Parque Nacional Sempre Vivas, MG. MSc. thesis, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Mendes, M.R.A, Silva-Júnior, M.C., Castro, A.A.J.F., Takahashi, F.S.C. and Munhoz, C.B.R. 2014. Temporal changes in species and functional plant traits in the moist grassland on the Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. - *Brazilian Journal of Biology* 74: 111-123.
- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva-Júnior, M.C., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S. and Nogueira, P.E. 2008. Flora vascular do Cerrado. – In: Sano, S.M., Almeida, S.P. and Ribeiro, J.F. (eds.), *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, pp. 289-556.

- Merow, C, Smith, M.J. and Silander, J.A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. - *Ecography* 36: 1058-1069.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2010. Plano de Ação para prevenção e controle do desmatamento e das queimadas no Cerrado: conservação e desenvolvimento. - Ministério do Meio Ambiente.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2015. Áreas Prioritárias – mapas por bioma. Available on <http://www.mma.gov.br/biodiversidade/biodiversidade-brasileira/%C3%A1reas-priorit%C3%A1rias/item/489>. Accessed on: April, 2015.
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J.M. and Rodrigues, C. 2008. Species-environment relationship in the herb-subshrub layer of a moist savanna site, Federal District, Brazil. - *Brazilian Journal of Biology* 68: 25-35.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. - *Nature* 403: 853–858.
- Oliveira-Filho, A.D. and 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: 141-194.
- Oliveira-Filho, A.T. and Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. - *Biotropica* 32: 793-810.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. and Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. - *Bioscience* 51: 933-938.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. and Townsend, P. 2006. 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., and Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. - *Journal of Biogeography* 27: 261-273.

- Phillips, S.J., Anderson, R.P. and Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. - *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J. Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J. and Ferrier, S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. - *Ecological Applications* 19: 181-197.
- Prado, D.E. and 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.
- Prance, G.T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. - *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 594-624.
- R Development Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raes, N. and ter Steege, H. 2007. A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. - *Ecography* 30: 727-736.
- Raes, N. 2012. Partial versus full species distribution models. - *Natureza & Conservação* 10: 127-138.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S. and Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. - *Edinburgh Journal of Botany* 60: 57-109.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., and Bridgewater, S. 2006. The Cerrado of Brazilian Amazonia: a much-endangered vegetation. – In: Posey, D.A. and Balick, M.J. (eds.), *Human impacts on Amazonia: the role of traditional ecological knowledge in conservation and development*. Columbia Univ. Press, pp.85-97.
- Rezende, J.M. 2007. Florística, fitossociologia e a influência do gradiente de umidade do solo em campos úmidos no Parque Estadual do Jalapão, Tocantins. MSc. thesis, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Ribeiro, J.F. and Walter, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. – In: Sano, S.M., Almeida, S.P. and Ribeiro, J.F. (eds.), *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, pp. 151-199.

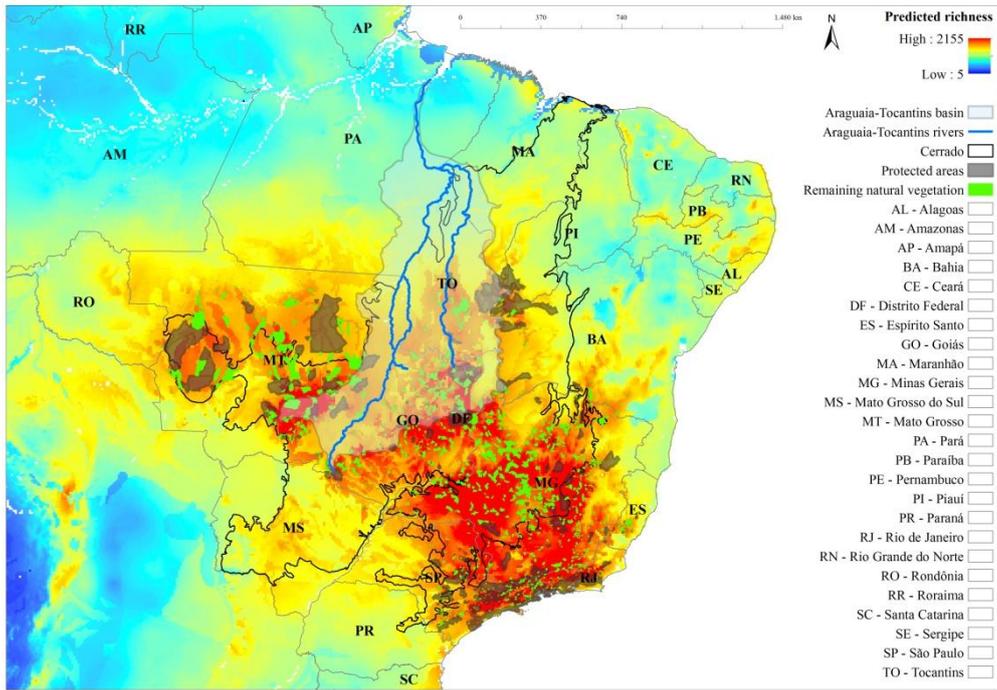
- Salgado-Labouriau, M.L., Casseti, V., Ferraz-Vicentini, K.R., Martin, L., Soubiès, F., Suguio, K., and Turcq, B. 1997. - Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 215-226.
- Santos, F.F.M. and Munhoz, C.B.R. 2012. Diversidade de espécies herbáceo-arbustivas e zonação florística em uma vereda no Distrito Federal. - *Heringeriana* 6: 21-27.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of tropical America. - In: Bourlittre, F. (ed.), *Tropical Savannas*. Elsevier, pp. 245-288.
- Silva, J.F., Fariñas, M.R., Felfili, J.M. and Klink, C.A. 2006. Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. - *Journal of Biogeography* 33: 536-548.
- Simon, M.F., and Proença, C. 2000. Phytogeographic patterns of *Mimosa* (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism?. - *Biological conservation* 96: 279-296.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. and Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. - *PNAS* 106: 20359-20364.
- Tannus, J.L.S. and Assis, M.A. 2004. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de Cerrado, Itirapina – SP, Brasil. - *Revista Brasileira de Botânica* 27: 489-506.
- van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. - *Journal of Biogeography* 1: 3-26.
- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A. and NCEAS. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. - *Diversity and Distributions* 14: 763-773.

**Table 1.** Geographic coordinates of the areas that were inventoried inside the Cerrado of Central Brazil.

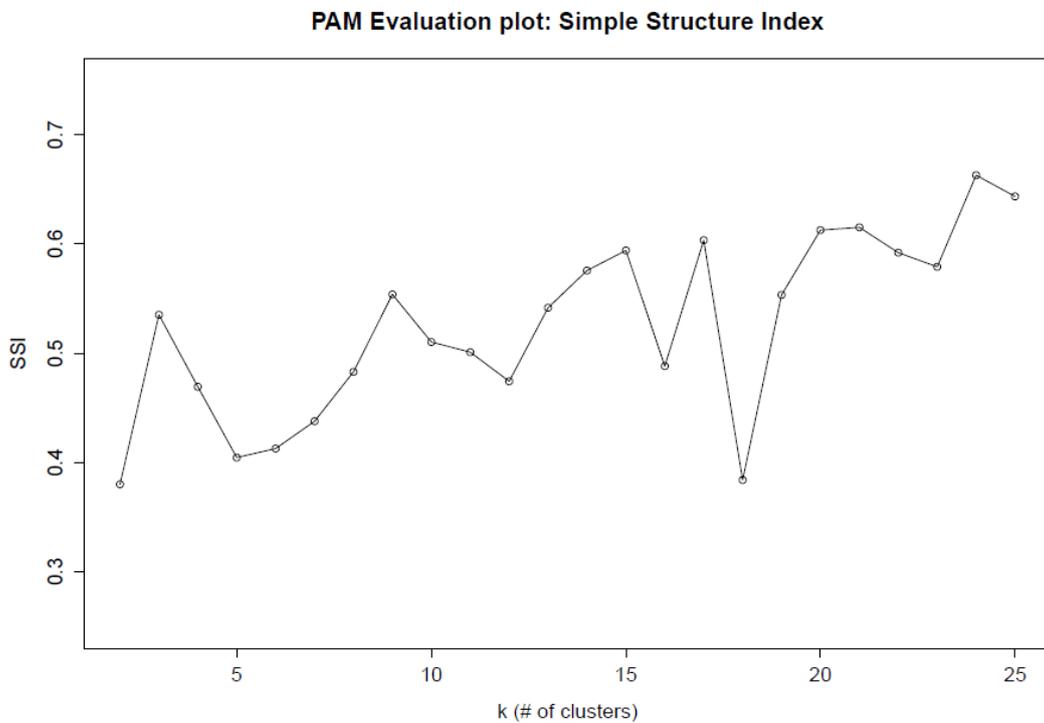
Site/Province	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Annual Prec. (mm)	TMin (TMax) <sup>°C</sup>
Água Fria Farm/GO	-14.079	-47.502	1428	1874	15.4°(25.7°)
Água Limpa Farm/DF	-15.929	-47.908	1093	1691	15°(26.5°)
Brasília Botanical Garden Reserve/DF	-15.892	-47.857	1127	1650	15°(26.4°)
Brasília National Forest/DF	-15.762	-48.069	1164	1540	15.6°(26.3°)
Brasília National Park/DF	-15.78	-47.977	1114	1567	15.8°(26.5°)
Brazilian Institute of Geography and Statistics Ecological Reserve/DF	-15.932	-47.899	1193	1691	15°(26.5°)
Chapada dos Veadeiros National Park/GO	-14.129	-47.687	1244	1830	16.3°(26.6°)
Serra do Tombador Private Reserve of Nature Patrimony (1)/GO	-13.678	-47.812	822	1743	18.3°(29°)
Serra do Tombador Private Reserve of Nature Patrimony (2)/GO	-13.667	-47.801	822	1743	18.3°(29°)
Terra Ronca State Park/GO	-13.5	-46.16	725	1302	18.7°(30°)
Topázio Private Reserve of Nature Patrimony/GO	-16.738	-47.698	1073	1373	14.4°(27.4°)

**Table 2.** Values for conservation priority areas and high predicted species richness in priority areas in phytogeographic regions.

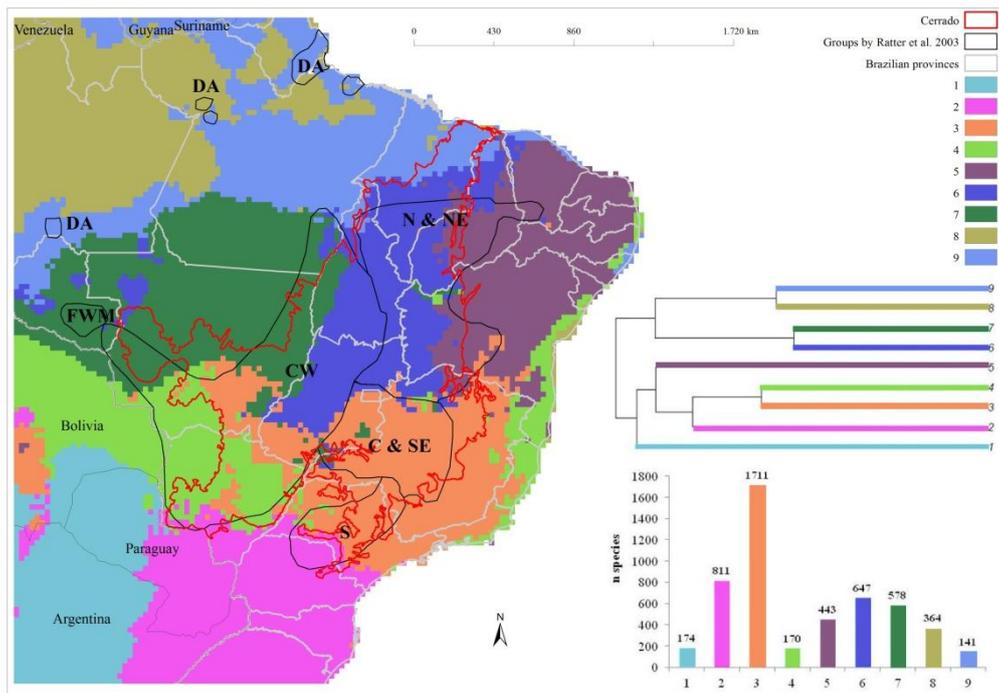
Phytogeographic regions	Priority Areas (km <sup>2</sup> )	%	High Richness in Priority Areas (km <sup>2</sup> )	%
South-Western (1)	0	0	0	0
Southern (2)	16127.26	2	274.75	0
Central-Southeast (3)	196627.64	20	155034.60	16
Southwest-Southeast (4)	82558.04	10	523.93	0
North-Eastern (5)	42644.93	5	0.02	0
Central-North (6)	315658.49	38	73287.00	9
Western (7)	94747.94	8	33904.24	3
North-Western (8)	702.55	0	0	0
Northern (9)	22141.68	2	0	0



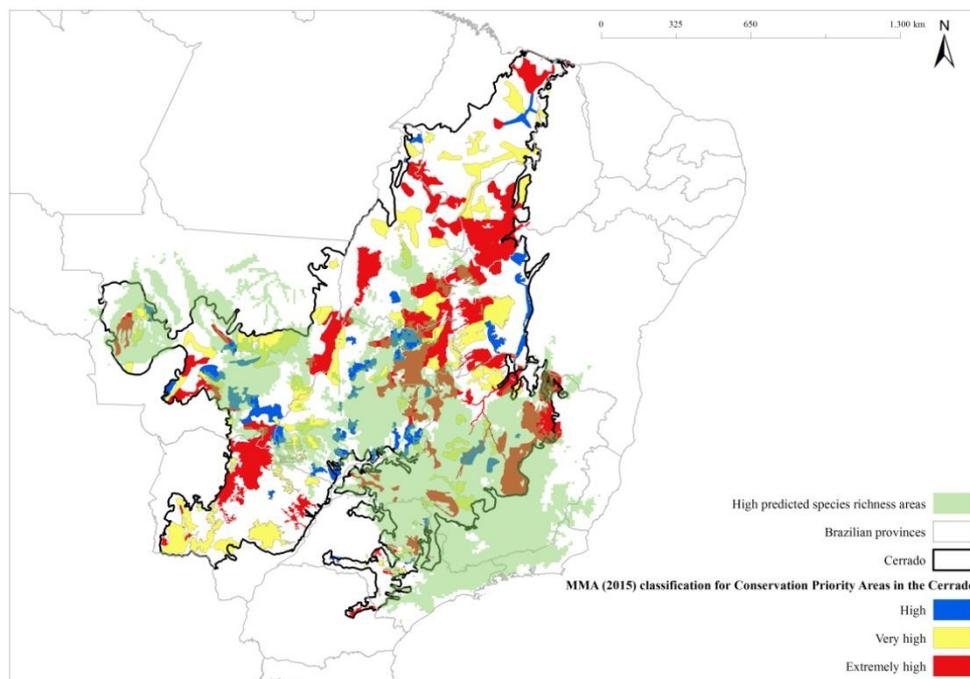
**Fig. 1.** Predicted species richness pattern for Cerrado's herb-shrub flora. Currently protected areas in Brazil in grey (IUCN & UNEP-WCMC 2014), and remaining natural vegetation in green at high species richness sites.



**Fig. 2.** Optimal number of PAM cluster groups ( $k = 9$ ) according to the simple structure index (SSI), resulting in nine phytogeographic regions for the larger Cerrado region.



**Fig. 3.** The nine phytogeographic regions of the Cerrado based on the predicted distributions of the herb-shrub flora, their compositional relationship (dendrogram in right corner) and the floristic regions proposed by Ratter *et al.* (2003) for the Cerrado's woody flora (C & SE, Central & southeastern; CW, Central-western; DA, Disjunct Amazonian savannas; FWM, Far western mesotrophic sites; N & NE, North and northeastern; S, Southern). The bar graph represents the number of species that best match a given phytogeographic region, according to indicator species analysis (ISA).



**Fig. 4.** The priority areas for conservation within Cerrado domain according to Brazilian Environment Ministry (MMA 2015) and areas with high predicted species richness (> 1200 spp.) for Cerrado's herb-shrub flora.

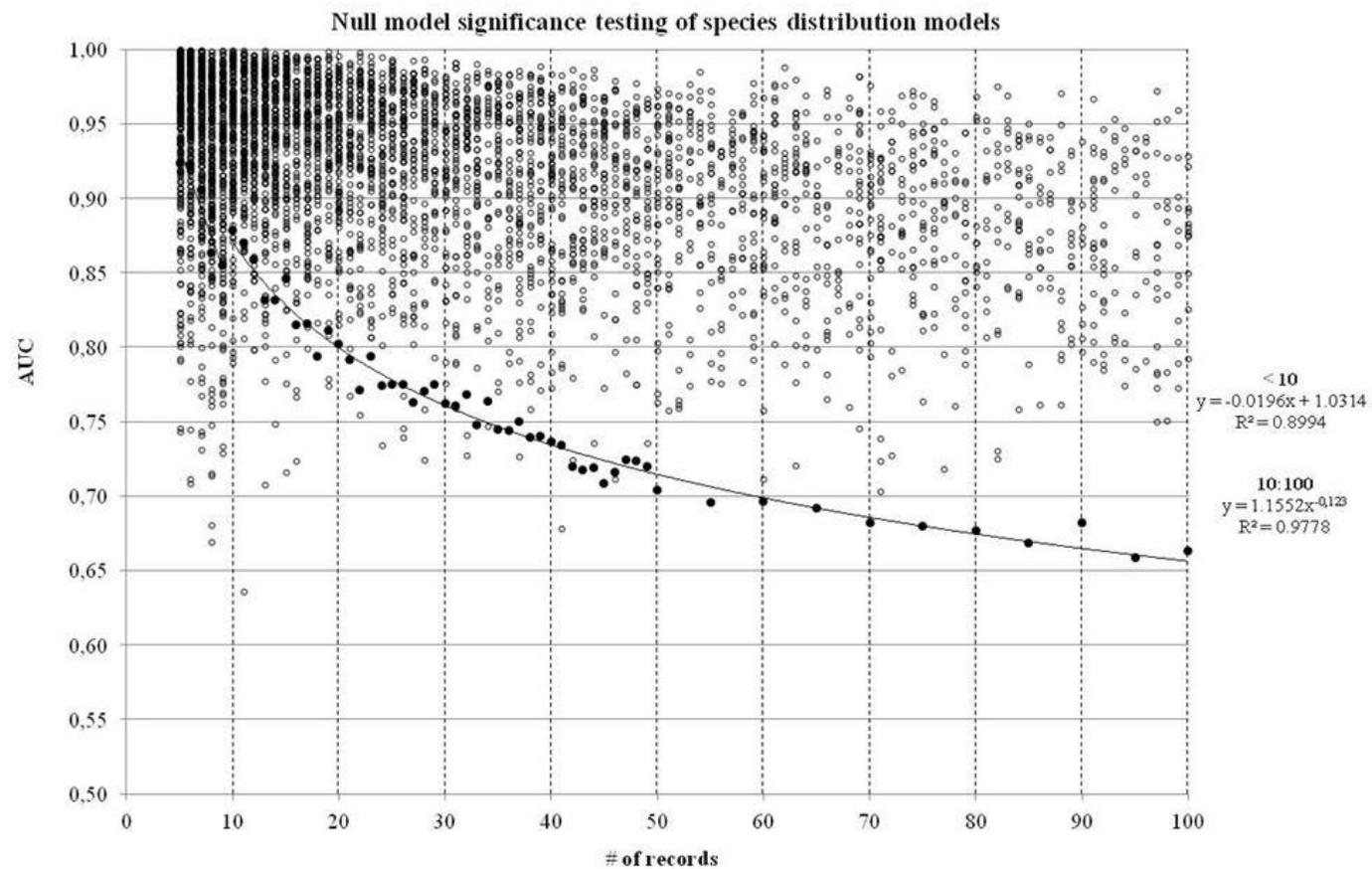
## APPENDIX

### Supplementary Material

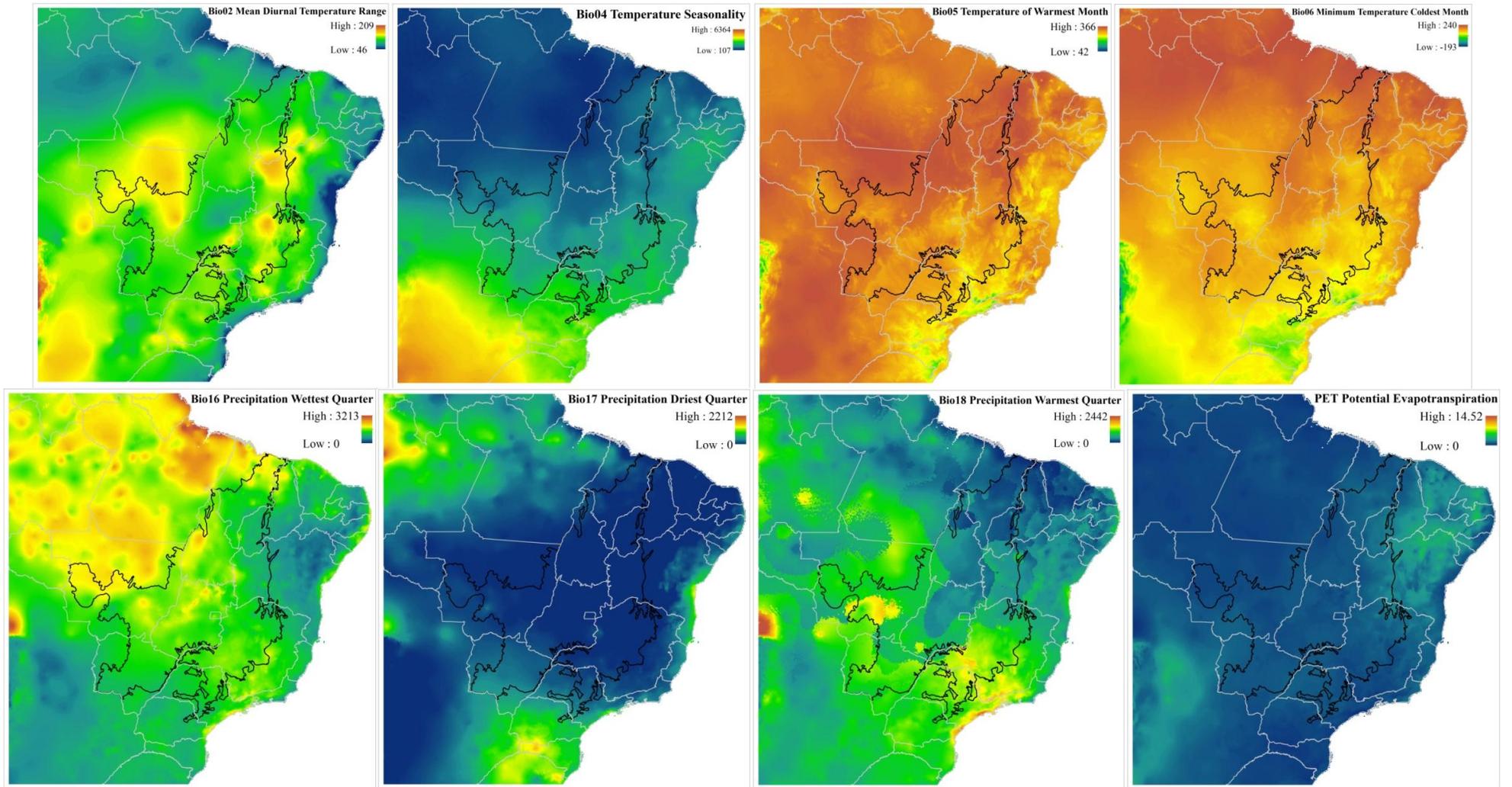
**Table A1.** Uncorrelated set of 17 environmental predictor variables.

	<b>Bio02</b>	<b>Bio04</b>	<b>Bio05</b>	<b>Bio06</b>	<b>Bio16</b>	<b>Bio17</b>	<b>Bio18</b>	<b>PET</b>	
<b>Bio02</b>	1	0.402	0.101	-0.557	-0.256	-0.468	0.005	0.290	
<b>Bio04</b>	0.402	1	-0.084	-0.604	-0.514	-0.226	0.041	0.399	
<b>Bio05</b>	0.101	-0.084	1	0.603	0.279	-0.164	-0.258	0.195	
<b>Bio06</b>	-0.557	-0.604	0.603	1	0.542	0.181	-0.167	-0.103	
<b>Bio16</b>	-0.256	-0.514	0.279	0.542	1	0.308	0.326	-0.681	
<b>Bio17</b>	-0.468	-0.226	-0.164	0.181	0.308	1	0.505	-0.704	
<b>Bio18</b>	0.005	0.041	-0.258	-0.167	0.326	0.505	1	-0.515	
<b>PET</b>	0.290	0.399	0.195	-0.103	-0.681	-0.704	-0.515	1	
	<b>BULK</b>	<b>CFRAG</b>	<b>CNrt</b>	<b>ECEC</b>	<b>ESP</b>	<b>PHAQ</b>	<b>SDTO</b>	<b>TAWC</b>	<b>TOTC</b>
<b>BULK</b>	1	0.222	-0.272	-0.188	0.687	0.502	0.698	-0.268	-0.682
<b>CFRAG</b>	0.222	1	-0.461	0.527	0.370	0.663	0.039	0.350	0.254
<b>CNrt</b>	-0.272	-0.461	1	-0.339	-0.192	-0.565	-0.012	-0.597	0.215
<b>ECEC</b>	-0.188	0.527	-0.339	1	-0.233	0.532	-0.537	0.472	0.530
<b>ESP</b>	0.687	0.370	-0.192	-0.233	1	0.472	0.625	-0.184	-0.436
<b>PHAQ</b>	0.502	0.663	-0.565	0.532	0.472	1	0.085	0.244	-0.019
<b>SDTO</b>	0.698	0.039	-0.012	-0.537	0.625	0.085	1	-0.353	-0.681
<b>TAWC</b>	-0.268	0.350	-0.597	0.472	-0.184	0.244	-0.353	1	0.373
<b>TOTC</b>	-0.682	0.254	0.215	0.530	-0.436	-0.019	-0.681	0.373	1

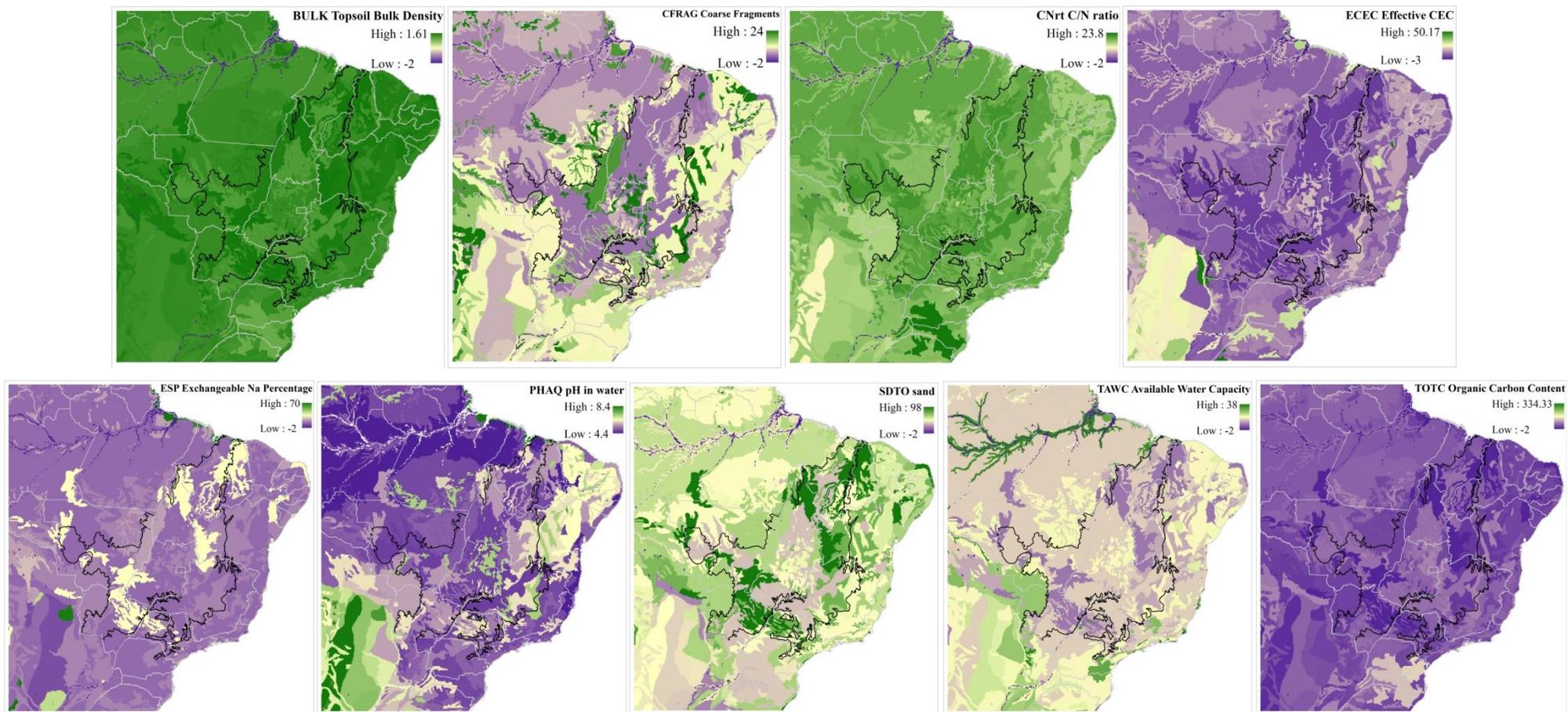
Bio02	mean diurnal range
Bio04	temperature seasonality
Bio05	maximum temperature of warmest month
Bio06	minimum temperature of coldest month
Bio16	precipitation of wettest quarter
Bio17	precipitation of driest quarter
Bio18	precipitation of warmest quarter
PET	potential evapotranspiration
BULK	topsoil bulk density ( $\text{kg}/\text{dm}^{-3}$ )
CFRAG	coarse fragments (%)
CNrt	C/N ratio
ECEC	effective CEC ( $\text{cmolc}/\text{kg}^{-1}$ )
ESP	exchangeable Na percentage (as % of CECs)
PHAQ	pH in water
SDTO	sand (mass %)
TAWC	available water capacity ( $\text{cm}/\text{m}^{-1}$ )
TOTC	organic carbon content ( $\text{g.C.}/\text{kg}^{-1}$ )



**Fig. A1.** Species' distribution model (SDM) AUC values (◦) and the 95% confidence interval AUC values of the null models (•). The black line gives the fitted 95% C.I. AUC values.



**Fig. A2.** The geographic presentation of the eight bioclimatic predictors and the potential evapotranspiration (PET) used to model the species distribution patterns of the herb-shrub flora of the Cerrado.



**Fig. A3.** The geographic presentation of the nine quantitative continuous soil variables used to model the species distribution patterns of the herb-shrub flora of the Cerrado.