



**HELENA LARA LEMOS**

**Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado  
Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins**

**LINHA DE PESQUISA: FITOGEOGRAFIA**

**Orientador: José Roberto Rodrigues Pinto**

Brasília - DF

Agosto 2017

**Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado  
Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins**

Tese apresentada ao Departamento de Botânica, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para obtenção do Título de Doutora em Botânica

Proponente: Helena Lara Lemos

Orientador: José Roberto Rodrigues Pinto

Linha de pesquisa: Fitogeografia

Brasília - DF

Agosto 2017

**HELENA LARA LEMOS**

**PADRÕES FITOGEOGRÁFICOS DA VEGETAÇÃO ARBUSTIVO-ARBÓREA EM ÁREAS  
DE CERRADO TÍPICO E CERRADO RUPESTRE NO ESTADO DE TOCANTINS**

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

Banca Examinadora:

Dr. José Roberto Rodrigues Pinto  
Orientador – UnB

Dr. Ricardo Flores Haidar  
Membro Titular– RURALTINS

Dra. Cássia Beatriz Munhoz  
Membro Titular – UnB

Dr. Marcelo Brilhante de Medeiros  
Membro Titular – Embrapa/ Cenargen

Dr. Bruno Machado Teles Walter  
Membro Titular – Embrapa/ Cenargen

Dr. Marcelo Fragomeni Simon  
Suplente Embrapa/Cenargen

Brasília, 15 de agosto de 2017

## Ficha Catalográfica

Lh474p Lemos, Helena Lara  
Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins / Helena Lara Lemos; orientador José Roberto Rodrigues Pinto. -- Brasília, 2017.  
105 p.

Tese (Doutorado - Doutorado em Botânica) -- Universidade de Brasília, 2017.

1. Ecologia de comunidades. 2. Conservação do Cerrado. 3. Fatores ambientais e espaciais vs vegetação. 4. Vegetação arbustivo-arbórea. I. Pinto, José Roberto Rodrigues, orient. II. Título.

### REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

Lemos, H.L. Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins. Tese de doutorado. Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, 105 p.

### CESSÃO DE DIREITOS

Autor: Helena Lara Lemos

Título da tese: Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins.

Grau: Doutorado

Ano: 2017

É concedida à Universidade de Brasília permissão de reproduzir cópias desta tese de doutorado e para emprestar ou vender tais cópias somente para propósitos acadêmicos e científicos. A autora reserva-se a outros direitos de publicação e nenhuma parte desta tese de doutorado pode ser reproduzida sem a autorização por escrito do autor.

Helena Lara Lemos

e-mail: lemos.helenalara@gmail.com

**“Se quiser um arco-íris, tem que aguentar a chuva!”**

Dolly Parton

**“Não existe fracasso no erro. O fracasso está na desistência”**

Thomas Edison

## AGRADECIMENTOS

O doutorado é um período longo de muito trabalho e aprendizado. Nesses quatro anos e meio aprendi a dura rotina da pesquisa no Brasil. Conheci o desafios que os pesquisadores, professores e estudantes da pós-graduação enfrentam para que a ciência continue a crescer no país, dedicando tempo, saúde e recursos próprios para que o conhecimento não cesse. Durante o período de desenvolvimento da minha tese o Brasil passou por dificuldades financeiras e políticas, a academia sofreu severos cortes financeiros. Assim como outros colegas tive que fazer uma escolha difícil: mudar toda minha tese ou me virar para conseguir o recurso necessário para execução do projeto original. Qualquer uma das escolhas acarretaria em bons resultados e em desafios ao longo do caminho, escolhi a segunda opção. Esse caminho foi árduo e não teria sido possível chegar ao seu fim sem a ajuda de outras pessoas. Por isso quero agradecer a Deus pelo dom da vida, pelo dom do aprendizado e por ter me dado o necessário para alcançar meu sonho.

Quero agradecer a minha mãe Carmen Lúcia Lara que é a pessoa mais importante do mundo para mim, e quem mais me ama. Obrigada mãe por ter me gerado, obrigada por ter me amado e enfrentado todas as dificuldades por mim. Desde o ventre até hoje e sempre do meu lado, me dando a mão para levantar, o colo para chorar e o sorriso para me acalantar. Obrigada por sonhar os meus sonhos. A minha avó Maria Helena Vasconcelos Lara pela sua garra, pelo seu carinho, pelo seu sorriso e por entender que, às vezes, para crescer precisamos voar do ninho, mas que nunca deixamos de ama-lo e visita-lo. Agradecer a meus tios e tias, primos e primas com os quais dividi muitos momentos da vida! Agradecer ao meu pai (Francisco Clayton Lemos do Rego *in memoriam*) por no pouco tempo que esteve ao meu lado me fazer sorrir e por não medir esforços para que sua pequena se sentisse amada. A meu “paidrasto” (Sandro Elias Nogueira) que em seu coração me adotou como filha e até hoje cuida de mim.

Agradecer a meu esposo Gustavo Paiva Evangelista da Rocha que foi muito mais que um parceiro. Trabalhou junto comigo literalmente, foi a campo e me ajudou a coletar parte dos meus dados no calor escaldante do Tocantins. Ajudou-me através de várias conversas a clarear e organizar de forma lógica meu texto, me ajudando a sanar minhas limitações de redação e gramática. Sem nossos trabalhos conjuntos de consultoria não teria recursos para execução dos campos e análises laboratoriais que essa tese exigiu.

Agradecer a minha família de coração, amigos mais chegados que irmãos, que me motivaram, enxugaram minhas lágrimas, e me chamaram a realidade quando necessário: Aelton Giroldo, Dani Panza, Daniel Oliveira, Isabela Lutz, Natalia Perigolo, Pamela Moser, Paulo Hermeterio, Pedro Braunger, Rodrigo Rosa e Valeska Alvim.

Agradecer aqueles me ajudaram no campo: Ana Clara, Eddie, Enderson, Gustavo, Henrique, Hércules, Hugo, Isadora, Lucas, Marina, João Carlos, José Roberto (orientador), Railson, Thiago e Victoria. Agradecer aos amigos e colegas que me ajudaram na identificação das coleções botânicas: Bruno, Cássia, Daniel, Jair, Maria Rosa, Milton, Priscila e Ricardo. Aos amigos e colegas pela imensa ajuda e orientações quanto à parte estatística: Aelton Giroldo, Daniel Arruda, Danilo Neves, Milton Meira Junior, Natália Bijos, Pamela Moser e Pedro Eisenhlor. Sem a ajuda de vocês meu caminho seria bem mais difícil. Agradecer ao professor Hélder Consolaro pelo auxílio nas bibliografias. Agradecer as secretárias Sara e Natalia pelo apoio e esclarecimentos quanto à burocracia que muitas vezes me fizeram perder o sono. Vocês fizeram mais do que a função de vocês exige, obrigada mesmo. Agradecer ao meu orientador pela paciência e pelas orientações ao longo desse período, por entender a minha dificuldade quanto à redação, que por muitas vezes me fez estourar prazos que eu mesma estabelecia. Agradecer aos membros das bancas de projeto, qualificação e defesa pelo tempo e dedicação despendidos à melhoria deste trabalho: Bruno Walter, Carolyn Proença, Cássia Munhoz, Manoel Cláudio Silva-Júnior, Marcelo Brilhante, Marcelo Simon, Pedro Eisenhlor e Ricardo Haidar.

## **RESUMO GERAL**

A diferenciação das comunidades vegetais quanto à composição florística, à abundância das espécies e a estrutura vertical e horizontal são moldadas pela ação de fatores ambientais em diferentes escalas. Desvendar esses padrões e os fatores que os regulam é objeto de diversos estudos. Entretanto, na porção centro-norte do bioma, estes estudos são escassos em áreas de Cerrado com solo profundo (Cerrado Típico – T) e áreas com solo raso e com afloramentos rochosos (Cerrado Rupestre – R). Aqui, caracterizamos e comparamos o Cerrado Típico e o Cerrado Rupestre quanto à riqueza, diversidade, flora e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea com base em 10 comunidades distribuídas em pares no estado de Tocantins. Também investigamos os padrões de distribuição da flora e das populações e identificamos a relação destes padrões com os fatores ambientais e espaciais. Encontramos que não houve tendência de maior diversidade alfa para nenhum dos ambientes, apesar do ambiente rupestre ser mais rico em espécies que o ambiente sobre solo profundo. Os ambientes também apresentaram estrutura (densidade e área basal) semelhante, sem diferenças quanto à proporção das síndromes de dispersão, tanto para composição em espécies quanto para a abundância das espécies. Isso indica que o substrato não atua como fator limitante para o estabelecimento das espécies e desenvolvimento dos indivíduos arbustivo-arbóreos, nos ambientes T e R. Ambos os ambientes são formados por espécies do domínio do Cerrado, sendo que no ambiente rupestre há mais espécies compartilhadas entre Cerrado e Caatinga, enquanto no ambiente sobre solo profundo há mais espécies compartilhadas entre Cerrado e Amazônia. Também evidenciamos maior dissimilaridade da flora das comunidades da porção centro-norte do Cerrado do que tem sido apontado para as porções mais ao sul e centrais do bioma. Essa dissimilaridade refletiu em padrões distintos para a composição e abundância das espécies. As diferenças nos padrões foram fortemente influenciadas pelo ambiente, sendo que o clima teve importante peso sobre a distribuição da composição e abundância das espécies, sobrepondo-se aos fatores edáficos. A ação conjunta do espaço e do ambiente evidencia a complementariedade dos processos de nicho estocásticos na modulação das comunidades de savana da porção centro-norte do Cerrado, independente do tipo de substrato.

**Palavras-chave:** ambiente, espaço, flora, savana, vegetação.

## **GENERAL ABSTRACT**

The differentiation of plant communities in relation to species composition, abundance of the species and the vertical and horizontal structure are shaped by environmental factors in different scales. Uncovering these patterns and the factors that regulate has been the subject of several studies, however, these are scarce in areas with deep (Typical Cerrado-T) and shallow soil and rocky outcrops (Rupestrian Cerrado -R), especially in the North-Central portion of the Cerrado. Here, we describes and compared the Typical Cerrado and the Rupestrian Cerrado in north-central Cerrado in relation to richness, diversity, flora and vegetation structure of woody-shrub in 10 communities distributed in pairs in the State of Tocantins. We also investigated solved the distribution patterns of plants and populations and identified the relationship of these patterns with the environmental and spatial factors on regional scale. We found that there was no trend toward greater diversity Alpha to none of the environments, despite the rock environment be more rich in species than the environment on deep soil. The environments also showed similar structure (density and basal area) and proportion of dispersal syndromes, for both species composition and abundance of species. This indicates that the substrate does not act as a limiting factor for the establishment of species and development of individuals, in T and R. Both environments are formed by species of Cerrado, but in the rocky environment there are more species shared between Cerrado and Caatinga, while as the environment on deep soil there are more species shared between Cerrado and Amazon. We also found greater dissimilarity in the flora of the north-central portion of the Cerrado than what it has been appointed to the south and central parts of biome. This dissimilarity reflected in distinct patterns for composition and abundance of species. The differences in the patterns were strongly influenced by the environment, and the climate had important weight on the distribution of the composition and abundance of species, overlapping the edaphic factors. The synergy between space and environment show the complementarity of niche stochastic process and in the modulation of savanna communities in north-central Cerrado, regardless of the type of substrate.

**Key-words:** flora, environment, savanna, space, vegetation.

## SUMÁRIO

1. APRESENTAÇÃO .....	1
1.1. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
1.1.1. <i>Savanas do mundo e no Brasil</i> .....	3
1.1.2. <i>O Cerrado brasileiro</i> .....	5
1.1.3. <i>Teorias relacionadas aos processos estruturadores das comunidades naturais</i> .....	12
1.1.4. <i>Área de estudo: estado do Tocantins</i> .....	13
1.1.5. <i>O Cerrado sentido restrito no Tocantins</i> .....	15
2. SIMILARIDADE FLORÍSTICA E ESTRUTURAL DA VEGETAÇÃO ARBUSTIVO-ARBÓREA EM SAVANAS SOBRE DIFERENTES AMBIENTES NO CENTRO-NORTE DO CERRADO.....	19
2.1. INTRODUÇÃO .....	20
2.2. MATERIAL E MÉTODOS .....	22
2.2.1. <i>Áreas de estudo</i> .....	22
2.2.2. <i>Coleta dos dados</i> .....	22
2.2.3. <i>Análise dos dados</i> .....	24
2.3. RESULTADOS.....	25
2.3.1. <i>Riqueza e Diversidade de espécies</i> .....	25
2.3.2. <i>Composição florística e distribuição fitogeográfica</i> .....	28
2.3.3. <i>Síndrome de dispersão</i> .....	31
2.3.4. <i>Estrutura da Vegetação</i> .....	32
2.3.5. <i>Similaridade Florística</i> .....	35
2.4. DISCUSSÃO .....	36
3. AMBIENTE E ESPAÇO COMO MODULADORES DA VEGETAÇÃO ARBUSTIVO-ARBÓREA NO CERRADO SENTIDO RESTRITO SOBRE DIFERENTES SUBSTRATOS EM DIFERENTES ESCALAS NO CENTRO-NORTE DO CERRADO.....	41
3.1. INTRODUÇÃO .....	42
3.2. MATERIAL E MÉTODOS .....	44
3.2.1. <i>Áreas de estudo</i> .....	44
3.2.2. <i>Coleta dos dados da vegetação</i> .....	44
3.2.3. <i>Coleta das variáveis preditoras</i> .....	44
3.2.4. <i>Análise dos dados</i> .....	46
3.3. RESULTADOS .....	47
3.4. DISCUSSÃO .....	51
4. CONCLUSÕES GERAIS .....	55
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	55
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	56
ANEXO 1 .....	69
ANEXO 2.....	90

## Lista de Tabelas

Tabela 2.1: Características gerais sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostrados em cinco localidades no estado do Tocantins em ordem decrescente de latitude. AG = Ambiente Geológico (FO = Faixas Orogênicas, EE = Embasamento em Estilos Complexos, DS = Depósitos Sedimentares Inconsolidados, BS = Bacias Sedimentares), Solo = Tipo de solo (RL = Neossolos litólicos, RQ = Neossolos quartzarênicos, LVA = Latossolo Vermelho-Amarelo, FF = Plintossolo Pétrico), Prec = Amplitude da Precipitação (mínima – máxima (média)) em milímetros ao longo do ano, Temp = Amplitude da Temperatura ao longo do ano (mínima – máxima), Alt = Altitude mínima e máxima com resolução de 30 m.....	22
Tabela 2.2: Características da vegetação arbustivo-arbórea ( $Db_{30cm} > 5$ cm) amostrada em 10 sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades no estado de Tocantins. (A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos). D ( $ind.ha^{-1}$ ) = densidade de indivíduos por hectare, AB ( $m^2.ha^{-1}$ ) = área basal por hectare, S = riqueza de espécies observada, $S_{est}$ = riqueza de espécies estimada por Jackknife 1 (valores entre parênteses indicam o desvio padrão), G = número de gêneros, F = número de famílias botânicas, $S_{exc}$ = número de espécies exclusivas, Si = espécies que ocorreram com um único indivíduo em toda a amostragem, Do = espécies que ocorreram com dois indivíduos em toda a amostragem, Disp = número de espécies (indivíduos) por síndrome de dispersão (Ane = anemocórica, Aut = autocórica, Zoo = zoocórica, Ñ = Não classificada). .....	26
Tabela 2.3: Comparação da riqueza de espécies par a par da vegetação arbustivo-arbórea ( $Db_{30cm} > 5$ cm) amostrada em 10 sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades no estado de Tocantins. (A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos). par = pares comparados, S = riqueza (me = menor, ma = maior, var = variância, desv = desvio padrão, z = , p = significância, * combinações significativas).....	26
Tabela 2.3: Similaridade qualitativa (composição) e quantitativa (abundância) da vegetação arbustivo-arbórea dos pares de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostradas no estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos. ...	35
Tabela 3.1: Variáveis bioclimáticas selecionadas da base de dados do <i>Worldclim</i> (Hijmans et al. 2005), para os sítios amostrados na porção centro-norte do Cerrado. Cerrado Rupestre (R), Cerrado Típico (T), Arraias (A), Campos Lindos (C), Natividade (N), Palmas (P), Mateiros (M), Temperatura média anual ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{medA}$ ), Precipitação média anual ( $Prec_{medA}$ ), Sazonalidade da temperatura * 100 ( $^{\circ}C$ ) (ST), Temperatura máxima no mês mais quente ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{maxMQ}$ ), Temperatura média do trimestre mais quente ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{medMQ}$ ), Temperatura média do trimestre mais úmido ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{medTU}$ ), Temperatura média do trimestre mais quente ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{medTQ}$ ), Temperatura média do trimestre mais frio ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{medTF}$ ), Precipitação no mês mais seco ( $PrecMS$ ) e Sazonalidade da precipitação (SPrec).....	45
Tabela 3.2: Resultados numéricos das análises de ordenação NMDS para composição em espécies (NMDS-1) e para a abundância das espécies (NMDS-2). $p$ = proporção de simulações com estresse menor ou igual ao estresse dos dados reais; $R^2$ = coeficiente de determinação das correlações entre as distâncias florísticas da ordenação e as distâncias no espaço n-dimensional original. ....	49
Tabela 3.4: Variáveis selecionadas pela tb-RDA para explicação dos padrões na composição em espécies e na abundância das espécies para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado. $R^2$ : coeficiente padronizado, $R^2_{acu}$ : coeficiente padronizado acumulado, $R^2_{aju}$ : coeficiente padronizado acumulado ajustado, $p$ : significância do teste.....	50
Tabela 3.5: Significância das frações puras e conjunta da partição de variância para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado. ....	50

Tabela 1: Comparação das variáveis ambientais selecionadas pela tb-RDA entre os sítios de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) na porção centro-norte do Cerrado. Arraias (A), Natividade (N), Mateiros (M), Palmas (P) e Campos Lindos (C) no estado do Tocantins. Letras diferentes indicam diferenças significantes pelo teste de Kruskal-Wallis a 5%. Altitude (Alt.), Rochosidade (Roc.), Precipitação média anual (mm) (Prec<sub>med</sub>A), Temperatura média do trimestre mais quente (°C) (T<sub>med</sub>TQ), Precipitação no mês mais seco (mm) (PrecMS), Teor de Areia (g/kg) (Areia), Teor de fósforo no solo (mg/dm<sup>3</sup>) (P), Teor de Matéria Orgânica no solo (g/dm<sup>3</sup>) (MO), Teor de Ferro no solo (mg/dm<sup>3</sup>) (Fe)..... 90

## Lista de Figuras

Figura 1.1: Distribuição do Cerrado na América do Sul (Fonte: Villarroel 2011). .....	5
Figura 1.2: Principais fitofisionomias do Cerrado segundo Ribeiro e Walter (2008) considerando o Cerrado Sentido Amplo de Coutinho (2006) (Fonte: Ribeiro e Walter 2008).....	6
Figura 1.3: Regiões biogeográficas propostas por Ratter et al. (2003) (linha tracejada laranja) e Distritos Biogeográficos propostos por França (2014) (linha cinza). C = Centro, CW = Centro-Oeste, N = Norte, NE = Nordeste, S = Sul, SE = Sudeste, SW = Sudoeste, DA = Áreas disjuntas na Amazônia. (Fonte: França 2014 – gentilmente cedida pela autora) .....	8
Figura 1.4: Distribuição das localidades com Cerrado Rupestre e Cerrado Típico amostrados ao longo do gradiente latitudinal no estado do Tocantins.....	16
Figura 2.1: Curvas de rarefação (linha sólida) e extrapolação (linha tracejada), baseadas no tamanho da amostra com intervalo de 95% para a vegetação arbustivo-arbórea nos sítios de Cerrado Típico (linha azul) e Cerrado Rupestre (linha vermelha) amostrados no estado do Tocantins. As amostras foram extrapoladas com base no número de espécies registradas para cada localidade. Os pontos sólidos indicam as amostras de referência .....	27
Figura 2.2: Perfis de diversidade (linha sólida clara) com 95% de intervalo de confiança (linha sólida marcada) para os sítios de Cerrado Típico (linha azul) e Cerrado Rupestre (linha vermelha) amostrados no estado do Tocantins. ....	28
Figura 2.3: Distribuição das espécies arbustivo-arbórea ( $Db_{30cm} > 5$ cm) por Domínio fitogeográfico (Flora do Brasil 2020: Ce = Cerrado, Ca = Caatinga, At = Mata Atlântica, Am = Amazônia, Pt = Pantanal, Pp = Pampa) por sítio amostrados no estado do Tocantins. ....	29
Figura 2.4: Proporção (a) das espécies arbustivo-arbóreas e (b) dos indivíduos arbustivo-arbóreos ( $Db_{30cm} > 5cm$ ) por Distrito biogeográfico (França 2014: SE = Sudeste, SW Sudoeste, S = Sul, NE = Nordeste, N = Norte, CW = Centro-Oeste, C = Centro, Demais = não classificadas) por sítio de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostrados no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos. ....	30
Figura 2.5: Proporção (a) das espécies arbustivo-arbóreas e (b) dos indivíduos arbustivo-arbóreos ( $Db_{30cm} > 5cm$ ) por síndrome de dispersão para os sítios de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostradas no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos. ....	32
Figura 2.6: Parâmetros fitossociológicos (DR = Densidade Relativa, FR = Frequência Relativa, DoR = Dominância Relativa em percentagem) para as 10 espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} > 5cm$ ) mais importantes segundo o Índice de Valor de Importância (IVI) para os sítios de a) Cerrado Típico (T) e b) Cerrado Rupestre (R) amostradas no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos. ....	34
Figura 2.7: Dendrograma de agrupamento qualitativo (a) e quantitativo (b) com base nas espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} > 5cm$ ) amostradas nos sítios de Cerrado Rupestre (R) e Cerrado Típico (T) no estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos. Grupos: Centro-Sul (vermelho), Centro (azul), Norte (amarelo), Leste (verde) e Sul (roxo).....	35
Figura 3.1: Diagramas de ordenação indireta da composição em espécies (A – NMDS-1) e abundância das espécies (B - NMDS-2) os sítios de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades amostradas na porção centro-norte do Cerrado: Arraias ( $\nabla\nabla$ ), Natividade ( $\Delta\blacktriangle$ ), Mateiros ( $\square\blacksquare$ ), Palmas ( $\diamond\diamond$ ) e Campos Lindos ( $\circ\bullet$ ) no estado do Tocantins. ....	48
Figura 3.2: Partição da variância entre os componentes que explicam a variação na composição em espécies para os 10 sítios (A) e na abundância das espécies para os 10 sítios (B) para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado. Frações puras: a = ambiente, b = filtros espaciais, c = espaço; Frações compartilhadas: d =	

ambiente+filtros espaciais, e = ambiente + espaço, f = filtros espaciais + espaço e g = ambiente+filtros espaciais+espaço; Fração não explicada: h = resíduo.....50

## 1. APRESENTAÇÃO

Entender em quais escalas os fatores ambientais influenciam a distribuição das espécies e de suas populações é uma das questões mais importantes em estudos de biogeografia, uma vez que eles são responsáveis pelas mudanças da vegetação na paisagem. A distribuição atual da vegetação e suas espécies associadas refletem a ação de diversos fatores históricos e ecológicos ao longo do tempo em diferentes escalas (Cole 1986, Pennington et al. 2006). Entretanto, o conhecimento e a conservação da biodiversidade da savana florísticamente mais rica do mundo, o Cerrado, é inversamente proporcional à velocidade com que suas áreas naturais são suprimidas. Apesar dos crescentes esforços que visam suprir as lacunas de conhecimentos existentes para o Cerrado, ainda existem regiões desse bioma onde os estudos sobre a vegetação nativa são escassos ou inexistentes (Françoso et al. 2016). O Cerrado brasileiro é um dos biomas que mais tem sofrido com a crescente pressão antrópica resultante da mudança na cobertura de uso do solo (IBAMA 2011), e a perda de biodiversidade é iminente.

O estado de Tocantins possui uma das porções mais bem preservadas do Cerrado (Sano et al., 2010) e também mais ameaçadas pela expansão da fronteira agrícola (Campolina et al., 2012). Devido a sua posição geográfica, ele poderia ser considerado como parte da porção centro-norte do bioma (Figura 1.1). No intuito de conhecer as espécies e as formações vegetais, o governo estadual, recentemente, realizou o Inventário Fitoecológico do Estado de Tocantins (Haidar et al. 2013). No entanto, os subtipos vegetacionais da fisionomia mais representativa do Cerrado no estado do Tocantins, o Cerrado sentido restrito, não foram caracterizados separadamente. Apesar de sua aparente uniformidade fisionômica, os subtipos de Cerrado sentido restrito têm se mostrado semelhantes do ponto de vista florístico, porém complementares do ponto de vista da abundância das espécies (Mews et al. 2014), que demonstra a necessidade de considerar as particularidades regionais nas tomadas de decisão quanto à conservação e manejo da vegetação nativa.

Outro fator importante da porção centro-norte do Cerrado, principalmente do estado de Tocantins, é a diversidade de áreas de ecótono/ zonas de tensão ecológica encontradas nesta região (Seplan 2012). Tal condição pode conferir particularidades à flora, principalmente na composição em espécies lenhosas (Ratter et al. 2003, Françoso et al. 2016, Mota 2016), não observadas para a porção central do bioma (Felfili et al. 2007, Mews et al. 2014). O contato entre diferentes ecossistemas permite às comunidades abrigar diferentes sobreposições de espécies (Simon et al. 2009), o que confere características particulares quanto à composição e à abundância das espécies (Oliveira-Filho e Ratter 2002, Ratter et al. 2003, Françoso et al. 2016).

Isso, associado à heterogeneidade ambiental de relevo, solos e clima, pode gerar regiões com características ambientais particulares e influenciar não só a composição em espécies como a abundância das espécies (Felfili et al. 2008), de forma que as comunidades de Cerrado sentido restrito na porção centro-norte do Cerrado podem ter padrões distintos dos da porção central.

Diante das crescentes alterações antrópicas pelas quais o Cerrado no estado de Tocantins vem sendo submetido nos últimos anos, e da escassez de informações sobre sua vegetação nativa sobre diferentes substratos, é urgente e necessário o desenvolvimento de estudos que visem ampliar o conhecimento sobre a flora e os padrões fitogeográficos regionais. Conhecer os padrões de riqueza, diversidade, florística e estrutura da vegetação do Cerrado sentido restrito sobre diferentes substratos, bem como os fatores que os determinam, em diferentes escalas espaciais das porções mais preservadas do Cerrado e com menos estudos, como a do Tocantins (Sano et al. 2009, Françoso et al. 2016), é de extrema importância para a elaboração de políticas e estratégias de conservação da diversidade biológica do bioma. Assim, a necessidade de conservar a flora nativa do estado, inevitavelmente aumentou a demanda pelo conhecimento da composição de espécies, estrutura da vegetação e os processos ecológicos envolvidos na sua estruturação. O presente estudo, além de ampliar o conhecimento da diversidade vegetal, contribuiu para preencher a lacuna de conhecimento sobre uma das regiões periféricas do Cerrado. Também identificou em quais escalas os fatores ambientais estão relacionados à vegetação lenhosa do Cerrado sentido restrito, além de ter gerado dados para a elaboração de políticas de conservação e preservação da vegetação e dos serviços ambientais prestados por ela adequadas a cada região da porção centro-norte do Cerrado.

A fim de facilitar a apresentação da presente tese, após breve revisão de literatura, a mesma foi dividida em dois capítulos. O primeiro (item 2) descreve e compara as comunidades investigadas quanto à riqueza de espécies, composição florística, aspectos ecológicos (síndrome de dispersão), distribuição fitogeográfica, diversidade e estrutura, além de avaliar a similaridade florística e estrutural entre as comunidades. O segundo (item 3) determina os fatores responsáveis pela similaridade florística e estrutural, e quantifica a contribuição conjunta e individual do ambiente e do espaço nessa similaridade.

## **1.1. REVISÃO DE LITERATURA**

### **1.1.1. Savanas do mundo e no Brasil**

Em termos de área ocupada, as savanas são consideradas o quarto maior bioma ou domínio vegetacional do mundo. Estima-se que as savanas recobrem cerca de 20% da região tropical (Cole 1986, Walter et al. 2008). Entretanto, ainda não há um consenso quanto a distribuição geográfica das savanas no globo terrestre (Huber 1987). De acordo com o conceito adotado de savana pode conter tanto vegetações campestres quanto arvoredos, assim diferentes mapas de distribuição das savanas podem ser traçados (Huber 1987, Walter et al. 2008). Walter et al. (2008) realizaram uma revisão do uso e definição do termo savana e registraram 12 definições diferentes que englobam aspectos geográficos (latitude e longitude), climáticos, fisionômicos, florísticos, ecológicos entre outros. Os autores destacaram a influência do fator antrópico, como queimadas e atividades pecuárias, na redução do componente lenhoso e consequente alteração da paisagem. Por conta dessa diversidade de conceitos e de fatores reguladores da vegetação há duas linhas de pensamento sobre o que deve ser considerado savana. Uma defende que as savanas são um estágio de sucessão ecológica e que a supressão do fator fogo fará com que as áreas tornem-se florestas, e a outra defende que essa sucessão nem sempre acontecerá devido à estrutura original da vegetação condicionada por outros fatores que não o fogo (Huber 1987, Walter et al. 2008).

Há varias teorias que tentam explicar a origem das savanas. A teoria climática, proposta por Warming (1973), sugere que a vegetação seria resultado da estacionalidade do clima (limitação sazonal hídrica na seca). A teoria biótica sugere que a vegetação deve-se à ação antrópica, através do fogo, pastejo e/ ou corte seletivo (Rizzini 1997) e de outros agentes da biota (Coutinho 1980). A teoria pedológica diz que os aspectos geológicos (material de origem) e edáficos (textura e disponibilidade de nutrientes) seriam os responsáveis pela vegetação (Alvim e Araújo 1952, Huntley e Walker 2012). Já a teoria combinada ou da interação, mais amplamente aceita e corroborada, sugere a combinação das teorias supracitadas acrescidas do tempo ecológico e geológico (Cole 1986, Oliveira-Filho e Ratter 2000, Walter et al. 2008, Lehmann et al. 2011).

Segundo Woodward et al. (2004) as savanas do velho mundo surgiram entre 30 e 45 milhões de anos (Holoceno) atrás em consequência do aumento da aridez global, e sua distribuição foi modelada por distúrbios naturais como fogo e pastoreio. A ação antrópica de deflorestação no Mioceno intensificou e aumentou o número de queimadas e áreas pastadas (Woodward et al. 2004), o que, segundo a hipótese do “feedback fogo-clima” interferiu no

regime de precipitação regional, tornando o clima mais seco e favoreceu a expansão das gramíneas C<sub>4</sub> (aumentando a biomassa inflamável) contribuindo para a distribuição atual das savanas (Beerling e Osborne 2006). Entretanto as savanas neotropicais são datadas de 4 milhões de anos (Pennington et al. 2006).

Nos trópicos as savanas se estendem nas latitudes 15° a 20° dos dois hemisférios e são o segundo maior domínio vegetacional, atrás apenas da floresta tropical (Huber 1987, Walter et al. 2008). Nesta faixa latitudinal elas podem ser encontradas na África, Ásia, Austrália e América (Eiten 1972, Cole 1986). Na Austrália a aplicação do termo savana se restringe ao conceito estrutural e considera-se savana os trechos com árvores e arbustos espalhados sobre um estrato graminoso (Cole 1986, Walter et al. 2008). Já na África, Ásia e Américas, a falta de consenso entre os autores de cada região fez com que tanto vegetações campestres quanto florestais (cerradão) ou arvoredo sejam consideradas savana. Apesar da falta de consenso sobre englobar ou não vegetações campestres e florestais no domínio vegetacional savana, há uma forma de vegetação que é comum a todas as regiões: a formação composta por estrato graminoso-herbáceo entremeado por indivíduos arbustivos e arbóreos sem a formação de dossel. Na América do sul as savanas são encontradas no (a): Brasil, Bolívia, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Paraguai, Suriname, Venezuela e em algumas ilhas do Caribe (Sarmiento, 1983), sendo o Cerrado o que possui a área mais contínua é encontrado no Brasil, Bolívia e Paraguai (Eiten 1972, Villarroel et al. 2016) (Figura 1.1).

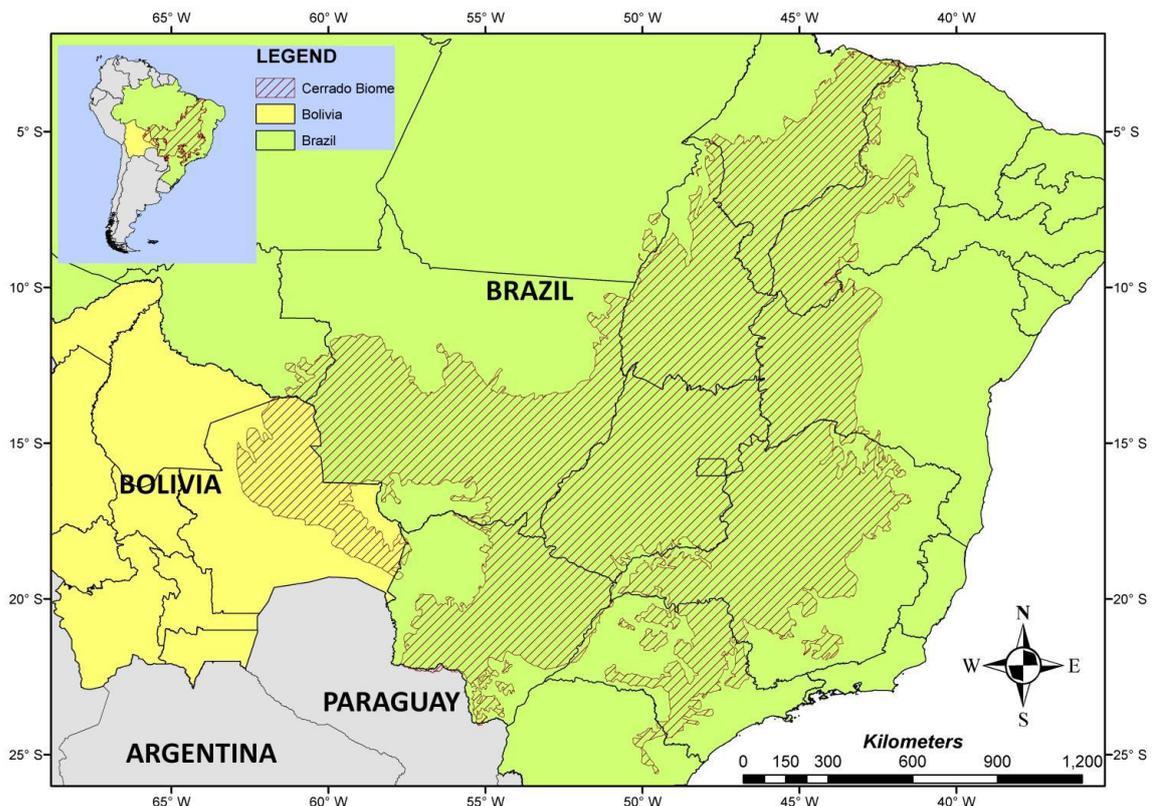


Figura 1.1: Distribuição do Cerrado na América do Sul (Fonte: Villarroel 2011).

Devido a amplitude geográfica de ocorrência das savanas há uma diversidade de fatores que determinam sua existência. Os principais fatores apontados por Cole (1986) – de ordem climática, geomorfológica, edáfica, hidrológica e antrópica (fogo e pastejo) – atuam de forma diferente sobre a flora e a vegetação e variam de lugar para lugar (Sankaran et al. 2008, Walter et al. 2008, Lehman et al. 2011). Além destes, fatores de paisagem, como inclinação e altitude, recentemente vêm sendo apontados como possíveis modificadores da vegetação (Castro e Martins 1999, Mews et al. 2016a) e podem explicar o alto grau de diferenciação fisionômica e estrutural das savanas (Hubel 1987).

Assim como para as savanas em nível mundial, a definição do termo savana no Brasil ainda não chegou a um consenso. Tal fato tem gerado diversas discussões acerca da inclusão de biomas como o Pantanal e a Caatinga em savana (Cole 1986). Ainda, em termos de definir o que é e o que não é savana, há a discussão sobre quais formações e/ou fitofisionomias pertencem ao domínio vegetacional savana no Brasil. No Brasil a Caatinga, o Cerrado e o Pantanal são reconhecidos por apresentarem formações vegetacionais com características fisionômicas de savana (Cole 1986), bem como áreas disjuntas na Amazônia (Cole et al. 1986, Ratter et al. 2003). Segundo Walter et al. (2008) o *“Cerrado não é um mero sinônimo brasileiro de savana, mas sim um componente desse conceito, tal qual os Llanos da Venezuela e da Colômbia ou o Miombo africano”*. Assim *“o Cerrado é uma savana. Uma savana florísticamente rica”* (Walter et al. 2008).

### **1.1.2. O Cerrado brasileiro**

Das savanas brasileiras reconhecidas por Cole (1986), o Cerrado é considerado a maior em extensão no Brasil e a mais rica no mundo em termos florísticos. Apesar da intensa discussão sobre o Cerrado ser ou não um bioma (Coutinho 2006) e quais fitofisionomias fazem parte dele (Eiten 1972, Walter et al. 2008) o domínio geográfico sobre o qual ele ocorre é caracterizado pelo mosaico vegetacional de formações campestres, savânicas e florestais, sendo a formação savânica a predominante na paisagem. Com base nesse aspecto da paisagem Ribeiro e Walter (2008) reconheceram 11 fitofisionomias ou tipos principais de vegetação que fazem parte do Cerrado, sendo quatro florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão), quatro savânicas (Cerrado sentido restrito, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) e três campestres (Campos Sujo, Campo Limpo e Campo Rupestre). Esses mesmos autores também apresentaram um esquema adaptado dessas fitofisionomias, indicando o que é considerado Cerrado, em termos de bioma, nas duas linhas de pensamento, escola paulista (Coutinho 1978, 2006) e escola do

centro-oeste (Figura 1.2). Para a escola paulista o Cerrado seria composto pelas formações campestres, savânicas e o cerradão (formação florestal), esse conjunto é denominado de Cerrado Sentido Amplo (Cerrado *sensu lato*). O fato de o Cerradão ser a única formação florestal considerado como parte do Cerrado por essa escola deve-se à sua pretensa semelhança florística com o Cerrado sentido restrito (*sensu stricto*). As outras formações florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria e Mata Seca) seriam intrusões da Amazônia e Mata Atlântica devido ao grande compartilhamento de espécies dessas formações com esses biomas. Tal fato seria resultado das flutuações climáticas do passado (Oliveira-Filho e Ratter 1995).



Figura 1.2: Principais fitofisionomias do Cerrado segundo Ribeiro e Walter (2008) considerando o Cerrado Sentido Amplo de Coutinho (2006) (Fonte: Ribeiro e Walter 2008).

Das formações savânicas do Cerrado, a fitofisionomia Cerrado sentido restrito é a que ocupa a maior extensão dentro do domínio ou cerca de 70% segundo Felfili e Silva-Júnior (2005). Esta fitofisionomia é caracterizada pela presença de estrato arbóreo distribuído de forma aleatória sobre o terreno, sem a formação de dossel, com presença de estrato arbustivo-herbáceo definido. O estrato arbóreo no geral é baixo de árvores inclinadas e tortuosas com ramificações irregulares e retorcidas com evidências de queimadas geralmente (Ribeiro e Walter 2008). Apesar da relativa homogeneidade fisionômica do Cerrado sentido restrito, a densidade de indivíduos arbustivo-arbóreos dessa fitofisionomia varia na paisagem em resposta às condições ambientais às quais está sujeita (Ribeiro e Walter 2008). Por conta disso, o Cerrado sentido restrito foi dividido em quatro sub-tipos fisionômicos: Cerrado Denso, Cerrado Típico, Cerrado Ralo e Cerrado Rupestre (Ribeiro e Walter 2008). Os três primeiros variam quanto à densidade, a forma e espaçamento entre os indivíduos arbustivo-arbóreos com cobertura arbórea variando entre 5% e 70%, enquanto o último se difere pela presença de afloramentos rochosos. No Cerrado Rupestre, os indivíduos arbustivo-arbóreos ocorrem nas fendas das rochas e sua cobertura arbórea varia de 5% a 50% (Ribeiro e Walter 2008). No geral, os subtipos são compostos pelo mesmo conjunto de espécies, com a particularidade de o Cerrado Rupestre

possuir algumas espécies indicadoras ou preferenciais (Pinto et al. 2009) adaptadas a esse ambiente (Ribeiro e Walter 2008).

No intuito de conhecer a vegetação das formações savânicas do Cerrado, inúmeros estudos florísticos, fitossociológicos e fitogeográficos foram desenvolvidos (por exemplo Ribeiro et al. 1985, Felfili e Silva-Júnior 1993, Munhoz e Proença 1998, Castro e Martins 1999, Nogueira et al. 2001, Andrade et al. 2002, Felfili et al. 2002, Fidelis e Godoy, 2003, Ratter et al. 2003, Bridgewater et al. 2004, Teixeira et al. 2004, Borges e Shepherd, 2005, Mendonça et al. 2008, Moura 2010, Pinto et al. 2015, Françaço et al. 2016, Teixeira et al. 2016). Nesse sentido, destaca-se os estudos desenvolvidos no âmbito do projeto Biogeografia do Bioma Cerrado (Felfili et al. 1994, Felfili e Silva-Júnior 2001, Felfili et al. 2007) que trouxe grande conhecimento a cerca da vegetação sobre solos profundos da porção central do Cerrado. Outros estudos analisaram e compararam áreas de mesma fitofisionomia, ou com tipos fitofisionômicos diferentes (por exemplo Ribeiro et al. 1985, Felfili e Silva-Júnior 1993, 2001, Felfili et al. 1994, Uhlmann et al. 1998, Batalha et al. 2001, Costa e Araújo 2001, Durigan et al. 2002, Ruggiero et al. 2002, Balduino et al. 2005, Miranda et al. 2007, Miranda et al. 2010, Abreu et al. 2012, Lemos et al. 2013, Teixeira et al. 2016). Esses estudos buscaram conhecer e descrever padrões na composição florística, riqueza, diversidade e estrutura das comunidades vegetais.

Em termos fitogeográficos, Ratter et al. (2003), com base na composição em espécies arbustivo-arbóreas de 376 áreas de Cerrado sentido amplo e savanas amazônicas, reconheceram seis grupos fitogeográficos (Figura 1.2 linha tracejada laranja). Eles identificaram que 35% das espécies ocorriam em uma única localidade e propuseram que cerca de 15% das espécies registradas para o Cerrado são de ampla distribuição. Revisitando esses padrões, Françaço (2014) ao compilar 625 localidades e considerar apenas as espécies arbóreas, separou duas províncias encontradas por Ratter et al. (2003) (Norte-Nordeste e Centro-Sudeste) em quatro (Norte, Nordeste, Centro e Sudeste) e observou um novo distrito oriundo da porção sudoeste da província Centro-Oeste (Figura 1.3 linha contínua cinza). A autora encontrou que a flora do Cerrado nos distritos biogeográficos é influenciada pelos biomas adjacentes, principalmente nas comunidades periféricas, onde a contribuição das floras adjacentes através de espécies assessoriais ou compartilhadas entre o Cerrado e os outros biomas é alta (Françaço et al. 2016). Ainda, a baixa similaridade entre áreas sob diferentes condições ambientais, ou seja, condições edafoclimáticas, de relevo e altitudinais (Felfili et al. 2008) aumentam a diversidade beta entre as regiões do Cerrado, principalmente à medida que se afasta da porção central (Françaço et al. 2016).

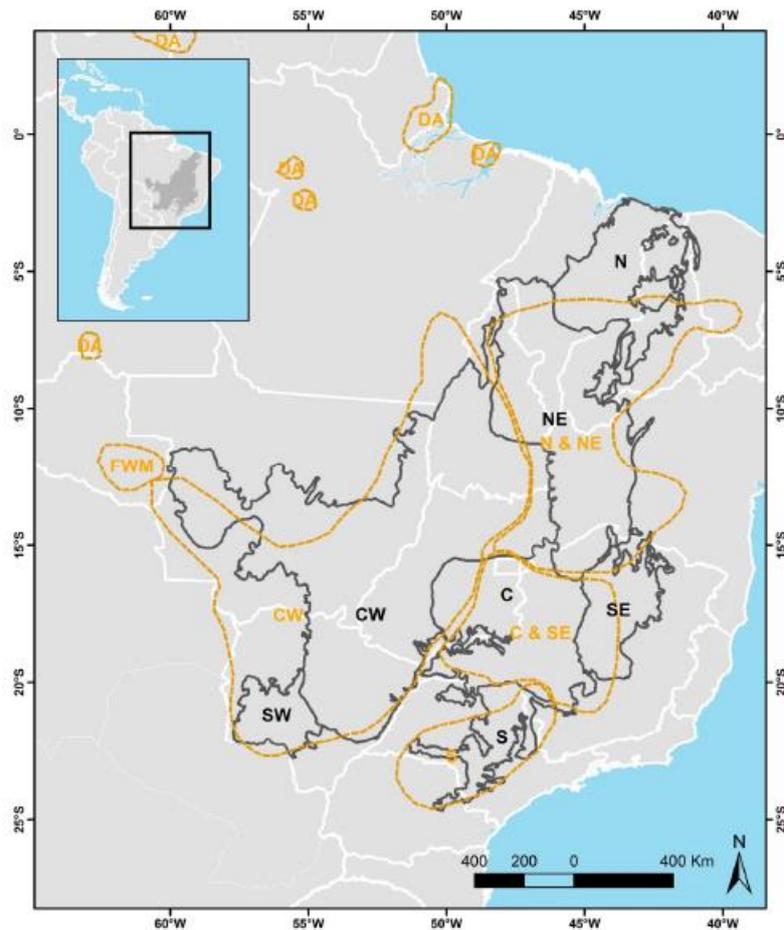


Figura 1.3: Regiões biogeográficas propostas por Ratter et al. (2003) (linha tracejada laranja) e Distritos Biogeográficos propostos por Françaço (2014) (linha cinza). C = Centro, CW = Centro-Oeste, N = Norte, NE = Nordeste, S = Sul, SE = Sudeste, SW = Sudoeste, DA = Áreas disjuntas na Amazônia. (Fonte: Françaço 2014 – gentilmente cedida pela autora)

Esses estudos também buscaram identificar os fatores que determinam a ocorrência das espécies: se ela se deve ao acaso, ou por sua capacidade de dispersar, estabelecer-se e desenvolver-se em determinado ambiente. Os distritos biogeográficos estabelecidos por Françaço (2014) para o Cerrado sentido restrito foram relacionados com a amplitude das condições climáticas, sendo maior nas porções periféricas e menor na porção central do Cerrado. Essa hipótese tem sido confirmada por estudos que investigaram a relação da vegetação e seus padrões com o meio abiótico e geomorfologia em diferentes escalas espaciais (Oliveira-Filho e Martins 1986, 1991, Nascimento e Saddi 1992, Miranda et al. 2002b, Fonseca e Silva-Júnior 2004, Santos et al. 2012b, Mews et al. 2016a).

Entretanto, a maioria dos estudos realizados com a vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado sentido restrito se concentrou na área core (nuclear) do bioma, principalmente em trechos sobre solos profundos, com pouco conhecimento sobre a vegetação sobre afloramento rochoso (Cerrado Rupestre). Uma característica marcante do Cerrado Rupestre é a

heterogeneidade de micro-habitats existentes (Benites et al. 2007, Ribeiro e Walter, 2008, Moura et al. 2011), como fendas das rochas e rochas expostas, que propiciam a ocorrência tanto de espécies adaptadas a ambientes secos e espécies generalistas, assim como de espécies que exigem solo mais fértil (Benites et al. 2007, Pinto et al. 2009, Moura et al. 2010, Lemos et al. 2013). Tal particularidade ambiental propicia ao Cerrado Rupestre peculiaridades na estrutura da vegetação e na presença de espécies habitat-especialistas de ambientes rochosos, como *Schwartzia adamantium* (Cambess.) Bedell ex Gir.-Cañas e/ ou *Wunderlichia crulsiana* Taub. (Munhoz e Proença 1998, Pinto et al. 2009, Lima et al. 2010, Santos et al. 2012a, Mews et al. 2014). No entanto, apesar das supostas limitações do substrato ao estabelecimento de indivíduos lenhosos (Pinto et al. 2009) o Cerrado Rupestre possui elevada riqueza de espécies (Felfili e Fagg 2007, Lenza et al. 2011, Lemos et al. 2013).

Os estudos realizados em comunidades de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico em uma mesma região indicam semelhanças em termos de riqueza, diversidade alfa, altura e diâmetro dos indivíduos entre esses tipos (Pinto et al. 2009, Moura et al. 2010, Lima et al. 2010, Gomes et al. 2011, Maracahipes et al. 2011, Abreu et al. 2012, Lemos et al. 2013, Mews et al. 2016a). Entretanto, quanto à influência do tipo de substrato na densidade e área basal não há consenso. Alguns indicam que o Cerrado típico é mais denso (Pinto et al. 2009, Lemos et al. 2013, Mews et al. 2016a), enquanto outros indicam que não há diferença entre os ambientes (Lima et al. 2010, Gomes et al. 2011, Maracahipes et al. 2011). Quanto a área basal uns indicam que a do Cerrado típico é maior (Pinto et al. 2009), outros que a do Cerrado rupestre é a maior (Gomes et al. 2011, Lemos et al. 2013), e outros de que não há diferenças entre esses ambientes (Lima et al. 2010, Maracahipes et al. 2011, Abreu et al. 2012). Tal incongruência de resultados permite inferir que não há tendência de que um subtipo tenha menores valores de densidade e área basal que o outro. No geral a composição florística é constituída por espécies exclusivas do Cerrado, habitat-especialistas (Ratter et al. 2003, Pinto et al. 2009) e compartilhadas com biomas vizinhos (Lenza et al. 2015). Embora, estudos indiquem que o substrato influencia na composição florística a principal característica diferenciadora das comunidades de Cerrado sentido restrito, independente do tipo de substrato, é a abundância das espécies (Santos et al. 2012a, Mews et al. 2014).

A vegetação do Cerrado sentido amplo (formações savânicas e campestres) tem sido considerada um clímax edáfico por se desenvolver sobre ambiente limitante, caracterizado pela carência de nutrientes e altos teores de alumínio no solo, causados pela ação do clima ao longo do tempo (Eiten 1972, 1993). A diferença de fatores como clima (Silva et al. 2008), geomorfologia (Silva et al. 2006, Benites et al. 2007), altitude e latitude (Castro e Martins 1999, Bridgewater et al. 2004), solos (Furley e Ratter 1988, Reatto et al. 2008), intensidade e

frequência de fogo (Coutinho 1990, Miranda et al. 2002a, Walter e Ribeiro 2010) e a proximidade com outros tipos de vegetação adjacentes (Oliveira-Filho e Ratter 1995, 2002, Castro e Martins 1999, Méio et al. 2003, França et al. 2016), vêm sendo apontadas como responsáveis pela distribuição das espécies e pela determinação da estrutura da vegetação.

As diferenças nos fatores ambientais ou em suas combinações ao longo do Cerrado são apontadas como responsáveis pela heterogeneidade de suas formações vegetais, bem como também pela heterogeneidade florística e estrutural dentro das fitofisionomias (Durigan et al. 2003, Felfili et al. 2008, Mews et al. 2016a). Tal heterogeneidade foi demonstrada por diversos estudos fitogeográficos (Felfili et al. 1994, Felfili e Felfili 2001, Durigan et al. 2003, Bridgewater et al. 2004). Entretanto, quando as propriedades edáficas são relativamente homogêneas, o espaço tem mais efeito sobre a ocorrência e abundância das espécies lenhosas (Maracahipes et al. 2017). Cole (1986) sugeriu que a interação entre os fatores seria a principal responsável pelos padrões vegetacionais. Essa sinergia entre espaço e ambiente vem sendo encontrada entre formações florestais e savânicas do Cerrado em zona de transição (Mota 2016, Maracahipes et al. 2017), pois a rotatividade das espécies no espaço é um importante mecanismo para manutenção da diversidade beta no Cerrado (Maracahipes et al. 2017).

Um dos mecanismos de manutenção dessa diversidade, principalmente nas formações savânicas e sobre afloramentos rochosos, é o conhecimento sobre a síndrome de dispersão das espécies e sua influência sobre a composição e estrutura da vegetação. O trabalho de Kuhlmann e Ribeiro (2016) é o mais completo sobre síndromes de dispersão do Cerrado. Eles encontraram que a predominância do tipo de dispersão depende da forma de vida, sendo que há inversão na proporção dispersão biótica (zoocoria): abiótica (anemocoria e autocoria) dos ambientes mais fechados para os mais abertos e entre as formas de vida. Mota (2016) investigando a vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado Rupestre ao longo da cadeia do Espinhaço, encontrou que há predomínio da zoocoria sobre a anemocoria e pouca autocoria em termos de composição em espécies. Entretanto há inversão desse padrão quando se é considerado a abundância (densidade de indivíduos). Nesse caso, há predomínio de indivíduos autocóricos, seguidos por anemocóricos e zoocóricos, provavelmente devido à diferenças na abundância das espécies. Mota (2016) atribui a baixa representatividade da zoocoria na estrutura das comunidades às limitações impostas pelo substrato aos agentes dispersores. Lúcio (2016) comparou comunidades savânicas sobre solo profundo e afloramento rochoso ao longo do Cerrado e encontrou que não há diferenças na proporção de espécies por síndrome de dispersão entre os ambientes exceto quando analisada a abundância, onde os ambientes sobre solo profundo apresentam mais indivíduos

zoocóricos. A autora atribuiu tal fato às condições bióticas e abióticas mais favoráveis ao agente dispersor nas áreas sobre solo profundo.

O Cerrado é um dos biomas brasileiros que mais tem sofrido com a crescente pressão antrópica resultante da mudança na cobertura e uso do solo. Ainda tem se destacado como o bioma que mais vem sofrendo com o desmatamento em valores absolutos, seguido da Amazônia, Caatinga, Pampa, Mata Atlântica e Pantanal segundo dados do Ministério do Meio Ambiente e IBAMA (2011). Apesar disso, ainda não há consenso quanto à porcentagem de remanescente natural deste Bioma. Com base em imagens de satélite de 2002 Sano et al. (2010) apontou que 60,5% da área do Cerrado ainda tinha cobertura nativa. Já em 2010 Beuchle et al. (2015) apontou cerca de 47% da área original do Cerrado estava coberto por vegetação nativa. Para o mesmo ano o MMA (Ministério do Meio Ambiente - 2011) apontou 48,54%, enquanto o PMABB (Programa de Monitoramento Ambiental dos Biomas Brasileiros: projeto TerraClass - 2013) apontou 54% de cobertura nativa. Tal discrepância pode ser resultado não só de diferenças nas escalas espaciais e técnicas empregadas para o mapeamento, como também ao fato das áreas de pastagens naturais utilizadas pela pecuária serem consideradas ou não como cobertura vegetal nativa. Em todo caso, estes estudos demonstram o elevado grau de ameaça e a velocidade na qual o Cerrado vem perdendo sua cobertura nativa em decorrência de atividades antrópicas, principalmente da expansão da fronteira agrícola.

Diversos estudos apontam a porção norte do Cerrado, compreendendo os estados de Maranhão, Piauí, Bahia e Tocantins, como a mais preservada do bioma (p. ex. Sano et al. 2008, 2009, 2010). Entretanto, a expansão da fronteira agrícola para a porção norte do bioma rendeu-lhe elevada taxa de desmatamento, de 0,3% ao ano, com 48,54% da área natural do bioma convertida em área antrópica (MMA; IBAMA, 2011). Dos estados que compõe a porção norte do Cerrado, o Tocantins é o que detém a maior quantidade de área com cobertura nativa (Sano et al. 2010), sendo que, devido a sua posição geográfica, ele poderia ser considerado como parte da porção centro-norte do bioma (Figura 1.2). Esta porção é considerada de relevante interesse científico (MMA 2007), pois possui diversas áreas de ecótono/ zonas de tensão ecológica (Seplan 2012) e que podem conferir particularidades à flora, principalmente na composição em espécies de comunidades arbustivo-arbóreas (Ratter et al. 2003, França et al. 2016). Tal fato tem levado ao aumento do número de espécies da fauna e flora ameaçadas de extinção (Mittermeier et al., 2005). Como resultado desses três fatores (elevada diversidade, elevada taxa de desmatamento e elevado número de espécies ameaçadas), Mittermeier et al. (2005) consideraram o Cerrado como um dos 34 – hoje 35 (Williams et al. 2011) – *hotspots* para conservação da diversidade biológica do planeta. Além disso, é considerado a savana tropical

mais rica do mundo (Mendonça et al. 2008, Walter et al. 2008) em número de espécies de plantas.

### **1.1.3. Teorias relacionadas aos processos estruturadores das comunidades naturais**

Entender os padrões de diversidade, abundância e composição das espécies e seus fatores reguladores é o principal objetivo dos estudos de Ecologia de Comunidades (Vellend 2010). Ao longo do último século diversas teorias tentaram explicar os padrões dando ênfase a diferentes mecanismos, sendo eles: “seleção”, “derivação”, “especiação” e “dispersão” (Vellend 2010). Desses quatro processos, dois se destacaram muito por estarem nos extremos ecológicos: a seleção representada pela teoria do nicho (Hutchinson 1957, Chase e Leibold 2003) e a derivação representada pela teoria neutra (Hubbell 2001).

A teoria do nicho relaciona a ocorrência e o padrão de distribuição das espécies ao ambiente, ou seja, é o meio quem determina o sucesso ou insucesso da espécie devido a sua atuação como filtro (Hutchinson 1957, Chase e Leibold 2003). Vellend (2010) fez uma revisão do uso destas teorias e propôs que em termos de comunidades a seleção atua de três formas: (1) constante, (2) frequência ou densidade dependente, e (3) variável espacial ou temporariamente. Segundo ele a “seleção constante” parte do princípio que se a aptidão relativa é constante no espaço e no tempo, independentemente das densidades das espécies, mas varia entre as espécies, as espécies com maior aptidão excluem todas as outras. Já a “seleção frequência ou densidade-dependente” diz que se o tamanho da comunidade for constante, a densidade e a frequência são iguais, ou seja, a aptidão individual da espécie depende, em parte, da sua densidade e da densidade das outras espécies. Assim, se duas espécies tiverem baixa densidade elas poderão manter sua coexistência (seleção densidade-dependente negativa), já espécies com altas densidades não poderiam manter uma coexistência estável (seleção frequência-dependente positiva) (Vellend 2010). Já a seleção variável espacial ou temporariamente, diz que a densidade pode ser constante ou dependente e pode variar no tempo e no espaço, acarretando em mudanças importantes na dinâmica das comunidades. A teoria neutra demonstra a necessidade do conhecimento do papel da variabilidade intraespecífica na ecologia das comunidades (Chave et al. 2004).

A teoria neutra, por outro lado, atribui a ocorrência e o padrão de distribuição das espécies a processos demográficos estocásticos como a capacidade de dispersão (Hubbell 2001). Partindo do princípio que o nascimento, o estabelecimento e a morte dos indivíduos são processos estocásticos inerentemente às espécies, Vellend (2010) defendeu que qualquer mudança na comunidade com um número finito de indivíduos também terão um componente

estocástico. Se, em uma comunidade fechada, os parâmetros demográficos de nível individual são idênticos em todos os indivíduos, a deriva seria o único fator a atuar na dinâmica da comunidade, ou seja, não há mudanças determinísticas na abundância, e todas as espécies, exceto uma, serão derivadas da extinção (Vellend 2010). Assim, distúrbios na comunidade poderiam causar alterações no tamanho da comunidade e aumentar a importância da deriva, sem desconsiderar sua interação com os processos de especiação e dispersão (Hubbell 2001, Vellend 2010).

Recentemente tem sido proposto uma reconciliação entre a teoria neutra e teoria do nicho (Vellend 2010), indicando que as duas atuam de forma complementar (Adler et al. 2007). Ainda, a teoria dos processos históricos e regionais de Ricklefs e Schluter (1993) elucida a importância dos processos que ocorrem em escalas espaciais e temporais mais amplas e como o intercâmbio da biota pode determinar a diversidade regional. Em savanas ambientes com certa homogeneidade ambiental tendem a ser mais influenciados por processos estocásticos enquanto ambientes com mais heterogeneidade pelos processos de nicho (Silva et al. 2010). Isto é o que foi observado em um gradiente de formações do Cerrado (Campo Limpo – Cerrado Típico – Cerradão), no qual em comunidades com ambientes relativamente homogêneos, do ponto de vista da disponibilidade de nutrientes, o espaço teve mais efeito sobre a composição e estrutura da vegetação (Maracahipes et al. 2017). Já em comunidades onde a diferença de substrato é marcante, a atuação dos filtros ambientais (Teoria do nicho) parece ser mais importante na composição e estrutura do que os processos de neutros (Mews et al. 2016a). Em condições de substratos semelhantes, mas com grande heterogeneidade de micro-habitats, encontrou-se que a interação entre os fatores espacial e ambiental é a principal responsável pela estruturação da vegetação (Mota 2016). Assim, apesar da identificação dos fatores responsáveis pelos padrões vegetacionais (Furley e Ratter 1988, Emmerich 1990, Felfili et al. 1994, Ferreira et al. 2009, Abreu et al. 2012, Bustamante et al. 2012, Mews et al. 2016a), ainda não são claros quais os processos por trás da estruturação da savana brasileira.

#### **1.1.4. Área de estudo: estado do Tocantins**

O estado de Tocantins situa-se entre os paralelos 5° e 13° de latitude sul e os meridianos 46° e 51° de longitude oeste e abrange amplo gradiente climático com variações de temperatura, precipitação e déficit hídrico. Essa variação associada à alta heterogeneidade geológica e de classes de solo, bem como à posição geográfica do estado, proporciona a existência de diversas fitofisionomias dos biomas Cerrado e Amazônia (Campolina et al. 2012). Na área ocupada pelo Cerrado no Tocantins, ocorrem desde as formações campestres (p. ex. Campo sujo, Campo

limpo), passando pelas formações savânicas (p. ex. Vereda, Cerrado sentido restrito) até as formações florestais (p. ex. Cerradão, Mata de Galeria) (Haidar et al. 2013). Em termos de composição da flora lenhosa de cerrado sentido amplo, o estado encontra-se dentro das regiões biogeográficas Centro-Oeste, Norte e Nordeste estabelecidas por Ratter et al. (2003) e dentro dos distritos biogeográficos Centro-Oeste e Nordeste propostos por França (2014) (Figura 1.2).

A localização do estado de Tocantins entre três biomas (Amazônia, Cerrado e Caatinga) o torna fonte interessante para desenvolvimento de diversos estudos, devido às diversas zonas de tensão ecológica (regiões de ecótono) entre as formações vegetacionais. Essas zonas estão entre as principais lacunas de conhecimento sobre a flora do Cerrado, além de terem o maior número de espécies lenhosas registradas (França et al. 2016). A alta riqueza das áreas periféricas do Cerrado deve-se ao elevado número de espécies compartilhadas com outros biomas, bem como com fitofisionomias adjacentes (Bridgewater et al. 2004, França et al. 2016). Aliado a isso, a heterogeneidade espacial, representada pelo mosaico ambiental e florístico-fisionômico, também é responsável, em parte, pela alta diversidade vegetal e de espécies registradas no Cerrado (Ratter et al. 2003, Felfili e Felfili 2001, Felfili e Silva-Júnior 2005), e no Tocantins em particular (Haidar et al. 2013).

No Tocantins, assim como no restante do bioma, a área natural antes ocupada pelo Cerrado sentido amplo, convertida em área antrópica, passou de 21,7% para 32,8% no período de 1990 a 2007, rendendo-lhe uma taxa de desmatamento de cerca de 2% ao ano, influenciada principalmente pela atividade agropecuária (Campolina et al. 2012). As áreas cobertas por Cerrado sentido amplo são as mais afetadas pelas atividades antrópicas, tendo sua área reduzida de cerca de 79% (Sano et al., 2010; SEPLAN, 2012) para 61,1% (Campolina et al., 2012). Apesar dessa redução, Campolina et al. (2012) afirmaram que das fitofisionomias do Cerrado sentido amplo, o Cerrado sentido restrito ainda possui remanescentes bem preservados na porção sudeste do Tocantins.

Em oposição à necessidade de se conservar a porção mais preservada do Cerrado, em Tocantins (Sano et al. 2010), se avolumam as pressões econômicas pelo agronegócio e por empreendimentos energéticos (Olmos 2007), principalmente pelo avanço da fronteira agrícola com as médias e grandes propriedades. Um exemplo é o processo de ocupação rápido e praticamente consolidado do centro-sul do estado de Goiás, que trouxe prejuízos intensos à biodiversidade e serve de alerta para o que está ocorrendo nas demais áreas que compreendem o bioma. O avanço da fronteira agrícola sobre a vegetação nativa do Tocantins foi ampliado quando este passou a ser parte da nova fronteira agrícola do Brasil, denominada como MATOPIBA (que compreende os estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia) (MMA,

IBAMA 2011, Mingoti et al. 2014) o que é real ameaça à sua biodiversidade. Tal fato deve-se, principalmente, às condições de relevo e solo favoráveis para a agricultura (Martins et al., 2011). Apesar da aparente dificuldade do uso de áreas em trechos de relevo acidentado ou com afloramentos no Tocantins, como o Cerrado Rupestre, estas estão sendo alteradas pelo corte seletivo e pastoreio, bem como pela atividade mineradora (Haidar et al. 2013).

### **1.1.5. O Cerrado sentido restrito no Tocantins**

Das formações savânicas descritas por Ribeiro e Walter (2008), o Cerrado sentido restrito cobre aproximadamente de 10 milhões de hectares e é a fitofisionomia mais representativa nas porções centro e sul do estado do Tocantins (Campolina et al. 2012). Neste cenário, o Cerrado sentido restrito em seus subtipos (Cerrado Ralo, Típico, Denso e Rupestre) é a vegetação mais expressiva no território tocantinense (Haidar et al. 2013). A vegetação do Cerrado sentido restrito é caracterizada pela dominância de estrato graminoso entremeado por estrato arbustivo-arbóreo, com cobertura arbórea de 10% a 60% determinada, em escala local, pelas condições geomorfológicas e edáficas (Ribeiro e Walter 2008). Desenvolve-se em ampla variação de temperatura, pluviosidade, altitude e geo-ambientes (rochas, solos e relevos), configurando paisagens com características peculiares e próprias ao longo dos gradientes longitudinal e latitudinal do estado de Tocantins (Haidar et al. 2013). Normalmente está associada a diferentes condições geológicas, com destaque nos ambientes de Bacias Sedimentares e dos Embasamentos em Estilos (IBGE 2007a, SEPLAN 2012).

Semelhante ao restante das áreas do bioma, o Cerrado sentido restrito no Tocantins ocorre tanto sobre solos profundos, nos subtipos Cerrado Denso, Cerrado Típico e Cerrado Ralo, quanto em afloramentos rochosos, no subtipo Cerrado Rupestre (Haidar et al. 2013). O Cerrado Rupestre pode ocorrer em trechos contínuos ou em mosaicos dentro de outros tipos fitofisionômicos sobre solos mais desenvolvidos (Moura et al. 2011), embora ocupe principalmente sobre solos rasos e com afloramentos rochosos, como Neossolos Litólicos (Reatto et al. 2008). Nesse ambiente, o pouco solo existente, originado da intemperização de arenitos e quartzitos, é ácido e tem baixa disponibilidade de nutrientes (Benites et al. 2003, Reatto et al. 2008) e alta concentração de areia (Abreu et al. 2012). Estes solos, similares aos dos campos rupestres, estão geralmente sujeitos a fortes enxurradas durante a estação chuvosa, bem como ao déficit hídrico na estação seca (Eiten 1993, Oliveira-Filho e Ratter 2002, Reatto et al. 2008).

Apesar das áreas de Cerrado Rupestre serem o subtipo menos expressivo no Tocantins, ele ocorre em manchas ao longo de todo o gradiente latitudinal do estado (Haidar et al. 2013). Na

porção sul e central do estado é encontrado principalmente nos topos ou encostas de morros, sendo encontrado também em alguns casos em áreas planas com afloramentos rochosos. As maiores extensões de Cerrado Rupestre podem ser encontradas na Serra de Natividade e no vale do Rio Tocantins (município de São Salvador) na porção sul do estado, na Serra do Lajeado na porção central e ao longo da Serra Geral do Tocantins, que se estende desde a porção sul até a central (Haidar et al. 2013). Já na porção norte é encontrado em pequenas manchas, restrita à região de divisão dos sistemas hídricos dos rios Tocantins e Araguaia (Haidar et al. 2013). Por meio da indicação de localidades com presença de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre, através do Mapeamento das Regiões Fitoecológicas do estado de Tocantins, foi realizada expedição prévia de campo através da qual cinco localidades foram selecionadas para compor o presente estudo: Arraias, Natividade, Mateiros, Palmas e Campos Lindos (Figura 1.4).

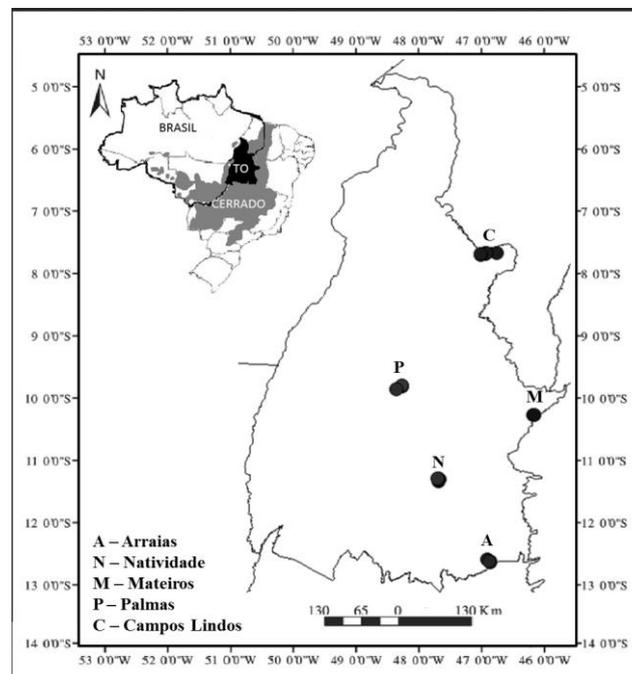


Figura 1.4: Distribuição das localidades com Cerrado Rupestre e Cerrado Típico amostrados ao longo do gradiente latitudinal no estado do Tocantins.

Arraias localiza-se no extremo sul/ sudeste do Tocantins, na divisa com Goiás, situada entre os pontos mais altos do estado (IBGE 2006). Na região são encontrados dois tipos de ambientes geológicos, denominados de Faixas orogênicas e Embasamentos em Estilos Complexos (SEPLAN 2012), ambos pertencentes às Faixas de dobramentos e coberturas metassedimentares do Complexo Montanhoso Veadeiro-Araí (IBGE 2007a). Na região são encontrados solos rasos, sem afloramentos rochosos (Plintossolo Háplico Distrófico) e com afloramentos (Neossolos Litólicos Distróficos) (IBGE, 2007b). Nela estão presentes duas regiões fitoecológicas (Haidar et al. 2013): Ecótono Floresta Estacional/Cerrado e Cerrado sentido amplo.

Natividade localiza-se no sudeste do estado onde são encontrados dois tipos de ambientes geológicos: Depósitos Sedimentares Inconsolidados e Embasamentos em Estilos Complexos, que pertencem às Faixas de dobramentos e coberturas metassedimentares da Serra da Natividade (SEPLAN 2012). Na região são encontrados solos profundos (Latosolos Vermelho-Amarelos Distróficos) e rasos, com grande concentração de plintita (Plintossolos Pétricos) e rasos com afloramentos (Neossolos Litólicos Distróficos) (SEPLAN 2012). São presentes duas regiões fitoecológicas: Ecótono Floresta Estacional/Cerrado e Cerrado sentido amplo (Haidar et al. 2013).

Mateiros localiza-se no centro-leste do estado, próximo à porção norte da Serra Geral, que é a área mais próxima ao bioma Caatinga. Esta faixa da Serra Geral é composta pelo conjunto de chapadões sustentado por litologias areníticas (IBGE 2006) e se estende em sentido sul-norte da divisa sudeste com o estado de Goiás até o município de Mateiros, no Tocantins. As Bacias Sedimentares são o único tipo de ambiente geológico presente na região (SEPLAN 2012). Esta região pertence às Bacias Sedimentares Páleo-Mesozóicas e Meso-Cenozóicas Chapadas do Jalapão (SEPLAN 2012). Na região são encontrados solos profundos (Latosolos Amarelos) e rasos com afloramentos (Neossolos Litólicos Distróficos e Neossolos Quartzarênicos Órticos) (SEPLAN 2012). O Cerrado sentido amplo é a região fitoecológica predominante existente na região (Haidar et al. 2013).

Palmas, a capital do estado, localiza-se na porção central. Nela a Serra do Lajeado se estende em sentido sul-norte desde os municípios de Palmas e Porto Nacional, até o município de Lajeado. Ocorrem dois tipos de ambientes geológicos: Embasamentos em Estilos Complexos e Bacias Sedimentares (IBGE 2007a). A região pertence às Bacias Sedimentares Páleo-Mesozóicas, Meso-Cenozóicas e Depressões Longitudinais do Tocantins e Planaltos de Ponte Alta do Tocantins (SEPLAN 2012). São encontrados solos profundos (Latosolos Vermelho-Amarelos e Argissolos) e solos rasos com grande concentração de plintita (Plintossolos Pétricos) onde são encontrados minerais não metálicos como Granito Ornamental (SEPLAN 2012). Na região ocorrem duas regiões fitoecológicas (Haidar et al. 2013): Ecótono Cerrado/Floresta Estacional e Cerrado sentido amplo.

Campos Lindos localiza-se no norte do estado e apresenta os Depósitos Sedimentares Inconsolidados e Bacias Sedimentares como ambientes geológicos (SEPLAN 2012). A região pertence às Bacias Sedimentares e Coberturas Inconsolidadas do Chapadões do Alto Parnaíba e da Depressão do Médio Tocantins (SEPLAN 2012). São encontrados solos profundos (Neossolo Quartzarênico) e rasos com afloramentos (Neossolos Litólicos) (SEPLAN 2012). Na região

ocorrem duas regiões fitoecológicas (Haidar et al. 2013): Cerrado sentido amplo e Ecótono Cerrado/Floresta Estacional.

## 2. SIMILARIDADE FLORÍSTICA E ESTRUTURAL DA VEGETAÇÃO ARBUSTIVO-ARBÓREA EM SAVANAS SOBRE DIFERENTES AMBIENTES NO CENTRO-NORTE DO CERRADO

### Resumo

Diferenças na composição e abundância das espécies e na estrutura da comunidade são consideradas como o principal diferenciador da vegetação. Dos fatores que atuam na heterogeneidade da paisagem, o substrato é reconhecido por influenciar localmente a abundância das espécies, estrutura da vegetação, mas não na composição da flora lenhosa do Cerrado sentido restrito. Aqui, demonstramos, por meio de análises da vegetação arbustivo-arbórea, que, apesar do ambiente rupestre (Cerrado Rupestre - R) ser mais rico em espécies que o ambiente sobre solo profundo (Cerrado Típico - T) em quatro de cinco localidades inventariadas, não houve tendência de maior diversidade alfa para nenhum dos ambientes. No entanto, há elevada substituição de espécies, que independe do substrato e da localização geográfica. A semelhança no número de indivíduos, área basal e proporção das síndromes de dispersão entre os ambientes, indica que o substrato não atua como fator limitante para o estabelecimento das espécies e desenvolvimento dos indivíduos arbustivo-arbóreos no ambiente rupestre. No geral, R e T na porção centro-norte do bioma são formados por espécies do domínio do Cerrado, sendo que em R há mais espécies compartilhadas entre Cerrado e Caatinga, enquanto em T há mais espécies compartilhadas entre Cerrado e Amazônia. A diferenciação das comunidades da porção centro-norte do Cerrado, tanto da flora quanto da abundância das espécies, diverge do que tem sido apontado para a porção central do bioma, onde a diferenciação se dá apenas na abundância das espécies. A diferenciação se dá não só pelo substrato, mas principalmente pela regionalidade da flora, ou seja, cada localidade possui combinação de espécies específica que deve ser considerada na conservação. Atribuímos esses resultados às particularidades ambientais, geomorfológicas e à influência de floras adjacentes. Recomendamos considerar a heterogeneidade na composição de espécies e de ambientes geológicos na seleção de áreas para criação de Unidades de Conservação, na savana florísticamente mais rica do mundo, principalmente nas zonas de tensão ecológica.

**Palavras-chave:** conservação, substrato, regionalidade da flora, Tocantins,.

## 2.1. INTRODUÇÃO

Conhecer e entender a distribuição espacial da flora é importante para a efetiva conservação da biodiversidade. As savanas são o segundo maior domínio vegetacional nos trópicos, atrás apenas da floresta tropical, e ocorrem na África, Ásia, Austrália e Américas (Scholes e Archer 1997, Walter et al. 2008). Das savanas da América do Sul o Cerrado é o que possui maior extensão (Eiten 1972, Walter et al. 2008) ocorrendo no Brasil, Bolívia e Paraguai (Eiten 1972, Oliveira-Filho e Ratter 2002, Villarroel et al. 2016). Reconhecido por ser a savana com maior número de espécies no mundo, o Cerrado ocorre como um mosaico de formações vegetais – campestres, savânicas e florestais (Ribeiro e Walter 2008) e ocupa cerca de ¼ do território do brasileiro (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Apesar da elevada biodiversidade, a alta taxa de desmatamento ocasionada pelo avanço da agricultura de médio e grande porte tem levado ao aumento do número de espécies da fauna e flora ameaçadas de extinção (Durigan et al. 2007). Por conta dessa condição, o Cerrado é considerado um *hotspot* para conservação da biodiversidade mundial (Willians et al. 2011).

Nesse cenário, diversos estudos buscaram avaliar a flora lenhosa do Cerrado sentido restrito brasileiro e os seus padrões fitogeográficos (Ratter et al. 2003, Felfili et al. 2004, Françaoso et al. 2016). Estes estudos apontam que, além de rica, a flora do Cerrado sentido restrito é heterogênea e constituída por espécies habitat-especialistas e compartilhadas com biomas vizinhos (Oliveira-Filho e Ratter 2002, Méio et al. 2003, Françaoso et al. 2016), o que permitiu o reconhecimento de nove distritos biogeográficos para o Cerrado (Ratter et al. 2003, Françaoso 2014). Entretanto, a maior parte dos estudos florísticos e estruturais da vegetação lenhosa do Cerrado sentido restrito e as análises fitogeográficas desta vegetação concentram-se em amostras obtidas na porção central do Cerrado e em áreas sobre solo profundo, enquanto as porções periféricas, nas transições com outros biomas, e sobre afloramentos rochosos apenas recentemente tornaram-se alvo de investigação (Moura 2010, Lemos et al. 2013, Maracahipes et al. 2015, Mota 2016). Assim, se faz necessária a ampliação desses estudos para as áreas sobre afloramento rochoso em baixas altitudes nas porções periféricas do bioma, principalmente na porção norte e centro-norte do bioma, onde são encontradas as maiores extensões preservadas do Cerrado e com maior risco de supressão pelo agronegócio (Sano et al. 2010).

A comparação de comunidades sobre diferentes substratos no Cerrado sentido restrito (p. ex. Cerrado Típico – solo profundo – e Cerrado Rupestre – solo raso com afloramento rochoso) é recente e, no geral, tem apontado semelhanças na riqueza, na diversidade e nos parâmetros estruturais, como altura e diâmetro (Moura et al. 2010, Abreu et al. 2011, Maracahipes et al.

2011, Santos et al. 2012a, Lemos et al. 2013, Mews et al. 2014). Entretanto, apontam diferenças quanto a composição e a abundância das espécies. Isso porque as formações sobre afloramentos rochosos abrigam grande diversidade de espécies em decorrência dos micro-habitats formados nas fendas das rochas (Abreu et al. 2012). Na porção centro-norte do Cerrado as formações savânicas sobre afloramentos rochosos estão entre as formações menos expressivas em área (Haidar et al. 2013) e com escasso conhecimento de sua biodiversidade (Lemos et al. 2013). A ampliação de estudos comparativos entre comunidades sobre diferentes substratos para a porção centro-norte do Cerrado aumentará o conhecimento sobre a biodiversidade do bioma e dos padrões biogeográficos já conhecidos. Ainda, serve de subsídio para seleção de áreas para conservação e como ferramenta para elaboração dos planos e políticas voltados ao desenvolvimento sustentável da região, como o zoneamento ecológico econômico.

Particularidades quanto à composição em espécies (flora) e a abundância das espécies são atribuídas à heterogeneidade ambiental (fatores bióticos e abióticos) que modelam a paisagem ao longo do tempo (Eiten 1972, Bueno et al. 2016). Dentre os diversos fatores abióticos, a diferença no ambiente (solo profundo e solo raso com afloramento rochoso) tem sido apontada como responsável pela complementariedade entre as formações savânicas do Cerrado (p. ex. Cerrado sentido restrito), principalmente quanto à abundância das espécies (Mews et al. 2014), e pela ocorrência de espécies habitat-especialistas (Munhoz e Proença 1998, Pinto et al. 2009). Diferenças no ambiente também podem influenciar em aspectos ecológicos relacionados ao estabelecimento e desenvolvimento das espécies (Buitrón-Jurado e Ramírez 2014, Kuhlmann e Ribeiro 2016), como a proporção das síndromes de dispersão nas espécies e nos indivíduos (Bridgewater et al. 2004, Mota 2016, Lúcio 2016, Santos 2016).

Diante disso, avaliamos a similaridade de vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado sentido restrito sobre diferentes ambientes (solo profundo e solo raso com afloramentos rochosos) quanto a composição e a abundância das espécies em cinco localidades na porção centro-norte do Cerrado, revisitando os padrões já descritos para o bioma. Adicionalmente, caracterizamos e comparamos a vegetação arbustivo-arbórea quanto: a riqueza e diversidade de espécies, a composição florística, a síndrome de dispersão, a distribuição fitogeográfica e a estrutura horizontal e vertical das comunidades. Acreditamos, que dada a heterogeneidade ambiental (clima, geologia e solos) e de paisagem (altitude e ecótonos/ zonas de tensão ecológica) nesta porção do bioma: (1) as comunidades da porção centro-norte apresentam riqueza, diversidade de espécies, flora e estrutura distintas entre si (2) com particularidades ecológicas quanto a proporção das síndromes de dispersão para cada ambiente (solo profundo e solo raso com afloramento rochoso), sendo que (3) as diferenças no ambiente e a influência de floras adjacentes

conferem elevada diversidade beta à vegetação arbustivo-arbórea, tanto na composição como na abundância das espécies.

## 2.2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1. Áreas de estudo

Amostramos ambientes adjacentes com solo profundo (Cerrado Típico - T) e com solo raso com afloramentos rochosos (Cerrado Rupestre - R) em cinco localidades: Arraias, Natividade, Mateiros, Palmas e Campos Lindos, todas no estado do Tocantins, porção centro-norte do Cerrado (Figura 1.3). A distância entre as localidades variou de 150 a 250 km em linha reta, de forma que cada uma está inserida em faixas latitudinais diferentes, exceto Palmas e Mateiros, que variam principalmente quanto à longitude (Tabela 2.1). Quatro localidades, Arraias, Campos Lindos, Natividade e Palmas, caracterizam-se por serem ou estarem próximas a áreas de tensão ecológica/ ecótono Cerrado e Floresta Estacional (IBGE 2004, Seplan 2012). Todas as localidades possuem atividade agropecuária adjacentes e sinais de ocorrência de fogo frequente.

Tabela 2.1: Características gerais sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostrados em cinco localidades no estado do Tocantins em ordem decrescente de latitude. AG = Ambiente Geológico (FO = Faixas Orogênicas, EE = Embasamento em Estilos Complexos, DS = Depósitos Sedimentares Inconsolidados, BS = Bacias Sedimentares), Solo = Tipo de solo (RL = Neossolos litólicos, RQ = Neossolos quartzarênicos, LVA = Latossolo Vermelho-Amarelo, FF = Plintossolo Pétrico), Prec = Amplitude da Precipitação (mínima – máxima (média)) em milímetros ao longo do ano, Temp = Amplitude da Temperatura ao longo do ano (mínima – máxima), Alt = Altitude mínima e máxima com resolução de 30 m.

Localidade	Sítio	AG*	Solo*	Prec ** (mm.ano <sup>-1</sup> )	Temp** (°C)	Alt** (m)	Coordenadas Geográficas	
							Latitude	Longitude
Arraias (A)	RA	FO	RL	3 – 340 (1.649)	16 – 32	661 – 720	12°56'24" S	46°56'32" W
	TA	EE	RL	3 – 302 (1.610)	16 – 32	640 – 675	12°56'31" S	46°54'03" W
Natividade (N)	RN	EE	RL	3 – 301 (1.636)	15 – 34	475 – 696	11°39'56" S	47°41'48" W
	TN	EE	LVA	0 – 216 (1.615)	16 – 35	338 – 355	11°38'45" S	47°42'42" W
Mateiros (M)	RM	DS	RQ	0 – 216 (1.294)	14 – 33	669 – 748	10°37'43" S	46°11'45" W
	TM	BS	RL	0 – 216 (1.298)	14 – 33	644 – 647	10°38'04" S	46°12'32" W
Palmas (P)	RP	EE	FF	1 – 296 (1.748)	17 – 34	354 – 356	10°10'26" S	48°16'41" W
	TP	BS	LVA	1 – 291 (1.746)	18 – 35	217 – 236	10°12'55" S	48°21'57" W
Campos Lindos (C)	RC	BS	RL	3 – 228 (1.368)	18 – 35	260 – 398	08°02'52" S	46°47'48" W
	TC	BS	RL	3 – 234 (1.387)	19 – 35	247 – 266	08°04'03" S	47°02'12" W

\*Seplan 2012

\*\*WorldClim

### 2.2.2. Coleta dos dados

Em cada localidade amostramos dois sítios adjacentes, sendo um em solo profundo (Cerrado Típico) e o outro em solo raso com afloramentos rochosos (Cerrado Rupestre). A

distância entre os sítios de cada localidade foi de no máximo 10 km. Para o levantamento da vegetação alocamos em cada sítio 10 parcelas de 20 x 50 m (1 hectare). Registramos os valores de diâmetro da base do indivíduo medido a 30 cm de altura do solo ( $Db_{30cm}$ ) e altura total de todos os indivíduos arbustivo-arbóreos vivos com  $Db_{30cm} \geq 5$  cm dentro das parcelas, como sugerido por Felfili et al. (2005), incluindo os das famílias Velloziaceae e Arecaceae. Para os indivíduos dessas famílias foi adotado, adicionalmente, o critério de no mínimo 50 cm de altura. A distância entre as parcelas de cada sítio foi de 100 m de modo a representar a comunidade local.

Realizamos a identificação botânica *in loco*, sendo que nos casos de incerteza na identificação botânica coletamos amostras para posterior identificação. Sempre que possível, coletamos amostras férteis e estéreis com a finalidade de ter o registro de ocorrência para a região. O material coletado foi comparado com a bibliografia especializada, com coleções dos herbários da Universidade de Brasília (UB) e Embrapa Cenargen (CEN) e consulta a especialistas. As coletas em bom estado de conservação foram escolhidas para “*Voucher*” (espécime testemunha da ocorrência da espécie para aquela região) e incorporadas ao acervo do Herbário da Universidade de Brasília (UB), com duplicata para o Herbário da Universidade do Tocantins (HUTO) e para o Herbário Ezechias Paulo Heringer (HPEH) do Jardim Botânico de Brasília.

Utilizamos o sistema APG IV (2016) para classificação das famílias botânicas e conferimos o nome científico das espécies na Lista de Espécies da Flora do Brasil (Flora do Brasil 2020). Adicionalmente, caracterizamos as espécies quanto aos domínios fitogeográficos de ocorrência segundo o Flora do Brasil (2020) e quanto ao distrito biogeográfico segundo Françoso (2014). *Myrcia guianensis*, *M. rubella* e *M. tortuosa* não foram classificadas quanto ao domínio de ocorrência devido a atualizações em andamento na determinação das espécies no gênero. Até pouco tempo todas essas espécies de *Myrcia* eram consideradas sinônimos, entretanto Rosa (2015) ao revisar o gênero para os estados de Goiás e Tocantins chegou a conclusão de que são espécies diferentes e devem ser tratadas como tal, sendo que, a determinação do domínio de ocorrência destas espécies deve ser revista. Classificamos as espécies quanto às síndromes de dispersão estabelecidas por Pijl (1982): zoocoria (por animais), anemocoria (pelo vento) e autocoria (auto-dispersão) por meio de bibliografia especializada (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 1983, Santos et al. 2012a, Haidar et al. 2013, Kuhlmann 2016). Apenas as espécies identificadas até nível de gênero tiveram a síndrome de dispersão classificada.

### 2.2.3. Análise dos dados

Comparamos a riqueza de espécies dos ambientes e dos pares por meio de curvas de rarefação e extrapolação baseada em amostragem com intervalo de confiança de 95% para cada um dos números de Hill (Colwell et al. 2012, Chao et al. 2014). Geramos as curvas por meio do pacote *iNEXT* (Hsieh et al. 2013) e *devtools* (Wickham et al. 2015) calculadas para os três primeiros números de Hill,  $q = 0$ ,  $q = 1$ ,  $q = 2$  no programa R (R Core Team 2014), os quais ponderam a frequência de cada espécie em cada sítio sem favorecer espécies raras ou comuns (Chao et al. 2014). Para descrever e comparar a vegetação arbustivo-arbórea quanto a riqueza de espécies, utilizamos o método de rarefação “*individual-based*” (*sensu* Gotelli e Colwell 2001). Adicionalmente, para verificar se havia diferença na proporção de espécies exclusivas entre os ambientes e os sítios aplicamos teste qui-quadrado (Zar 1999) no software PAST (Hammer et al. 2001). Para análise da diversidade de espécies entre os sítios, elaboramos diagramas de perfil de diversidade, através da série de Rényi, que leva em consideração tanto espécies raras quanto dominantes (Tóthmérész 1995)

Preliminarmente à comparação dos pares de ambientes T e R quanto ao domínio de ocorrência, ao distrito biogeográfico, à síndrome de dispersão, densidade de indivíduos, área basal, distribuição de altura e diâmetro, verificamos a normalidade dos dados para cada grupo por meio do teste de Shapiro-Wilk. A distribuição dos dados de domínio de ocorrência foi normal ( $p < 0,05$ ), por isso optamos utilizar o teste paramétrico ANOVA na comparação. Já os dados dos distritos biogeográficos e síndrome de dispersão não tiveram distribuição normal, portanto, utilizamos teste não paramétrico Kruskal-Wallis. Como os dados de densidade e área basal também não apresentaram distribuição normal adotamos teste não paramétrico Mann-Whitney na comparação entre os ambientes e entre os sítios. Verificamos a significância das distribuições diamétricas e de altura entre os sítios com o teste de Kolmogorov-Smirnov par a par. Efetuamos todos estes testes estatísticos no software BioEstat 5.3 (Ayres et al. 2007a).

Descrevemos a estrutura da vegetação para cada sítio com o uso dos parâmetros fitossociológicos convencionais (Mueller-Dombois e Ellenberg 2002): densidade, frequência, dominância (absolutas e relativas) e índice de valor de importância, calculados com o auxílio do software Mata Nativa 2 (CIENTEC 2006). Comparamos as 10 espécies de maior IVI (Índice de Valor de Importância) visualmente, com base na posição final das espécies em cada sítio amostrado. Adicionalmente, realizamos os cálculos da distribuição de frequência dos indivíduos em classes de diâmetro, com intervalo de 5 cm, e de altura, com intervalo de 1 m, conforme adotado por Felfili et al. (2005).

Verificamos a possível existência de grupos para a composição e para a abundância das espécies (vegetação) por meio da análise de *Cluster* (UPGMA) com duas matrizes: (1) qualitativa com dados de presença/ausência das espécies nos sítios e (2) quantitativa com os valores de abundância das espécies nos sítios, excluindo as espécies consideradas raras (aquelas com no máximo 2 indivíduos por hectare, restando 151 espécies. Usamos o coeficiente de Jaccard para os dados qualitativos e o coeficiente de Bray-Curtis para os dados quantitativos gerando dois dendrogramas (McCune et al. 2002). Verificamos a consistência dos grupos formados por meio da *Analysis of Similarity* - ANOSIM (Clarke 1993), utilizando os mesmos coeficientes. A significância do teste ( $p$ ) foi realizada após 9.999 permutações, com a aplicação da correção sequencial de Bonferroni (Quinn e Keough 2002). Realizamos essas análises no *software* PAST 2.0 (Hammer et al. 2001). Para todos os testes estatísticos o nível de significância ( $\alpha$ ) utilizado foi de 5%.

## **2.3. RESULTADOS**

### **2.3.1. Riqueza e Diversidade de espécies**

Encontramos 199 espécies arbustivo-arbóreas distribuídas em 107 gêneros pertencentes a 50 famílias botânicas (Tabela 2.2), sendo que 147 espécies ocorreram no T e 157 no R (Anexo 1 Tabela 1). Entre as espécies registradas, 182 (91,5%) foram identificadas até o nível específico, 11 (5,5%) até o nível de gênero e seis (3%) até o nível de família botânica (Anexo 1 Tabela 1). Apesar da variação no número de espécies em cada sítio, de 41 a 81 (Tabela 2.2), não houve diferença entre os ambientes (Anexo 1 Figura 1), mas sim entre os pares (Tabela 2.3, Figura 2.1).

Tabela 2.2: Características da vegetação arbustivo-arbórea ( $Db_{30cm} \geq 5$  cm) amostrada em 10 sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades no estado de Tocantins. (A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos). D ( $ind.ha^{-1}$ ) = densidade de indivíduos por hectare, AB ( $m^2.ha^{-1}$ ) = área basal por hectare, S = riqueza de espécies observada,  $S_{est}$  = riqueza de espécies estimada por Jackknife 1 (valores entre parênteses indicam o desvio padrão), G = número de gêneros, F = número de famílias botânicas,  $S_{exc}$  = número de espécies exclusivas, Si = espécies que ocorreram com um único indivíduo em toda a amostragem, Do = espécies que ocorreram com dois indivíduos em toda a amostragem, Disp = número de espécies (indivíduos) por síndrome de dispersão (Ane = anemocórica, Aut = autocórica, Zoo = zoocórica, Ñ = Não classificada).

Sítio	D ( $ind.ha^{-1}$ )	AB ( $m^2.ha^{-1}$ )	S	Sest	G	F	$S_{exc}$	Si	Do	Disp			
										Zoo	Ane	Aut	Ñ
TA	1.230	9,7282	58	73,3 (5,5)	45	29	11	5	2	34 (757)	22 (465)	2 (8)	0
RA	1.366	14,1637	71	85,3 (4,9)	49	29	10	3	2	44 (728)	25 (635)	2 (3)	0
TN	1.183	11,5440	80	96,1 (5,1)	49	33	13	5	1	52 (590)	27 (577)	1 (16)	0
RN	979	9,6455	54	96,1 (5,1)	37	27	5	0	2	28 (352)	23 (422)	3 (205)	0
TM	637	3,9550	41	53,6 (5,4)	27	18	2	0	3	16 (250)	20 (309)	3 (99)	2 (15)
RM	879	9,1677	63	73,8 (3,5)	49	31	8	1	4	34 (437)	24 (395)	3 (26)	2 (21)
TP	1.017	8,2076	63	74,7 (3,6)	45	33	6	2	2	37 (602)	25 (411)	1 (4)	0
RP	873	9,9908	81	107,1 (5,6)	55	38	14	11	1	53 (594)	25 (274)	1 (3)	2 (2)
TC	831	9,4445	47	55,9 (5,3)	34	26	3	1	1	30 (465)	16 (363)	0	1 (3)
RC	661	7,5918	57	76,8 (7,4)	40	28	5	2	4	36 (471)	21 (190)	0	0
<b>Total</b>	<b>9.656</b>	<b>93,4388</b>	<b>199</b>		<b>107</b>	<b>49</b>	<b>77</b>	<b>30</b>	<b>12</b>	<b>125 (5.246)</b>	<b>61 (4.041)</b>	<b>7 (364)</b>	<b>6 (41)</b>

Tabela 2.3: Comparação da riqueza de espécies par a par da vegetação arbustivo-arbórea ( $Db_{30cm} \geq 5$  cm) amostrada em 10 sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades no estado de Tocantins. (A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos). par = pares comparados, S = riqueza (me = menor, ma = maior, var = variância, desv = desvio padrão, z = , p = significância, \* combinações significativas).

par	menor	maior	varia	desv	z	p	
RA e TA	58	70	0,93884	0,968938	-12,38	0,0000	*
RC e TC	46	57	1,93582	1,391337	-7,91	0,0000	*
RM e TM	41	63	2,08215	1,442966	-15,25	0,0000	*
RN e TN	53	79	2,77846	1,666871	-15,60	0,0000	*
RP e TP	63	81	1,02061	1,010252	-17,82	0,0000	*

Apesar do R ter apresentado maior riqueza de espécies exclusivas que T em quatro localidades, não houve diferença na proporção de espécies exclusivas entre os dois ambientes ( $\chi^2 = 0,533$ ;  $p = 0,58$ ) e entre os pares (RA e TA  $\chi^2 = 0,200$  e  $p = 0,82$ ; RC e TC  $\chi^2 = 0,223$  e  $p = 0,75$ ; RM e TM  $\chi^2 = 0,227$  e  $p = 0,06$ ; RN e TN  $\chi^2 = 2,579$  e  $p = 0,17$ ; e RP e TP  $\chi^2 = 2,579$  e  $p = 0,17$ ). Cerca de 15% (30 espécies) foram representadas por apenas um indivíduo em toda a amostragem e foram consideradas localmente raras (Anexo 1 Tabela 1). Duas espécies ocorreram com apenas um indivíduo e foram identificadas apenas em nível de família botânica (Primulaceae 1 e Sapotaceae 1). Apesar da diversidade alfa não diferir entre os ambientes (Anexo 1 Figura 2) ela se comportou de forma diferente entre os pares (Figura 2.2). Em Natividade o sítio de Cerrado Típico é mais diverso que o de Cerrado Rupestre enquanto em Mateiros ocorre o inverso, já em Arraias, Palmas e Campos Lindos não é possível identificar qual ambiente é mais diverso visto que os perfis se cruzam.

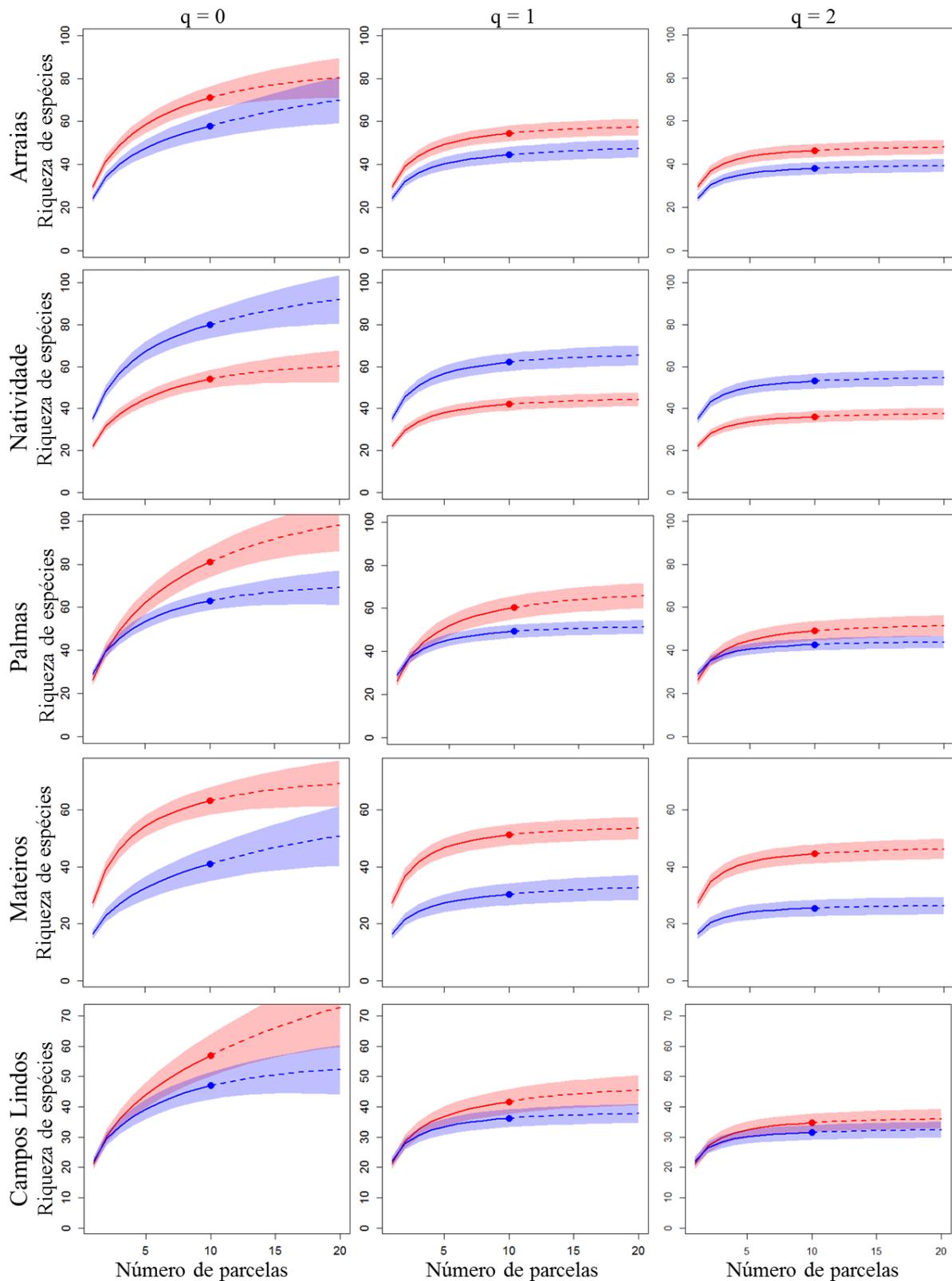


Figura 2.1: Curvas de rarefação (linha sólida) e extrapolação (linha tracejada), baseadas no tamanho da amostra com intervalo de 95% para a vegetação arbustivo-arbórea nos sítios de Cerrado Típico (linha azul) e Cerrado Rupestre (linha vermelha) amostrados no estado do Tocantins. As amostras foram extrapoladas com base no número de espécies registradas para cada localidade. Os pontos sólidos indicam as amostras de referência.

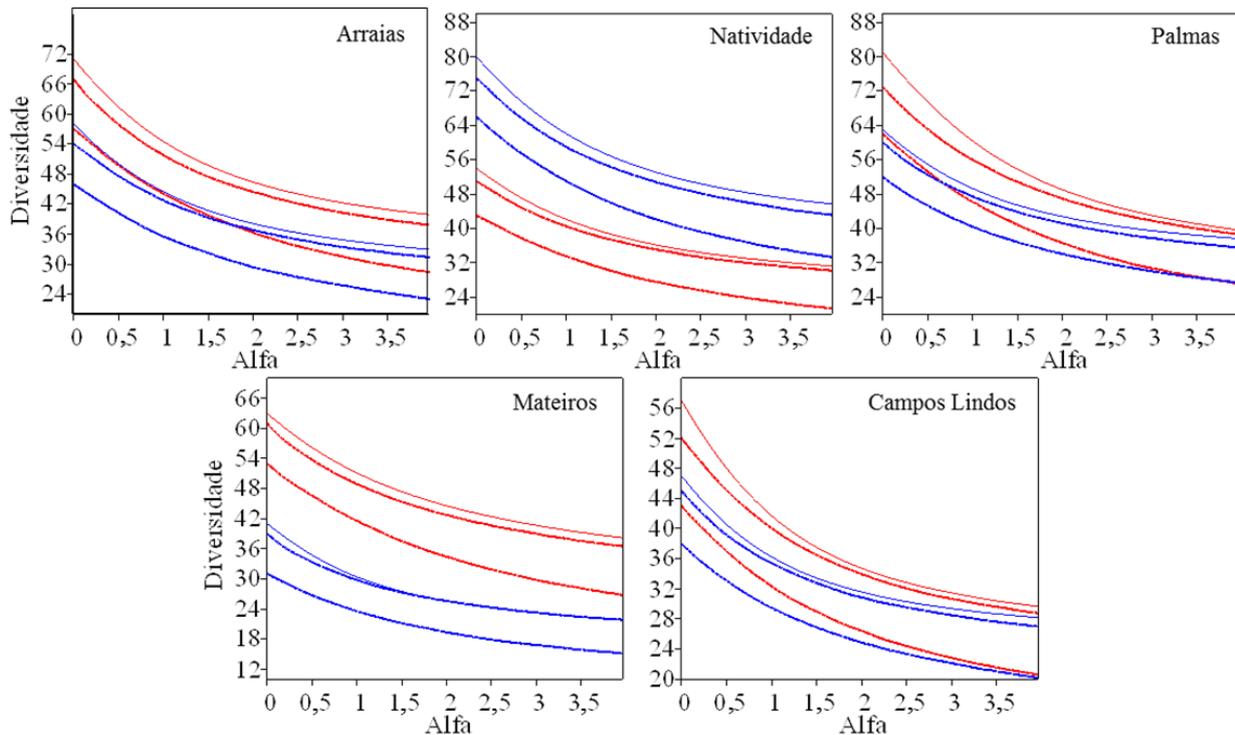


Figura 2.2: Perfis de diversidade (linha sólida clara) com 95% de intervalo de confiança (linha sólida marcada) para os sítios de Cerrado Típico (linha azul) e Cerrado Rupestre (linha vermelha) amostrados no estado do Tocantins.

### 2.3.2. Composição florística e distribuição fitogeográfica

Registramos 49 famílias botânicas, sendo que 45 famílias ocorreram em R e 47 famílias em T (Anexo 1 Tabela 1). Apesar do elevado número de espécies compartilhadas entre R e T (105 espécies ou 53%), 52 foram exclusivas de R e 42 exclusivas de T. No R cinco famílias concentraram 44,5% da riqueza, Fabaceae (30 espécies), Myrtaceae (14), Malpighiaceae (9), Vochysiaceae (9) e Apocynaceae (8), sendo que 14 famílias tiveram duas espécies e 16 famílias uma única espécie cada. Três famílias foram exclusivas de R, Araliaceae (2 espécies), Primulaceae (1) e Urticaceae (3). Em T cinco famílias concentraram 47,2% da riqueza, Fabaceae (31), Vochysiaceae (13), Myrtaceae (11), Malpighiaceae (8) e Malvaceae (6), sendo que 13 e 20 famílias foram representadas por duas e uma espécies, respectivamente. Quatro foram exclusivas de T, Moraceae (2), Sapindaceae (2), Solanaceae (1) e Symplocaceae (1). Myrtaceae e Rubiaceae não tiveram representantes em TM enquanto Clusiaceae, Solanaceae e Symplocaceae foram representadas apenas em TN. Do total, 45 espécies (23%) ocorreram com um ou dois indivíduos em toda a amostragem e foram consideradas raras, como *Parkia platycephala* Benth. (TM e RM) e *Stryphnodendron coriaceum* Benth. (TC e RM).

Não houve diferença entre R e T quanto ao domínio de ocorrência das espécies ( $F = 0,2794$ ;  $p = 0,9789$ ), sendo que 62 (31,16%) espécies são exclusivas do Cerrado e 137 (68,84%)

compartilhadas com outros biomas brasileiros (Anexo 1 Tabela 1). Tanto no R quanto no T há o predomínio de espécies exclusivas do Cerrado, com a particularidade que o T tenha mais espécies compartilhadas com a Amazônia e R tenha mais espécies compartilhadas com a Caatinga, embora essa diferença não seja significativa ( $\chi^2 = 1,0665$  e  $p = 0,3017$ ) (Figura 2.3).

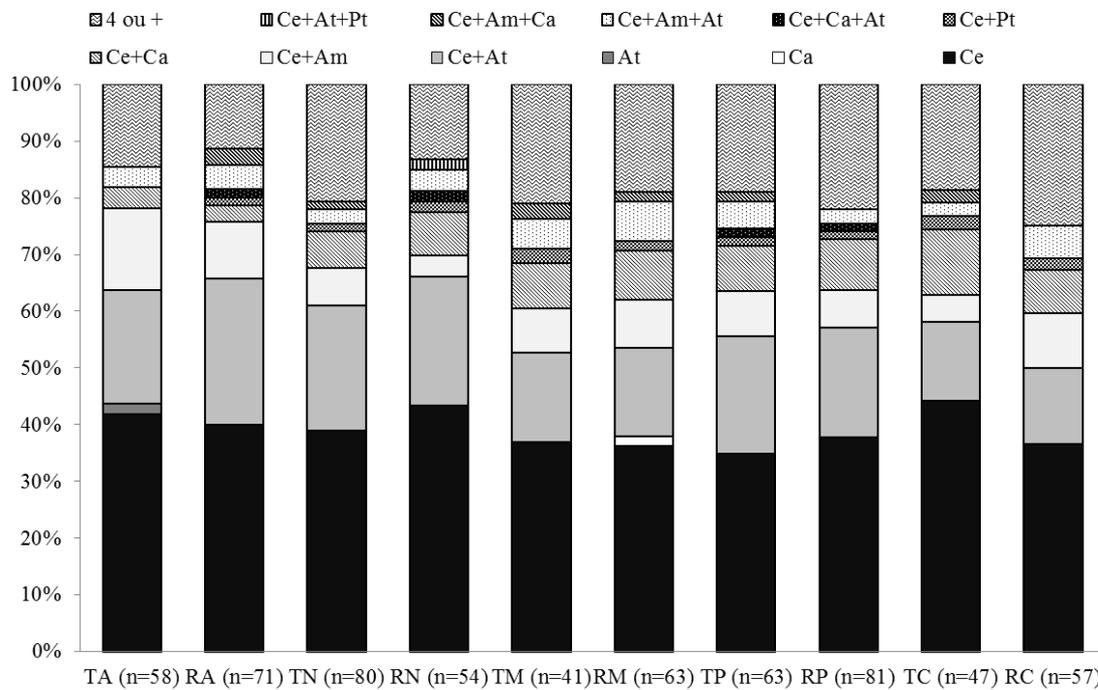


Figura 2.3: Distribuição das espécies arbustivo-arbórea ( $Db_{30cm} \geq 5$  cm) por Domínio fitogeográfico (Flora do Brasil 2020: Ce = Cerrado, Ca = Caatinga, At = Mata Atlântica, Am = Amazônia, Pt = Pantanal, Pp = Pampa) por sítio amostrados no estado do Tocantins.

Das 199 espécies registradas, 105 (52,8%) foram classificadas quanto aos distritos biogeográficos (Anexo 1 Tabela 4), sendo que as demais 104 não foram classificadas como específicas de um distrito biogeográfico por Françaço (2014). Não há diferença entre os ambientes T e R nem entre os sítios quanto à distribuição das espécies (Kruskal-Wallis:  $H = 0,0671$  e  $p > 0,05$ ,  $H = 8,5776$  e  $p = 0,47$ ) e dos indivíduos (Kruskal-Wallis:  $H = 4,9228$  e  $p = 0,84$ ) nos distritos biogeográficos. Entretanto, é possível observar com o decréscimo da latitude (sentido Arraias - Campos Lindos) a redução da influência das floras centro, centro-oeste e sul, e aumento da influência das floras norte e nordeste, tanto para composição em espécies nos sítios quanto para a abundância (Figura 2.4).

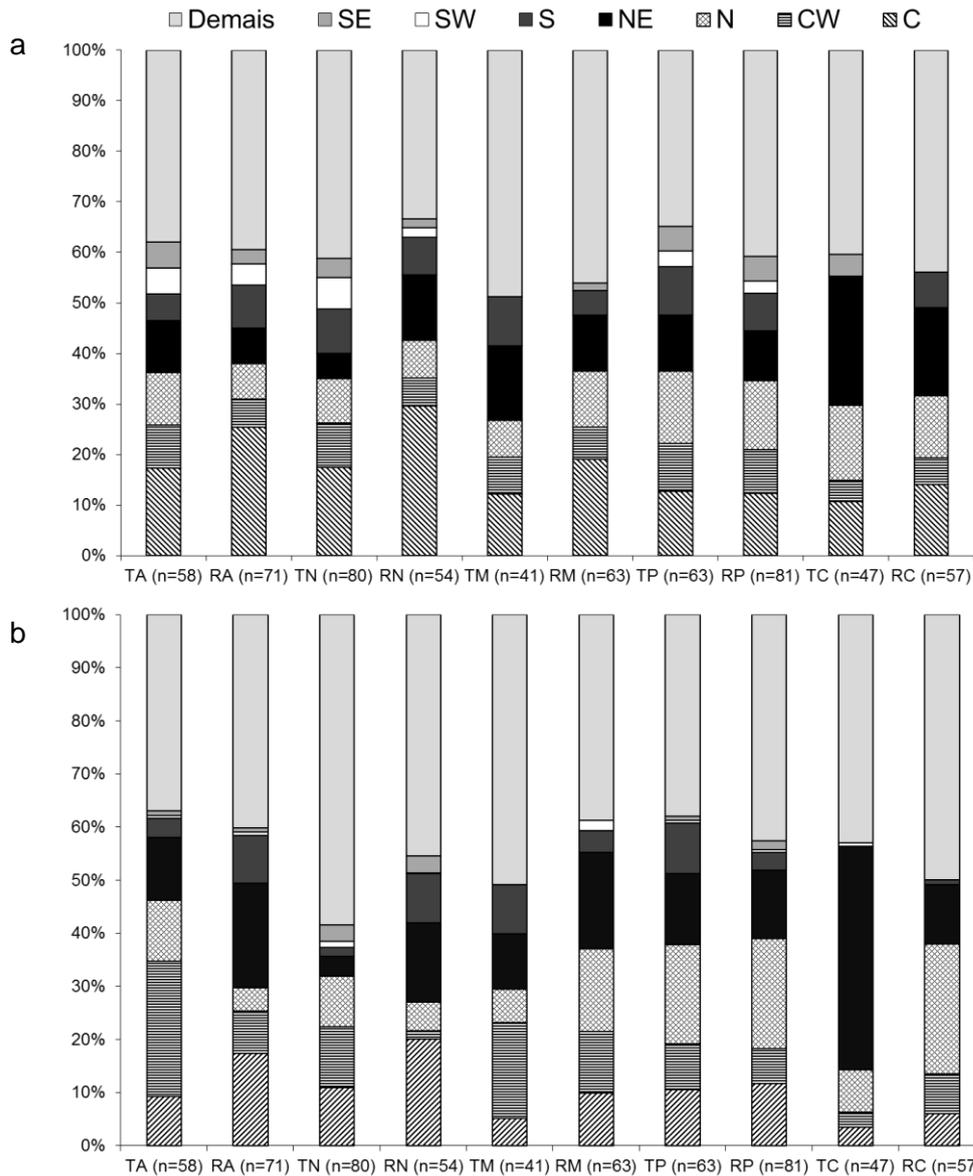


Figura 2.4: Proporção (a) das espécies arbustivo-arbóreas e (b) dos indivíduos arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) por Distrito biogeográfico (Françoso 2014: SE = Sudeste, SW Sudoeste, S = Sul, NE = Nordeste, N = Norte, CW = Centro-Oeste, C = Centro, Demais = não classificadas) por sítio de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostrados no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos.

A maioria das espécies teve distribuição restrita, sendo que 77 (38,7%) ocorreram em apenas um sítio, 53 (26,6%) de dois a três sítios e 21 (10,5%) em quatro sítios. Apenas, 48 espécies (24,2%) ocorreram em cinco sítios ou mais e foram consideradas de ampla distribuição. Das espécies exclusivas de cada ambiente, *Chomelia ribesoides* Benth. ex A. Gray foi comum a quatro sítios de R e *Magonia pubescens* A. St.-Hil. comum a três sítios em T. Apenas cinco espécies foram comuns a todos os sítios de T (*Andira vermifuga* (Mart.) Benth., *Heteropterys byrsonimifolia* A. Juss., *Lafoensia pacari* St. Hil., *Qualea grandiflora* Mart. e *Salvertia convalariodora* A. St.-Hil.) e 12 comuns a todos os sítios de R (*Anacardium occidentale* L.,

*Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *Connarus suberosus* Planch., *Erythroxylum suberosum* A. St.-Hil., *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos, *Himatanthus obovatus* (Müll.Arg.) Woodson, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Ouratea hexasperma* (A. St.-Hil.) Bail., *Rourea induta* Planch. e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke), sendo que *Qualea parviflora* Mart. foi comum a todos os sítios (Anexo 1 Tabela 1).

### **2.3.3. Síndrome de dispersão**

Não houve diferença entre os ambientes quanto à proporção do número de espécies em relação às síndromes de dispersão (Kruskal-Wallis;  $H_c = 1,3212$ ;  $p = 0,9983$ ), quanto ao número de indivíduos (Kruskal-Wallis;  $H_c = 0,0833$ ;  $p = 0,7728$ ) e quanto às espécies de maior valor de importância entre os sítios (Kruskal-Wallis;  $H_c = 3,0251$ ;  $p = 0,08$ ). A zoocoria predominou sobre a anemocoria e autocoria em todas as comunidades, tanto na proporção de espécies quanto de indivíduos, independente do ambiente (Figura 2.5, Tabela 2.2). Das 193 espécies que tiveram a síndrome de dispersão classificada, 104 (53,9%) foram compartilhadas entre T e R. Das 52 espécies que ocorreram exclusivamente no R, 38 (73,5%) foram classificadas como zoocóricas, 10 (19%) anemocóricas e uma autocórica (2%), sendo que três (5,5%) não tiveram a síndrome classificada por não constarem nas bibliografias. Das 43 espécies exclusivas do T, 26 (60,5%) foram classificadas como zoocóricas, 13 (30,5%) anemocóricas e duas (4,5%) autocóricas, sendo que duas (4,5%) não tiveram a síndrome classificada por não constarem nas bibliografias (Tabela 2.2, Anexo 1 Tabela 1).

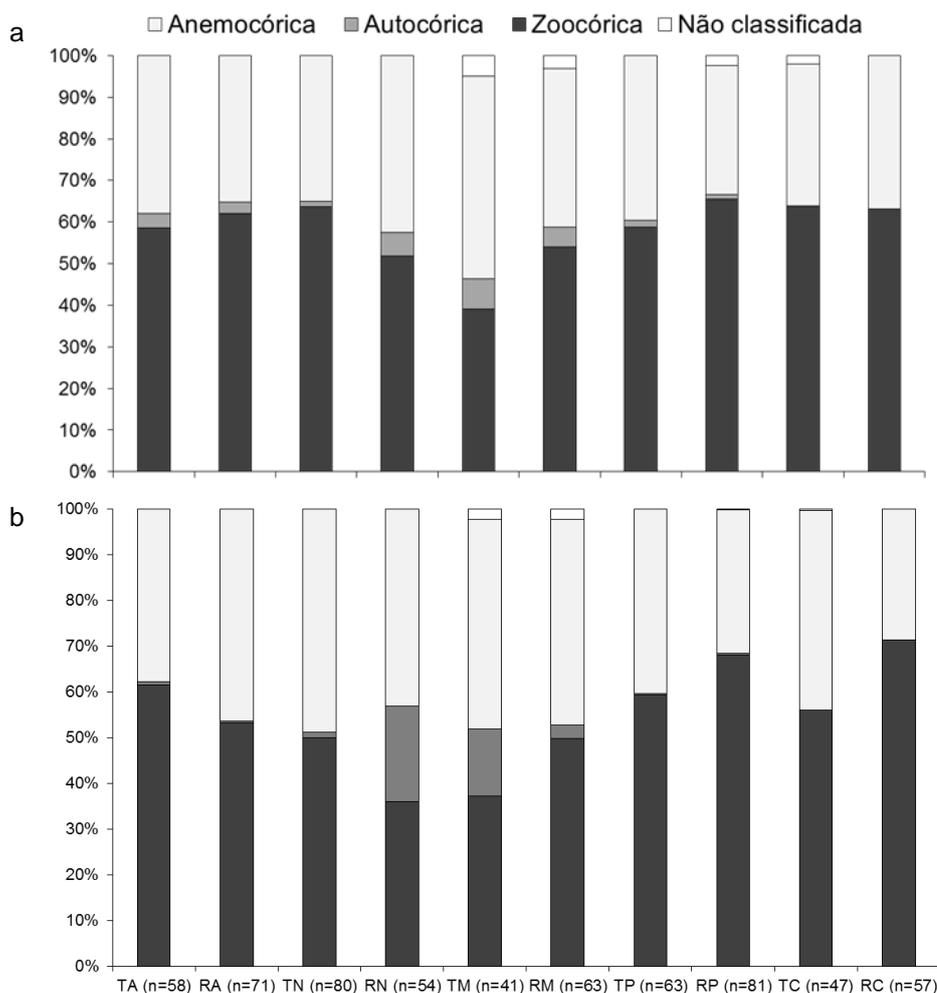


Figura 2.5: Proporção (a) das espécies arbustivo-arbóreas e (b) dos indivíduos arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) por síndrome de dispersão para os sítios de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostradas no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos.

### 2.3.4. Estrutura da Vegetação

A densidade de indivíduos nos sítios variou bastante, sem tendência de que T fosse mais denso que R (Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ). R apresentou maior amplitude de densidade, até 2,06 vezes o menor valor registrado, enquanto T essa amplitude foi de 1,86 em relação ao menor registrado em T (Tabela 2.2). A área basal também variou entre os ambientes, sem tendência de que T apresentasse maior área basal que R (Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ) (Tabela 2.2). T apresentou a maior variação em área basal (2,9 vezes o menor valor) e também o menor valor de área basal registrada (TM), 1,9 vezes menor que a menor área basal registrada no R (RM). T e R apresentaram distribuição diamétrica com concentração de indivíduos nas primeiras classes diamétricas, do tipo J reverso (Anexo 1 Figura 3). Quanto à altura, T e R tiveram concentração dos indivíduos nas classes de 1,5 m a 4,5 m (Anexo 1 Figura 4), sem diferenças no diâmetro e na altura entre os ambientes (Kolmogorov-Smirnov;  $p > 0,05$ ).

As dez espécies mais importantes de acordo com o IVI representaram mais da metade da densidade total em cada sítio, cerca de um terço da frequência total e a maior parte da área basal (Anexo 1 Tabelas 2 e 3). Juntas, elas somaram aproximadamente a metade do IVI total das comunidades. Poucas espécies entre as dez de maior IVI foram compartilhadas entre os sítios, sendo *Qualea parviflora* Mart. a única presente em todos os sítios, variando apenas em posição do ranking do IVI (Figura 2.4). Ainda, *Anacardium occidentale* L. foi registrada entre as dez de maior IVI em sete sítios (TA, RA, TN, RN, TP, RP e RC). As outras 58 espécies entre as 10 mais do IVI ocorreram como principais estruturadoras da comunidade em no máximo cinco sítios (Figura 2.6).

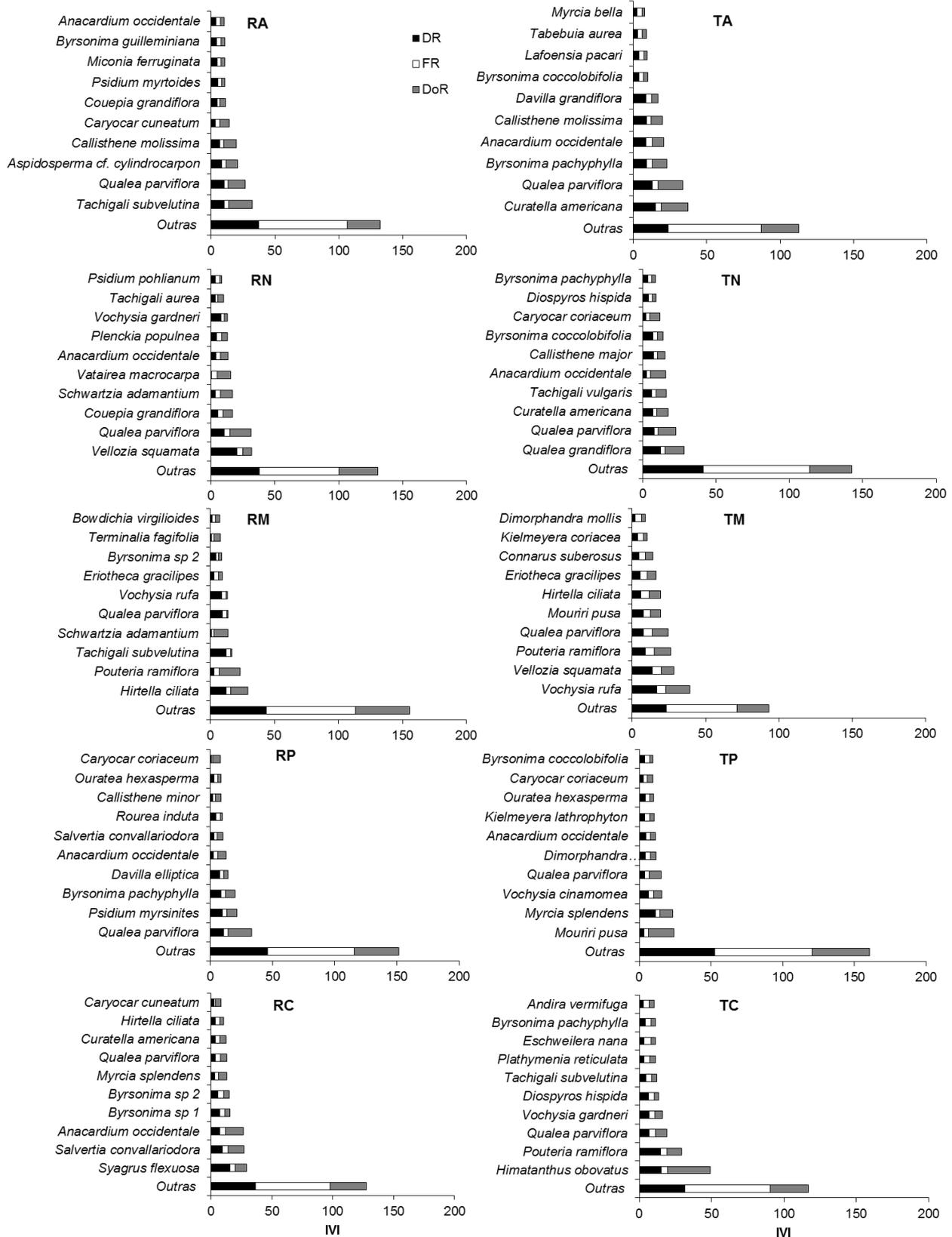


Figura 2.6: Parâmetros fitossociológicos (DR = Densidade Relativa, FR = Frequência Relativa, DoR = Dominância Relativa em percentagem) para as 10 espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) mais importantes segundo o Índice de Valor de Importância (IVI) para os sítios de a) Cerrado Típico (T) e b) Cerrado Rupestre (R) amostradas no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos.

### 2.3.5. Similaridade Florística

No geral, não houve separação entre os dois ambientes, mas os grupos formados mostram influência da localização geográfica (Figura 2.7). É possível observar a formação de cinco grupos em ambas classificações com divergências entre o padrão de agrupamento da flora e da vegetação para os sítios de Arraias e Natividade. Os grupos formados pelos sítios de Mateiros e Campos Lindos foram os únicos que se mantiveram independentemente do parâmetro analisado (Figura 2.7).

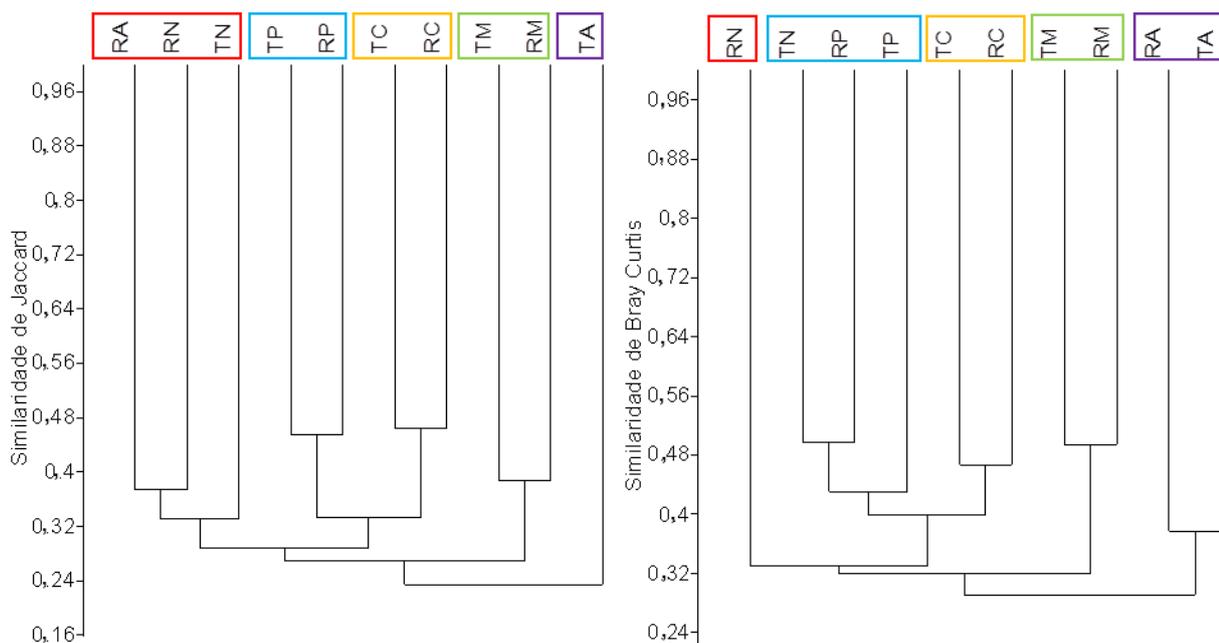


Figura 2.7: Dendrograma de agrupamento qualitativo (a) e quantitativo (b) com base nas espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) amostradas nos sítios de Cerrado Rupestre (R) e Cerrado Típico (T) no estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos. Grupos: Centro-Sul (vermelho), Centro (azul), Norte (amarelo), Leste (verde) e Sul (roxo).

Os grupos formados foram consistentes segundo o teste ANOSIM ( $r = 0,95$ ), com alto grau de significância ( $p = 0,0001$ ) e elevada dissimilaridade entre os grupos (Anexo 1 Tabela 5). No geral a similaridade entre os sítios foi baixa, principalmente a flora (Tabela 2.3), o que indica alta diversidade beta ( $\beta$ ) entre os sítios.

Tabela 2.3: Similaridade qualitativa (composição) e quantitativa (abundância) da vegetação arbustivo-arbórea dos pares de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) amostradas no estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos.

Par	Composição em espécies	Abundância das espécies
RA e TA	0,337	0,334
RN e TN	0,337	0,305
RP e TP	0,536	0,287
RM e TM	0,418	0,440
RC e TC	0,541	0,316

## 2.4. DISCUSSÃO

O Cerrado sentido restrito da porção centro-norte do Cerrado possui elevada riqueza de espécies arbustivo-arbóreas devido à heterogeneidade de substratos sobre os quais essa vegetação ocorre. A tendência de maior riqueza de espécies observada nos ambientes rupestres (Maracahipes et al. 2011, Fernandes et al. 2014, Mews et al. 2014, Mota 2016) e no presente estudo, nos permite sugerir que a heterogeneidade de micro-habitats formados nas fendas das rochas tornam o ambiente com afloramentos mais heterogêneo, quanto à disponibilidade hídrica e de nutrientes, do que se supõe para ambientes rupestres (Oliveira-Filho e Ratter 2002, Moura et al. 2011). Portanto, essa heterogeneidade de micro-habitats, além de selecionar espécies habitat-especialistas em ambientes rupestres (Pinto et al. 2009, Lenza et al. 2011; Mota et al. 2014), forneceria condições favoráveis ao estabelecimento de espécies preferenciais de solos com alta disponibilidade de nutrientes (Abreu et al. 2012) como, por exemplo, *Aspidosperma* cf. *cylindrocarpon* Müll.Arg. (RA) e *Copaifera langsdorffii* Desf. (RA, RC e RN). Tais condições podem favorecer a maior riqueza de espécies nos ambientes rupestres.

A menor riqueza observada nas localidades mais ao norte do estado (Campos Lindos e Mateiros) reforça o padrão sugerido por França et al. (2016) para a vegetação arbórea do Cerrado sentido amplo em todo o bioma. Esse padrão pode ser explicado pelo efeito do domínio médio (*Mid-domain effect* - MDE), no qual a sobreposição da distribuição geográfica das espécies em regiões periféricas é menor que nas regiões centrais (Colwell e Hurt 1994). Apesar disso, as regiões periféricas são zonas de tensão ecológica, ou ecótonos, que determinam comunidades de espécies enriquecidas em relação as regiões centrais (França et al. 2016), produzindo comunidades com composição de espécies distintas das porções centrais do bioma.

A diversidade alfa, a estrutura horizontal e vertical das comunidades arbustivo-arbóreas de Cerrado sentido restrito, bem como a densidade e área basal, independem do tipo de substrato (solo profundo e solo raso com afloramento rochoso), na porção Centro-Norte do bioma. Semelhanças nestes parâmetros têm sido apontadas para a porção Central do Cerrado (Pinto et al. 2009, Maracahipes et al. 2011, Gomes et al. 2011, Mews et al. 2016b). Entretanto, encontramos padrão de densidade divergente da porção Central, onde a densidade foi menor no ambiente rupestre (Mews et al. 2014). Tal divergência deve-se, provavelmente, a diferenças no volume de solos, principalmente no ambiente rupestre que está em torno de 50 cm (Reatto et al. 2008) e à ação do intemperismo pelo clima (Lepsch 2010). Quanto mais quente e úmido for o ambiente, maior é o intemperismo da rocha (Emmerich 1990, Lepsch 2010) o que pode estar proporcionando maior volume de solo nas fendas das rochas e influenciando na densidade de

indivíduos no ambiente rupestre. Os micro-habitats formados nessas fendas criam condições propícias ao desenvolvimento e estabelecimento das espécies (Abreu et al. 2012, Lemos et al. dados não publicados). Assim, diferenças no substrato por si só não são capazes de determinar diferenças quanto à densidade de indivíduos arbustivo-arbóreos.

As diferenças dos ambientes não afetam a proporção das síndromes de dispersão da vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado sentido restrito da porção Centro-Norte. Isso porque comunidades que tem semelhanças quanto à estrutura, no geral, possuem semelhanças quanto aos aspectos ecológicos independente da similaridade florística (May e Seger 1986, Kuhlmann e Ribeiro 2016). Nossos achados diferem do observado para as savanas das porções centro-oeste (Lúcio 2016) e sudeste (Mota 2016) onde a diferença no substrato teve relação com a proporção das síndromes de dispersão. Nessas porções o número de espécies com dispersão biótica (zoocórica) é maior que abiótica (autocoria e anemocoria), sendo que há inversão nessa relação (biótica:abiótica) quando analisada a abundância das espécies. A divergência entre essas porções pode estar relacionada a diferenças no fatores climáticos (p. ex. precipitação média anual). O clima, principalmente a precipitação, está diretamente relacionado com a predominância da dispersão biótica em áreas úmidas e formações fechadas e a abiótica em áreas secas e formações abertas (Gentry 1983, Tabarelli et al. 2003, Vasconcelos et al. 2010, Diogo et al. 2016, Kuhlmann e Ribeiro 2016). A mudança no modo de dispersão e sua relação com o gradiente de precipitação vem sendo descrita para ambientes florestais (Tabarelli et al. 2003, Jara-Guerrero et al. 2011). Além disso, na região da Caatinga o limite de 700 mm de precipitação média anual é apontado como modelador da predominância das síndromes abióticas e bióticas (Silva e Rodal 2009). Assim, acreditamos que o substrato sozinho não é capaz de determinar a proporção das síndromes de dispersão nas espécies e nos indivíduos arbustivo-arbóreos do Cerrado sentido restrito.

As comunidades de Cerrado sentido restrito sobre diferentes substratos na porção Centro-Norte do bioma são estruturalmente distintas. Entretanto, apresentam padrão de oligarquia de espécies – quando poucas espécies concentram a maior parte da estrutura da comunidade – padrão comumente reportado às regiões tropicais (Pitman et al. 2001, Steege et al. 2013), na porção Central do Cerrado (Ratter et al. 2003, Felfili et al. 2007), em ambientes rupestres do Planalto Central (Pinto et al. 2009, 2011, Abreu et al. 2012) e nas regiões periféricas do bioma (Gomes et al. 2011, Maracahipes et al. 2011, Lemos et al. 2013). A oligarquia das espécies pode ser explicada por diferenças edáficas e de substrato (profundo ou raso com afloramentos), que podem atuar na redução da similaridade entre comunidades próximas (Felfili e Felfili 2001, Abreu et al. 2012). A capacidade de exploração do ambiente e potencial de competição das

espécies (Felfili e Felfili 2001) também pode explicar esse padrão, bem como a variação dos atributos funcionais reprodutivos (p. ex. tamanho e peso do fruto) (Buitrón-Jurado e Ramírez 2014, Kuhlmann e Ribeiro 2016) e no uso dos recursos (p. ex. água disponível no solo) (Cássia-Silva et al. 2017) em função das diferenças ambientais. Isso explicaria a ausência de espécies consideradas habitat-especialistas de ambientes rupestres e de elevadas altitudes, como *Schwartzia adamantium* (Cambess.), *Tibouchina papyrus* (Pohl) Toledo e *Wunderlichia crulsiana* Taub (Munhoz e Proença 1998, Pinto et al. 2009) no extremo da porção centro-norte (RP e RC). Acreditamos que a restrição da distribuição de espécies habitat-especialistas pode ser resultado de limitação na dispersão ou no estabelecimento em condições ambientais diferentes (diferenças geomorfológicas) daquelas nas quais ocorrem naturalmente.

O Cerrado sentido restrito sobre diferentes substratos da porção centro-norte do bioma se comporta de forma diferente do da porção Central, com diferenciação tanto da flora quanto da abundância das espécies. Na porção central a similaridade florística é alta e as comunidades se diferenciam principalmente na abundância das espécies (Felfili et al. 2014, Santos et al. 2012a, Mews et al. 2014). Essa diferença entre as porções central e centro-norte do Cerrado deve-se ao baixo número de espécies compartilhadas entre os sítios (< 30%) e à localização das comunidades aqui estudadas em zona de transição, que permitem maior diversidade na flora arbustivo-arbórea nas porções periféricas do Cerrado (Simon et al. 2009, Françoso et al. 2016). O padrão encontrado de mais espécies compartilhadas entre Cerrado e Mata Atlântica por Françoso et al. (2016) independe do tipo de substrato. Entretanto, a maior proporção de espécies compartilhadas entre Cerrado e Caatinga no ambiente rupestre pode estar associada à adaptação dessas à disponibilidade de nutrientes e água (Eiten 1972, Oliveira-Filho e Ratter 1995) e ao tipo de substrato (Abreu et al. 2012, Mews et al. 2016a) desse ambiente. Já a maior proporção de espécies compartilhadas Cerrado e Amazônia no Cerrado Típico pode estar relacionada às mudanças climáticas no Quaternário, onde tanto a floresta Atlântica quanto Amazônia se expandiram sobre o Cerrado (Bueno et al. 2016).

A presença de espécies compartilhadas com outros biomas também pode estar relacionada à posição geográfica (Oliveira-Filho e Ratter 1995, Maracahipes et al. 2011, Teixeira et al. 2017), como verificado para os sítios de Mateiros, por ter mais espécies compartilhadas com a Caatinga (p. ex. *Caryocar coriaceum* Wittm e *Hirtella ciliata* Mart. & Zucc.) foi distintamente influenciado pela região biogeográfica nordeste. Já os sítios de Arraias e Natividade tiveram mais influência da Mata Atlântica (p. ex. *Myrcia bella* Cambess. e *Pterodon pubescens* (Benth.) Benth.) com maior número de espécies compartilhadas com esse bioma do que os outros sítios. Assim, a flora da porção centro-norte possui natureza florística diversa para cada

localidade, composta por espécies exclusivas do Cerrado e por outras, compartilhadas com biomas adjacentes, influenciada pela posição geográfica.

O aspecto transicional e heterogêneo da vegetação do Cerrado sentido restrito da porção centro-norte é reforçado pela afinidade florística dos grupos (1) sul e centro-sul com a flora Central e Centro-Oeste do Cerrado; e (2) dos grupos centro, norte e leste com as floras Norte e Nordeste de Ratter et al. (2003) e de Françoso (2014). A composição florística característica desta porção do Cerrado, também foi evidenciada para as espécies herbáceo-arbustivas (Amaral et al. 2017). Como já mencionado, a distinção desses grupos quanto à flora pode estar relacionada à questões geológicas, ou seja, à origem e formação dos ambientes, uma vez que os grupos sul e centro-sul encontram-se em ambientes mais antigos, datados do Proterozóico (Paleoproterozóico) do tipo Embasamento em Estilos Complexos, enquanto os grupos centro, norte e leste estão em ambientes mais recentes, datados do Fanerozóico do tipo Bacias Sedimentares (Seplan 2012). A separação quanto a vegetação pode estar relacionada a diferenças nas condições ambientais entre os sítios, já que sob condições climáticas diferentes o mesmo material de origem pode derivar solos completamente diversos (Lepsch 2010). A relação da vegetação com a geomorfologia (Cole 1986) ou com os sistemas de terra (p.ex. Silva et al. 2006, Felfili et al. 2008), apontada como uma das principais responsáveis pela heterogeneidade estrutural do Cerrado sentido restrito do Planalto Central, pode explicar a diferença encontrada na composição das espécies e à abundância das populações na porção centro-norte do Cerrado. É provável que a localização geográfica e a geologia devam ser os fatores diferenciadores da flora entre localidades, enquanto as condições ambientais locais parecem estar relacionadas à distribuição quantitativa dessas espécies.

Em síntese, as comunidades arbustivo-arbóreas de Cerrado sentido restrito sobre diferentes substratos na porção centro-norte do Cerrado diferem-se em riqueza, diversidade, flora e abundância das espécies independente do substrato. Entretanto, não diferem quanto à altura e área basal de seus indivíduos, o que refuta parcialmente a hipótese 1. Embora o ambiente rupestre seja mais restritivo, a heterogeneidade de micro-habitats formados na fenda das rochas parece ter propiciado maior diversidade de habitats, o que gerou maior riqueza de espécies neste ambiente. A associação do substrato e da característica de zonas de tensão ecológica, evidenciada pelo grande compartilhamento de espécies com floras adjacentes, resultou na regionalidade da flora conferindo conjunto de espécies característico para cada localidade. Essa regionalidade associada às diferenças no substrato não refletiram em diferenças ecológicas quanto ao predomínio das síndromes de dispersão, refutando a hipótese 2. Entretanto, contribuíram para elevada diversidade beta tanto da flora quanto da abundância das espécies

corroborando a hipótese 3. Assim, evidenciamos a particularidade na flora e na vegetação arbustivo-arbórea dentro da porção centro-norte do bioma, sendo que esta diferenciação dá-se primariamente por localidade e depois por ambiente.

### **3. AMBIENTE E ESPAÇO COMO MODULADORES DA VEGETAÇÃO ARBUSTIVO-ARBÓREA NO CERRADO SENTIDO RESTRITO SOBRE DIFERENTES SUBSTRATOS EM DIFERENTES ESCALAS NO CENTRO-NORTE DO CERRADO**

#### **Resumo**

Desvendar os padrões de distribuição das espécies e identificar os fatores reguladores desta distribuição tem sido objeto de estudo em diversos ambientes. No entanto, pouco se sabe sobre os fatores que regulam a composição e abundância das espécies da vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado sentido restrito, especialmente na porção centro-norte do bioma, tanto em áreas com solo profundo e relevo plano (Cerrado Típico – T), como aquelas em solo raso e com afloramentos rochosos (Cerrado Rupestre – R). Aqui, investigamos a influência das variáveis ambientais e espaciais nos padrões de distribuição das espécies e na estruturação da vegetação em escala regional. Evidenciamos que a composição em espécies tem papel importante na diferenciação dos sítios R e T. A distribuição das espécies e das populações foi fortemente influenciada pelo ambiente, sendo o clima (precipitação e temperatura) e a topografia (altitude) os principais moduladores. O espaço e o ambiente atuaram sinergicamente, evidenciando a complementariedade dos processos neutros e de nicho na estruturação da vegetação nos ambientes com solos profundos e relevo plano, assim como naqueles com solos rasos e afloramentos rochosos. As diferenças e a interação dos fatores topoedafoclimáticos e o espaço, bem como a geomorfologia e a capacidade de dispersão da flora ao longo do Cerrado, coadunam em diferenças na distribuição da composição e da abundância das espécies da vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado sentido restrito na porção centro-norte do bioma.

**Palavras-chaves:** Abundância, Composição em espécies, Nicho, Processos neutros.

### 3.1. INTRODUÇÃO

Entender os padrões de distribuição das espécies e seus fatores reguladores tem sido objeto de estudo em diversos ambientes. Padrões fitogeográficos do Cerrado estão relacionados, em diferentes escalas espaciais, com os gradientes longitudinais (Felfili et al. 2008), latitudinais (Ratter et al. 2003), altitudinais (Castro e Martins 1999), geomorfológicos (Joly et al. 1999, Castro e Martins 1999), climáticos (Bueno et al. 2016), edáficos (Felfili et al. 2008) e da interação entre esses fatores (Eiten 1972). No Cerrado, tais padrões refletem-se em regiões ou grupos fitogeográficos (Cochrane et al. 1985, Castro e Martins 1999, Ratter et al. 2003, Bridgewater et al. 2004) e parecem resultar da ação conjunta dos diversos fatores históricos e ecológicos ao longo do tempo (Eiten 1972, Oliveira-Filho e Ratter 2002, Bueno et al. 2016). Esses padrões também são influenciados pela proximidade com outros biomas (Méio et al. 2003, França et al. 2016), que resulta em áreas de tensão ecológica ou ecótono, regiões de contato entre diferentes comunidades, que abrigam grande biodiversidade (Silva e Bates 2002) e possíveis particularidades quanto à composição em espécies.

Apesar de diversos estudos terem identificado fatores relacionados aos padrões fitogeográficos do Cerrado sentido restrito, a maioria deles foi baseado apenas na composição em espécies (Castro e Martins 1999, Ratter et al. 2003), ou na densidade de indivíduos (Santos et al. 2012a, Mews et al. 2016a), sem identificar em qual escala espacial cada fator atua. Um dos fatores que influenciam esses padrões, o espaço, e que até recentemente era negligenciado ou removido das análises, está relacionado com a capacidade de dispersão das espécies (Hubbell 2001) e tem importante papel funcional na estruturação dos ecossistemas (Borcard e Legendre 2002). Recentemente estudos trouxeram à tona a questão do papel dos processos responsáveis por modelar as comunidades vegetais e seus padrões (Dray et al. 2006, Eisenlohr et al. 2013, Mews et al. 2016a): aqueles originados da atuação das variáveis ambientais (Teoria do Nicho - Hutchinson 1957) e aqueles relacionados aos processos intrínsecos das comunidades, ou estocásticos (Teoria Neutra - Hubbell 2001). Se, por um lado, a teoria do Nicho estabelece que os fatores ambientais determinam a distribuição e ocorrência das espécies (Hutchinson 1957), por outro lado a teoria Neutra associa esta distribuição e ocorrência a processos estocásticos (aleatórios) e à limitação de dispersão das espécies (Hubbell 2001). Essas duas teorias estão nos limites de um contínuo, que vai desde a exclusão competitiva (Nicho) até a estocástica (Neutra), mas que podem atuar conjuntamente (Gravel et al. 2006) de forma a esclarecer os paradigmas uma da outra (Adler et al. 2007). Entretanto, pouco ainda se foi discutido à cerca destas teorias

nas formações savânicas do Cerrado, principalmente da sua atuação no cerrado rupestre (Mota 2016).

A porção norte do Cerrado tem sido destacada como área de elevado interesse científico (MMA 2007), principalmente por ser considerada o maior remanescente de vegetação nativa (Sano et al. 2009). Dos estados desta porção, a maior quantidade de cobertura nativa encontra-se no Tocantins (Sano et al. 2010), sendo que, devido a sua posição geográfica, ele poderia ser considerado como parte da porção centro-norte do bioma (Capítulo 2). As regiões de drenagem das bacias dos rios Araguaia e Tocantins possuem particularidades quanto à biodiversidade do Cerrado, corroboradas pelo forte contato de três biomas brasileiros: Amazônia, Cerrado e Caatinga (Ratter et al. 2003). Esse encontro de biomas, caracterizado como “zonas de transição”, pode abrigar espécies em diferentes sobreposições, o que confere características particulares na composição e abundância das espécies (Castro et al. 1999, Ratter et al. 2003, França et al. 2016). A heterogeneidade ambiental nas zonas de transição, com diferentes condições geológicas, climáticas e edáficas, pode gerar flora e vegetação diversa, tal como observado em áreas de Cerrado Rupestre na cadeia do Espinhaço (Mota 2016). Este fato nos dá a oportunidade de investigar algumas questões da fitogeografia: qual o papel dos fatores ambientais e espaciais na distribuição da composição e da abundância das espécies arbustivo-arbóreas nas comunidades em diferentes escalas?

Investigamos as variáveis responsáveis pela distribuição da composição em espécies e da abundância das espécies da vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado sentido restrito sobre diferentes substratos (solo profundo – Cerrado Típico – e solo raso com afloramentos rochosos – Cerrado Rupestre), na porção centro-norte do Cerrado. Adicionalmente, avaliamos as contribuições conjuntas e individuais do ambiente e do espaço nessas distribuições, comparando com os padrões já encontrados para o Cerrado em sua porção central de maior contribuição do ambiente. Dada às diferenças de similaridade encontradas para porção centro-norte do Cerrado quando avaliada a composição e a abundância das espécies (vide capítulo 2) esperamos encontrar: (1) padrões de distribuição distintos para a composição e para a abundância das espécies; (2) essas diferenças resultam da atuação de diferentes fatores e (3) o que acarreta em diferenciação na contribuição individual e conjunta do ambiente e do espaço sobre a vegetação.

## **3.2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.2.1. Áreas de estudo**

*Vide* Capítulo 2.

### **3.2.2. Coleta dos dados da vegetação**

*Vide* Capítulo 2.

### **3.2.3. Coleta das variáveis preditoras**

*Variáveis topográficas* – Tomamos a altitude de cada parcela durante a coleta dos dados em campo com auxílio de aparelho GPS. Calculamos a altitude local por meio da média da altitude das 10 parcelas amostradas em cada um dos sítios. Obtivemos a inclinação de cada parcela com base nas coordenadas. Elaboramos um *buffer* com raio de 45 m, utilizando a ferramenta *Analysis Tools > Proximity > Buffer* no software ArcGIS 9.3 (ESRI 2011), que captura os valores dos *pixels* contidos na área de abrangência dos *buffers*, retornando o valor médio de inclinação para cada parcela (Tatagiba 2010), com base em dois ou quatro *pixels*. Obtivemos esses dados por meio de imagens Aster (*Advanced Spacebone Thermal Emission and Reflection Radiometer*) de resolução espacial de 30 m, usando a ferramenta *Spatial Analyst Tools > Surface > Slope* no software ArcGIS 9.3 (ESRI 2011) que transforma os valores dos *pixels* de altitude em inclinação em graus (Tatagiba 2010).

*Variáveis climáticas* – Para cada parcela, com o auxílio do *software* DIVA-GIS (Hijmans et al. 2001) e a base de dados do *Worldclim* (Hijmans et al. 2005) selecionamos 10 variáveis (dos 35 tipos de dados disponíveis nesta plataforma) com resolução de 30 arc sec (Tabela 3.1). As variáveis selecionadas foram aquelas que apresentaram maior correlação com a variável resposta (*vide* item 3.2.4).

Tabela 3.1: Variáveis bioclimáticas selecionadas da base de dados do *Worldclim* (Hijmans et al. 2005), para os sítios amostrados na porção centro-norte do Cerrado. Cerrado Rupestre (R), Cerrado Típico (T), Arraias (A), Campos Lindos (C), Natividade (N), Palmas (P), Mateiros (M), Temperatura média anual (°C) ( $T_{medA}$ ), Precipitação média anual ( $Prec_{medA}$ ), Sazonalidade da temperatura \* 100 (°C) (ST), Temperatura máxima no mês mais quente (°C) ( $T_{maxMQ}$ ), Temperatura média do trimestre mais quente (°C) ( $T_{medMQ}$ ), Temperatura média do trimestre mais úmido (°C) ( $T_{medTU}$ ), Temperatura média do trimestre mais quente (°C) ( $T_{medTQ}$ ), Temperatura média do trimestre mais frio (°C) ( $T_{medTF}$ ), Precipitação no mês mais seco ( $PrecMS$ ) e Sazonalidade da precipitação (SPrec).

Sítio	$T_{medA}$	$Prec_{medA}$	ST	$T_{maxMQ}$	$T_{medMQ}$	$T_{medTU}$	$T_{medTQ}$	$T_{medTF}$	$PrecMS$	SPrec
RP	26,3	1748,0	54,8	34,4	26,1	25,8	27,0	25,7	1,0	79
RA	24,4	1649,0	75,1	32,1	24,2	24,0	25,4	23,4	4,0	83
RC	26,1	1356,5	50,0	34,2	25,7	26,4	26,8	25,7	3,0	74
RM	23,6	1294,0	75,0	32,9	23,5	22,9	24,5	22,6	0,0	81
RN	25,2	1628,8	73,4	34,1	25,0	24,8	26,2	24,2	2,6	83
TP	26,8	1746,0	55,1	34,8	26,7	26,4	27,5	26,1	1,0	78
TA	24,9	1610,0	76,2	32,5	24,7	24,4	25,9	23,9	3,0	82
TC	26,4	1387,0	48,9	34,4	26,0	26,6	27,0	25,9	3,0	74
TM	23,6	1295,2	74,6	32,9	23,5	22,9	24,6	22,6	0,0	81
TN	25,7	1615,6	74,3	34,7	25,5	25,3	26,8	24,8	2,0	83

*Variáveis edáficas* – Coletamos três subamostras de solo (0 – 20 cm de profundidade), uma no canto superior, uma na região central e uma no canto inferior de cada parcela. Misturamos e homogeneizamos essas subamostras para formar uma amostra composta por parcela (cerca de 250g de solo) (Haridasan 2001). Analisamos as propriedades granulométricas (teor de areia, argila e silte) e químicas (pH em água; teores de P, K<sup>+</sup>, Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup>, Na, Al e H+Al; soma de bases – SB; saturação por bases – StB; saturação por alumínio – StAl; carbono orgânico – C; boro disponível – B; cobre disponível – Cu; ferro disponível – Fe; manganês disponível – Mn; zinco disponível – Zn; enxofre disponível – S; capacidade de troca catiônica – CTC; e proporção de matéria orgânica - MO) dos solos, conforme procedimento proposto pela EMBRAPA (2006). Essas análises foram feitas em laboratórios certificados e credenciados pelo INMETRO (Instituto Nacional de Metrologia, Qualidade e Tecnologia – Laboratórios Solocria e Soloquímica).

*Rochosidade* – dividimos as parcelas utilizadas na amostragem da vegetação (20 x 50 m) em subparcelas de 10 x 10 m e estimamos a cobertura de rochas visualmente, conforme utilizado em outros estudos em Cerrado Rupestre (e.g., Mews et al. 2016b). Assim, atribuímos valores nominais: 0 = ausência de rochas superficiais; 1 = 0 – 25%; 2 = 25 – 50%; 3 = 50 – 75%; e 75 – 100%. A rochosidade atribuída a cada parcela foi obtida da média aritmética dos valores das subparcelas.

#### 3.2.4. Análise dos dados

Preliminarmente preparamos as matrizes: (1) qualitativa (composição florística) com dados de presença/ausência das 199 espécies amostradas nos 10 sítios; (2) quantitativa (abundância das espécies) com os valores das abundâncias das espécies nos 10 sítios; (3) ambiental composta pelas variáveis climáticas, edáficas, de relevo e de paisagem (rochosidade) para os 10 sítios; e (4) espacial composta pelas coordenadas de cada sítio.

A fim de verificar o padrão de distribuição dos sítios no espaço multidimensional, processamos a análise NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) no software PC-ORD 6 (McCune e Mefford 2011), com o uso do coeficiente de similaridade de Sørensen (matriz qualitativa) e Bray-Curtis (matriz quantitativa) (Kent e Coker 1992), com as matrizes qualitativas (1) e quantitativas (2). Por fim, obtivemos os coeficientes de determinação ( $r^2$ ) para as correlações entre as distâncias florísticas (dissimilaridade) da ordenação e as distâncias florísticas originais entre as localidades e entre as parcelas (Tabela 3.2). Investigamos a presença de estrutura espacial (autocorrelação espacial) nos dois primeiros eixos significativos das NMDS por meio do coeficiente I de Moran, conforme recomendado por Diniz-Filho et al. (2003). Para esta análise seguimos a opção padrão (*default*) do programa SAM 4.0 (Rangel et al. 2010). Testamos os correlogramas pela aplicação do critério sequencial de Bonferroni (Maldonado-Coelho e Marini 2003), no qual o correlograma é considerado significativo quando pelo menos um dos valores- $p$  dos coeficientes I de Moran é menor que  $0,05/k$  (onde  $k$  o número da classe de distância que apresentou  $p < 0,05$ ) (Diniz-Filho et al. 2003, Legendre et al. 2002). Todos os correlogramas apresentaram estrutura espacial (Anexo 2 Figura 1). Por isso geramos filtros espaciais do tipo MEMs (*Moran's Eigenvector Maps*) (Borcard et al., 2011; Legendre and Legendre, 2012) por meio de seleção progressiva conforme rotina proposta por Eisenhlor (2014). Foram selecionados os filtros com maior  $r^2$  do tipo *Minimum Spanning Tree* para ambos os conjuntos de dados.

Com a finalidade de reduzir o número de variáveis preditoras calculamos a Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais (matrizes 3) e destas com a variável resposta (os dois primeiros eixos significativos das NMDSs). Eliminamos as variáveis com baixa correlação ( $r < 0,1$ ) com a variável resposta. No caso de variáveis colineares ( $r > 0,8$ ) selecionamos aquela com maior correlação com a variável resposta. Assim, ficamos com nove variáveis (Anexo 2 Tabela 1). Adicionalmente comparamos essas variáveis selecionadas por meio de Kruskal-Wallis uma vez que não foram satisfeitas a homogeneidade da variância e a normalidade dos resíduos.

Relacionamos a variação na composição em espécies (matrizes 1) e na abundância das espécies (matrizes 2) para os sítios e para as parcelas com as variáveis ambientais (matrizes 3) por meio de *tb-RDA* (*Redundancy Analysis* - para mais detalhes vide Eisenhlor 2013). Aplicamos transformação de Hellinger nas matrizes bióticas (Legendre e Gallagher 2001) e padronizamos os dados ambientais (*decostand*). Por fim, realizamos Análises de Partição de Variância (Dray et al. 2012, Legendre et al. 2012) por meio de RDA para avaliar o efeito isolado e conjunto do ambiente e do espaço nos padrões qualitativo e quantitativo da vegetação, conforme rotina proposta por Eisenhlor (2014). Testamos as diferenças entre as porções explicadas por cada componente “puro” por meio de ANOVA a 5% de probabilidade. Nos casos em que a fração espacial “pura” foi significativa testamos se ela significava a atuação de processos neutros conforme recomendado por Diniz-Filho et al. (2012).

Realizamos todas as análises estatísticas no software R 3.3.3 (TEAM 2017), com o uso dos pacotes *ade4* (Dray e Dufour 2007), *AEM* (Blanchet et al. 2015), *ape* (Paradis et al. 2004), *DescTools* (Signorell et al. 2017), *FactoMiner* (Le et al. 2008), *lattice* (Sarkar 2008), *multcomp* (Hothorn et al. 2016), *packfor* (Dray et al. 2016), *PCNM* (Legendre et al. 2013), *rcompanion* (Fox e Weisberg 2011), *spacemaker* (Dray 2013), *spdep* (Bivand and Piras 2015) e *vegan* (Oksanen et al. 2017).

### **3.3. RESULTADOS**

Encontramos diferenças na distribuição dos sítios com base na composição em espécies e na abundância das espécies, sem distinção clara entre os ambientes Cerrado Típico e Cerrado Rupestre (Figura 3.1). As soluções apresentadas são tridimensionais, mas por questões gráficas optamos por apresentar a solução bidimensional. O estresse se manteve estável na porção final das iterações (Tabela 3.2), o que indica confiabilidade das análises (McCune e Grace 2002).

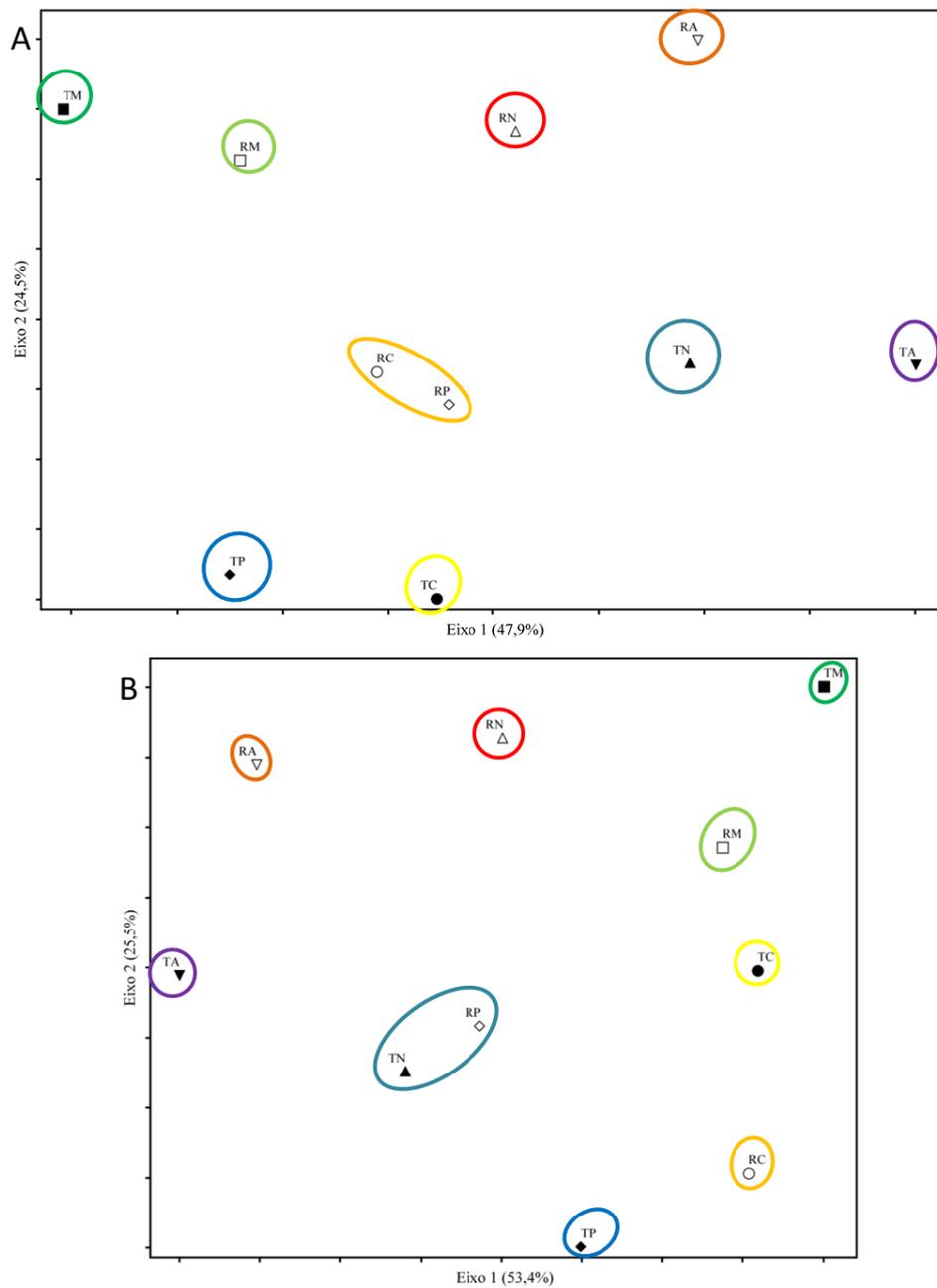


Figura 3.1: Diagramas de ordenação indireta da composição em espécies (A – NMDS-1) e abundância das espécies (B - NMDS-2) os sítios de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades amostradas na porção centro-norte do Cerrado: Arraias ( $\nabla$   $\blacktriangledown$ ), Natividade ( $\Delta$   $\blacktriangle$ ), Mateiros ( $\square$   $\blacksquare$ ), Palmas ( $\diamond$   $\blacklozenge$ ) e Campos Lindos ( $\circ$   $\bullet$ ) no estado do Tocantins.

Tabela 3.2: Resultados numéricos das análises de ordenação NMDS para composição em espécies (NMDS-1) e para a abundância das espécies (NMDS-2).  $p$  = proporção de simulações com estresse menor ou igual ao estresse dos dados reais;  $R^2$  = coeficiente de determinação das correlações entre as distâncias florísticas da ordenação e as distâncias no espaço n-dimensional original.

NMDS/ Eixos	Estresse						Final	$p$	$R^2$	$R^2$ acumulado	
	Dados reais			Dados aleatorizados							
	Mínimo	Médio	Máximo	Mínimo	Médio	Máximo					
NMDS-1											
1	25,725	38,833	51,649	26,151	40,560	51,622	4,796	0,0196	0,479	0,479	*
2	11,937	14,606	30,821	12,007	17,686	26,564		0,0196	0,245	0,724	*
3	4,794	6,190	17,505	3,783	9,257	15,768		0,0392	0,152	0,876	*
4	0,146	2,421	7,116	1,164	3,985	10,011		0,0196			*
NMDS-2											
1	26,478	37,557	51,648	25,956	42,838	51,530	11,185	0,0392	0,446	0,446	*
2	12,873	15,882	23,387	12,688	18,354	31,626		0,0588	0,322	0,768	
3	5,304	6,711	11,122	5,377	9,453	21,423		0,0196	0,116	0,884	*
4	1,079	1,856	9,009	2,039	4,880	9,379		0,0196			*

As diferenças encontradas nas NMDS foram correlacionadas com diferentes variáveis ambientais que variaram entre os sítios (Tabela 3.3), sendo que a explicação da variação da vegetação variou entre 29 e 38% (Tabela 3.4). A composição em espécies teve como principais preditores a altitude, a precipitação média anual e a precipitação no mês mais seco, enquanto as diferenças na abundância teve como principais preditores a precipitação média anual e a temperatura máxima no mês mais quente (Tabela 3.4).

Tabela 3.3: Correlação de Pearson das variáveis preditoras pré-selecionadas com os dois primeiros eixos significativos das NMDS (1 composição em espécies, 2 abundância das espécies) para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado.

Variável	NMDS-1		NMDS-2	
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 3
Altitude	-0,609	0,470	-	-
Rochosidade	-0,091	0,142	-	-
Precipitação média anual	-0,107	-0,764	0,708	-0,464
Precipitação no mês mais seco	-0,629	-0,497	0,662	0,490
Temperatura máxima no mês mais quente	-	-	-0,124	-0,647
Teor de areia	-0,095	0,614	-0,403	0,459
Teor de fósforo (P)	-0,495	-0,594	0,791	-0,088
Teor de matéria orgânica	-0,427	-0,530	0,703	-0,325
Teor de ferro (Fe)	-	-	0,044	0,226

Tabela 3.4: Variáveis selecionadas pela tb-RDA para explicação dos padrões na composição em espécies e na abundância das espécies para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado.  $R^2$ : coeficiente padronizado,  $R^2_{acu}$ : coeficiente padronizado acumulado,  $R^2_{aju}$ : coeficiente padronizado acumulado ajustado,  $p$ : significância do teste.

Variável resposta/ Variável preditora	$R^2$	$R^2_{acu}$	$R^2_{aju}$	F	p
<b>Composição em espécies sítio (<math>R^2 = 0,385</math>; <math>F_{(7,2)} = 1,806</math>; <math>p = 0,001</math>)</b>					
Altitude	0,1757	0,1757	0,0726	1,7050	0,005 **
Precipitação média anual	0,1596	0,3353	0,1453	1,6806	0,031 *
Precipitação no mês mais seco	0,1453	0,4806	0,2208	1,6781	0,046 *
<b>Abundância das espécies Sítio (<math>R^2 = 0,296</math>; <math>F_{(7,2)} = 1,541</math>; <math>p = 0,01</math>)</b>					
Precipitação média anual	0,1722	0,1722	0,0688	1,6645	0,014 **
Temperatura máxima no mês mais quente	0,1571	0,3293	0,1377	1,6399	0,026 **

A variação na composição em espécies e na abundância das espécies são mais bem explicadas pela ação conjunta do ambiente e do espaço (Figura 3.3, Tabela 3.5) e explicou 8% da variação da composição em espécies e 16% da abundância das espécies (Figura 3.3, Anexo 2 Tabela 2).

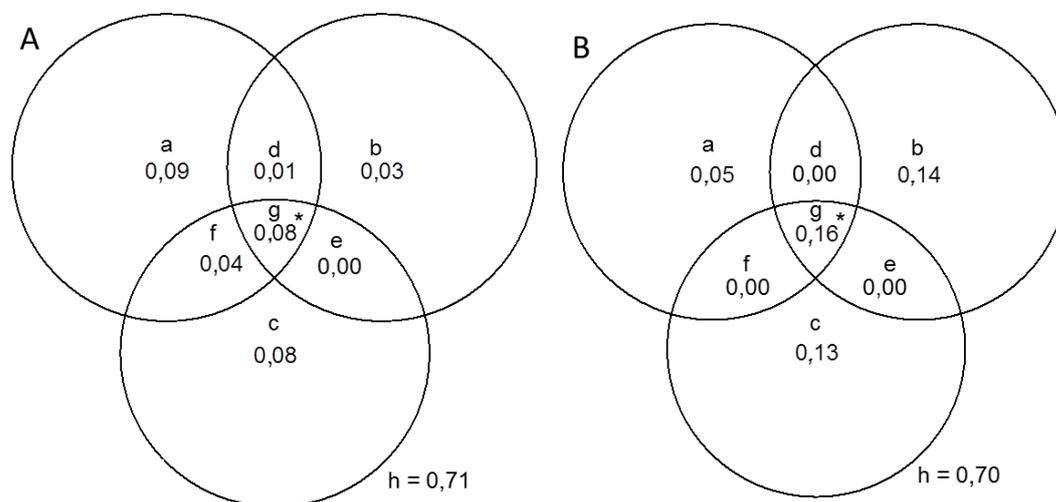


Figura 3.2: Partição da variância entre os componentes que explicam a variação na composição em espécies para os 10 sítios (A) e na abundância das espécies para os 10 sítios (B) para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado. Frações puras: a = ambiente, b = filtros espaciais, c = espaço; Frações compartilhadas: d = ambiente+filtros espaciais, e = ambiente + espaço, f = filtros espaciais + espaço e g = ambiente+filtros espaciais+espaço; Fração não explicada: h = resíduo.

Tabela 3.5: Significância das frações puras e conjunta da partição de variância para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados na porção centro-norte do Cerrado.

		Fração	
<b>Composição em espécies</b>	g	conjunta	$F_{(6,3)} = 1,60$ ; $p = 0,003$
	a	ambiente	$F_{(3,3)} = 1,25$ ; $p = 0,216$
	c	coordenadas	$F_{(2,3)} = 1,27$ ; $p = 0,293$
	b	filtros espaciais	$F_{(1,3)} = 1,14$ , $p = 0,423$
<b>Abundância das espécies</b>	g	conjunta	$F_{(6,3)} = 1,63$ ; $p = 0,002$
	a	ambiente	$F_{(2,3)} = 1,19$ ; $p = 0,343$
	c	coordenadas	$F_{(2,3)} = 1,44$ ; $p = 0,182$
	b	filtros espaciais	$F_{(2,3)} = 1,50$ ; $p = 0,187$

### 3.4. DISCUSSÃO

Nosso estudo demonstrou que existe heterogeneidade da composição e da abundância das espécies do Cerrado sentido restrito sobre substratos distintos na porção centro-norte do Cerrado. Essa heterogeneidade resultou em distintos padrões para a composição e abundância das espécies corroborando a nossa hipótese 1. Nossos achados contradizem, em parte, os estudos realizados no Planalto Central que indicaram a abundância das espécies como principal diferenciador do Cerrado sentido restrito (Felfili et al. 2001, Santos et al. 2012a, Mews et al. 2016a). A diferenciação das comunidades aqui estudadas quanto à flora pode estar relacionado à característica ecotonal de quatro das cinco localidades. Isso porque, em ecótonos ou zonas de tensão ecológica o compartilhamento de espécies (Françoso et al. 2016) pode conferir flora característica para cada região (*sensu* Castro e Martins 1999, Ratter et al. 2003), como observado pelo presente estudo (vide capítulo 2). Neste sentido, comunidades savânicas sobre distintos substratos que estejam em zonas de tensão ecológica, como as do presente estudo, podem possuir maior heterogeneidade florística do que aquelas que não estão localizadas em zonas de tensão.

A heterogeneidade da composição e da abundância das espécies se relacionaram de diferentes formas com os fatores topográficos, climáticos e edáficos de acordo com a escala. Este resultado corrobora a nossa hipótese 2, de que estas diferenças resultariam da atuação de diferentes fatores. Dentre os fatores topográficos, a altitude exerceu influência apenas sobre a composição em espécies, diferentemente do observado para a porção central do Cerrado onde a altitude atua como divisor de populações (abundância das espécies) em comunidades savânicas sobre distintos substratos (p.ex. Santos et al. 2012b, Mews et al. 2016a). Tal divergência quanto a atuação da altitude entre a porção central e centro-norte do Cerrado está relacionada à faixa altitudinal na qual cada porção está inserida. Segundo Castro e Martins (1999) a altitude atua na divisão da flora do Cerrado em macroescala (bioma), a flora dos cerrados da porção central considerados de alta altitude (> 400 m) e os da porção centro-norte de baixa e média altitude (< 400m). Assim, nossos achados destacam a importância da altitude, também em mesoescala (porção do bioma), como um divisor de floras em comunidades savânicas sobre substratos distintos.

Adicionalmente, o clima, principalmente a precipitação (fator que varia em mesoescala), também contribuiu para a distribuição da flora e da estrutura da vegetação do Cerrado sentido restrito sobre distintos substratos da porção centro-norte do bioma. Diversos estudos relacionam a quantidade e distribuição da precipitação com a densidade (Fensham et al. 2005, Sankaran et al. 2008, Bustamante et al. 2012) e a composição em espécies (Gonzaga et al. 2017, Neves et al.

2017). Entretanto, a influência do clima sobre a abundância das espécies, observada na porção centro-norte (presente trabalho), diverge do observado no Planalto Central brasileiro (Santos et al. 2012b, Mews et al. 2016a). Segundo esses autores, o clima teve pouca influência devido à sua relativa homogeneidade na porção central. Diretamente relacionada ao clima, mais precisamente com da relação precipitação-topografia-textura do solo, está a disponibilidade de água no solo para as plantas que influencia na densidade de árvores no Cerrado (Ferreira et al. 2007) e pode interferir na abundância das espécies (Ferreira et al. 2009), principalmente durante a estação seca (Bucci et al. 2004) como observado no nosso estudo. Assim, podemos inferir que o clima tem papel importante na variação da flora e da vegetação em mesoescala na porção centro-norte do Cerrado, principalmente devido a sua interação com a topografia e o solo.

Os fatores edáficos tiveram pouco peso na composição florística e a estrutura da vegetação. Apesar das propriedades granulométricas e químicas dos solos serem apontadas por diversos estudos como moduladoras da flora na macroescala (Fölster e Huber 1984, Cole et al. 1986, Ratter et al. 2003) e da estrutura da vegetação na mesoescala (Mews et al. 2016a), o mesmo não foi observado na mesoescala para a porção centro-norte do Cerrado. Isso pode ser explicado pela interação dessas variáveis com o clima em escala local (Amorim e Batalha 2007, Dantas e Batalha 2011). O teor de areia, correlacionado à textura do solo, devido a sua baixa coesão diminui a disponibilidade de nutrientes e de água para as plantas no solo (Zuo et al. 2008), e pode estar determinando, em parte, os padrões de composição das espécies. Tal fato é corroborado pela presença de espécies preferenciais de solos arenosos como *Hirtella ciliata* Mart. & Zucc. (Capítulo 2). Apesar da variação do clima ser em mesoescala, sua interação com o solo em escala local pode explicar as diferenças nos padrões de distribuição da flora e da vegetação nas localidades.

Outros fatores usualmente relacionados à distribuição da composição e abundância das espécies não foram evidenciados para a porção centro-norte do Cerrado. O tipo de substrato, apesar de estar relacionado com a distribuição da composição e da abundância das espécies, teve baixa influência. No geral, o substrato rochoso seleciona, em escala local, espécies habitat-especialistas (Pinto et al. 2009, Lenza et al. 2011) e atua na diferenciação na abundância das espécies na porção central em mesoescala (Mews et al. 2014, Mota 2016). Entretanto, apesar da diferença de substrato entre os ambientes, este não foi suficiente para diferenciar os sítios em relação à composição florística e a estrutura da vegetação. A inclinação do terreno, outro fator topográfico, geralmente associada às diferenças entre o Cerrado Típico e o Cerrado Rupestre (Mews et al. 2016a), também exerceu pouca influência. Tanto o tipo de substrato quanto a inclinação do terreno interagem com outros fatores, como a precipitação e interferem na

disponibilidade de água no solo e no acúmulo de matéria orgânica. Assim, a influência destes fatores (substrato e inclinação) pode ter sido sobreposta pela forte influência do clima e dos fatores edáficos sobre a vegetação na porção centro-norte.

Evidenciamos a influência dos fatores ambientais e espaciais sobre a composição florística e a estrutura da vegetação do Cerrado sentido restrito em diferentes ambientes na porção centro-norte. A sinergia, ou seja, a atuação conjunta do espaço e ambiente sobre a vegetação, corrobora parcialmente a nossa hipótese 3, de que diferenças na contribuição individual e conjunta do ambiente e do espaço explicariam as diferenças nos padrões da vegetação. De forma semelhante, estudos realizados no Cerrado sentido restrito (Mota 2016), Cerrado sentido amplo (Maracahipes et al. 2012) e nas florestas tropicais brasileiras (Eisenlohr et al. 2013; Eisenlohr e Oliveira-Filho 2015) também encontraram que a sinergia entre espaço e ambiente como principal modulador da ocorrência e abundância das espécies. Nossos achados reforçam que a atuação conjunta dos processos Neutros e de Nicho, proposta por Adler et al. (2007), são mais importantes na modulação dos padrões vegetacionais, do que a ação isolada de cada um deles. Assim, nossos resultados revelam que a interação entre os fatores é a principal responsável pelos padrões encontrados em savanas sobre substratos distintos na porção centro-norte do Cerrado.

Fatores não avaliados no presente estudo podem auxiliar na interpretação da fração residual não explicada. Dentre eles, o fogo, que tem papel importante na modulação da vegetação arbórea das savanas (Sankaran et al. 2008, Lehmann et al. 2014), incluindo o Cerrado sentido restrito sobre solo profundo (Aquino et al. 2007, Amaral et al. 2013) e sobre substratos distintos (Lenza et al. 2017), com efeito maior quando o solo profundo devido a maior quantidade de material inflamável (Lenza et al. 2017). Apesar do fogo exercer importância em parâmetros estruturais da vegetação, reduzindo a densidade e área basal, parece não exercer influência sobre a composição de espécies de formações savânicas sobre distintos substratos no Cerrado (Lenza et al. 2017), sendo sua influência muito relacionada à frequência com que ocorre (Amaral et al. 2013). O efeito do fogo nas formações abertas e compostas por gramíneas tende a ser menos intenso do que nas demais formações do Cerrado (Schmidt et al. 2016). Entretanto, cabe salientar que a alteração no regime de fogo a 2 milhões de anos atrás teve papel importante na origem, evolução e adaptação das espécies savânicas no Cerrado (Simon et al. 2012). Assim, o regime de fogo atualmente empregado à vegetação do Cerrado com alta frequência e intensidade e fora da época das chuvas pode reduzir drasticamente a diversidade de espécies, pelo pouco tempo disponível para a adaptação destas à essas mudanças.

Outro fator importante a ser considerado é a fragmentação da paisagem. A mudança na cobertura nativa do solo está diretamente relacionado à perda de biodiversidade (Thompson et al. 2017), fragmentos de vegetação em áreas de cultura tem menos diversidade que em áreas de pastagem (Carvalho et al. 2009). Na região do MATOPIBA apesar da conversão de áreas de pastagens em agricultura (principalmente a soja) a expansão deste tipo de lavoura deu-se principalmente sobre a vegetação nativa (Rudorff et al. 2015). Ainda, a alteração da cobertura vegetal também afeta o ciclo hidrológico (Spera et al. 2016) e conseqüentemente a disponibilidade de água no solo, que, dada a relação dos padrões da flora e da vegetação com a precipitação (um dos mecanismos reguladores da água disponível do solo), pode acarretar em mudanças nos padrões encontrados. Assim, a crescente pressão da agricultura sobre a porção mais preservada do Cerrado pode levar, não só a mudanças nas comunidades savânicas sobre distintos substratos, como na alteração de um dos principais fatores moduladores dessa vegetação, a disponibilidade hídrica do solo.

Por fim, destacamos que a vegetação savânica sobre diferentes substratos na porção centro-norte do Cerrado possui padrão distinto da porção central, com distinção nos padrões fitogeográficos tanto para a composição quanto para abundância das espécies. Essas diferenças resultam da ação de diferentes fatores ambientais. Os fatores climáticos (Precipitação) e topográficos (altitude) são os principais moduladores da composição, enquanto para a abundância das espécies os fatores climáticos (precipitação e temperatura) são os principais moduladores. A sinergia dos fatores ambientais e espaciais é o principal responsável pelos padrões de composição em espécies e abundância das espécies, o que reforça a ideia da ação conjunta dos processos Neutros e de Nicho na definição da composição e estrutura das comunidades vegetais do Cerrado sentido restrito, independente do ambiente de ocorrência (Cerrado Típico ou Cerrado Rupestre).

#### **4. CONCLUSÕES GERAIS**

1 – A composição e abundância de espécies da vegetação arbustivo-arbórea em Cerrado sentido restrito na porção centro-norte do Cerrado possuem regionalidades, ou seja, cada localidade apresenta um conjunto próprio de espécies;

2 – Comunidades arbustivo-arbóreas de Cerrado sentido restrito sobre diferentes substratos em zonas de tensão ecológica, como as da porção centro-norte do bioma, tem elevada diversidade beta (dissimilaridade florística, tanto qualitativa como quantitativa);

3 – A vegetação savânica sobre diferentes substratos na porção centro-norte do Cerrado agrupa-se por localidade e não por ambiente;

4 – Os padrões fitogeográficos identificados estão relacionados a fatores climáticos (precipitação média anual) e topográficos (altitude);

5 – A atuação conjunta dos fatores ambientais e espaciais é a principal responsável pelos padrões de composição e abundância das espécies no Cerrado sentido restrito na porção centro-norte do Cerrado.

#### **5. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Ressaltamos a importância da preservação da vegetação nativa na porção centro-norte do Cerrado que atualmente tem sua cobertura original suprimida para instalação da nova fronteira agrícola (MATOPIBA). Destacamos que, precisamente para o estado do Tocantins – estado que detêm a maior área preservada do bioma – as políticas públicas devem considerar as regionalidades da flora e da estrutura da vegetação arbustivo-arbórea sobre diferentes substratos na criação (seleção e demarcação) de novas Unidades de Conservação, na seleção e estabelecimento das Reservas Legais nas propriedades privadas, na restauração ecológica (Recuperação de Ambientes Degradados) e na compensação ambiental. Como essa regionalidade está relacionada, em parte, à diferenças nos ambientes geológicos, sugerimos que essa heterogeneidade de ambientes seja considerada tanto na escolha de áreas para conservação e na compensação ambiental.

Apesar das semelhanças ecológicas (p. ex. síndromes de dispersão) e estruturais (altura e diâmetro), diferenças na composição em espécies e nos fatores ambientais podem gerar variações nos atributos funcionais reprodutivos (p. ex. tamanho e peso do fruto) e que afetam o estabelecimento e desenvolvimento das espécies. Assim, sugerimos que estudos futuros avaliem

se a diferença nos atributos funcionais reprodutivos estão relacionadas com as diferenças nos padrões de composição em espécies e de abundância das espécies.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, M.F., Pinto, J.R.R., Maracahipes, L. et al (2012) Influence of edaphic variables on the floristic composition and structure of the tree-shrub vegetation in typical and rocky outcrop cerrado areas in Serra Negra, Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 35(3): 259–272.
- Adler, P.B., Hillerislambers, J., Levine, J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10: 95-104.
- Alvim, P.T., Araújo, W. (1952) El suelo como factor ecologico en el desarrollo de la vegetacion en el centro-oeste del Brasil. *Turrialba* 2: 153-160
- Amaral, A.G.; Pereira, F.F.O.; Munhoz, C.B.R. (2006) Fitossociologia de uma área de cerrado rupestre na fazenda Sucupira, Brasília - DF. *Cerne*, 12(4): 350–359.
- Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Walter, B.M.T., Aguirre-Gutiérrez, J., Raes, N. (2017) Richness pattern and phytogeography of the Cerrado herb–shrub flora and implications for conservation. *J. Veg. Sci.* 28: 848-858.
- Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Eugênio, C.U.O., Felfili, J.M. (2013) Vascular flora in dry-shrub and wet grassland Cerrado seven years after a fire, Federal District, Brasil. *Check List*, 9(3): 487-503.
- Amorim, P.K., Batalha, M.A. (2007) Soil-vegetation relationships in hyperseasonal cerrado, seasonal cerrado, and wet grassland in Emas National Park (central Brazil). *Acta Oecologica* 32: 319 – 327.
- Andrade, L.A.Z.; Felfili, M.J.; Violatti, L. (2002) Fitossociologia em uma área de cerrado denso na RECOR - IBGE, Brasília, DF. *Acta Botanica Brasilica*, 16(2): 225–240.
- APG, IV. (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Aquino, F.G., Walter, B.M.T., Ribeiro, J.F. (2007) Woody community dynamics in two fragments of “cerrado” stricto sensu over a seven-year period (1995-2002), MA, Brazil. *Rev Bras Bot* 30: 113-121.
- Araújo, R., Goedert, W.J., Lacerda, M.P.C. (2007) Qualidade de um solo sob diferentes usos e sob Cerrado nativo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 31: 1099 - 1108.
- Ayres, M. Ayres-Jr, M., Ayres, D.L. et al. (2007a) *BioEstat*. Belém, Ong Mamiraua.
- Ayres, M. Ayres-Jr, M., Ayres, D.L. et al. (2007b) *BioEstat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Belém Ong Mamiraua, 380 p.
- Balduino, A.P.C. Souza, A.L., Meira Neto, J.A.A. et al. (2005) Fitossociologia e análise comparativa da composição florística do cerrado da flora de Paraopeba - MG. *Revista Árvore*, 29(1): 25–34.
- Batalha, M.A., Mantovani, W., Mesquita Júnior, H.N. (2001) Vegetation structure in cerrado physiognomies in south-eastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 61(3): 475–83.
- Benites, V.M., Caiafa, A.N., Mendonça, E.S. et al. (2003) Solos e Vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente*, 10(1): 76–85.

- Benites, V.M., Schaefer, C.E.G.R., Simas, F.N.B. et al (2007) Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Revista Brasileira de Botânica*, 30: 569–577.
- Bivand R, Piras G (2015). Comparing Implementations of Estimation Methods for Spatial Econometrics. *Journal of Statistical Software*, 63: 1-36. URL <http://www.jstatsoft.org/v63/i18/>.
- Blanchet, F. G. Legendre, P., Gauthier, O (2015). AEM: Tools to construct Asymmetric eigenvector maps (AEM) spatial variables.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, 73(3): 1045–1055.
- Borcard, D., Legendre, P. (2002) All-scale spatial analyses of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling* 153: 51 – 68.
- Borges, H.B.N., Shepherd, G.J. (2005) Flora e estrutura do estrato lenhoso numa comunidade de Cerrado em Santo Antônio do Leverger, MT, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28: 61–74.
- 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.
- Brower, J.E., Zar, J. H. (1977) *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. W. C. Brown Co. Publishers, Dubuque. Iowa, 320 p.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C. et al. (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891 – 899.
- Bueno, M.L., Pennington, R.T., Dexter, K.G. et al. (2016) Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography* 39:1-12. doi:10.1111/ecog.01860.
- Buitrón-Jurado G, Ramírez N (2014) Dispersal spectra, diaspore size and the importance of endozoochory in the equatorial Andean montane forests. *Flora* 209: 299-311. doi: 10.1016/j.flora.2014.03.009
- Bustamante, J.A., Alvalá, R., von Randow, C. (2012) Seasonal variability of vegetation and its relationship to rainfall and fire in the Brazilian Tropical Savanna. In: Escalante, B. (ed) *Remote Sensing – Applications*, In Tech, Rijeka, Croatia.
- Campolina, B., Barros, M.A., Russo, B. et al. (2012) Estudo da Dinâmica da Cobertura e Uso da Terra do Estado do Tocantins. *Dinâmica do Tocantins*. Escala 1:100.000, Palmas.
- Carvalho, F.M.V., Marco Júnior, P., Ferreira, L.G. (2009) The cerrado into-pieces: habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil. *Biological Conservation*, 142(7): 1392-1403.
- Cássia-Silva, C., Cianruso, M.V., Maracahipes, L., Collevatti, R.G. (2017) When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. *Plan. Ecol* 218(10): 1221-1231.
- Castro, A.A.J.F., Martins, F.R. (1999) Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco*, 7(9): 147–178.
- Castro, A.A.J.F., Martins, F.R., Tamashiro, J.Y. et al. (1999) How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 192–224.
- Chase, J.M., Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology letters* 7:241-253.

- Chavent, M., Vanessa Kuentz-Simonet, Benoit Liqueur, Jerome Saracco (2012). ClustOfVar: An R Package for the Clustering of Variables. *Journal of Statistical Software*, 50(13), 1-16.
- Cientec, C. De Desenvolvimento De Sistemas L. (2006) Mata Nativa 2: Sistema para a Análise Fitossociológica e elaboração de Inventários e Planos de Manejo de Florestas Nativas Viçosa MG CIENTEC - Consultoria de Desenvolvimento de Sistemas LTDA.
- Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analysis of change in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117–143.
- Cochrane, T.T., Sanchez, L.G., Azevedo, L.G. et al. (1985) Land in Tropical America. CIAT-EMBRAPA-CPAC.
- Cole, M.M. (1986) The Savannas: biogeography and geobotany. Academic press Inc., London, 438 p.
- Colwell, R.K., Hurtt, G.C. (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Amer. Nat.* 144: 570-595.
- Conceição, A.A., Pirani, J.R. (2007) Diversidade em quatro áreas de campos rupestres na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil: espécies distintas, mas riquezas similares. *Rodriguésia*, 58: 193–206.
- Costa, A.A., Araújo, G.M. (2001) Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, 15: 63–72.
- Costa, S.E.C., Faria, L.S., Miranda-Melo, J.I. (2015) Floristic similarity and dispersal syndromes in a rocky outcrop in semi-arid Northeastern Brazil. *Rev. biol. trop* 63: 827-843.
- Coutinho, L.M. (1990) O Cerrado e a ecologia do fogo. *Ciência Hoje*, 12: 23–30.
- Coutinho, L.M. (2006) O conceito de bioma. *Acta Bot. Bras.* 20: 13-23.
- Dantas, V.L., Batalha, M.A. (2011) Vegetation structure: Fine scale relationships with soil in a cerrado site. *Flora* 206: 341 – 346.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 53–64.
- Dray S (2013). spacemakeR: Spatial modelling. R package version 0.0-5/r113. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Dray S, Legendre P, Blanchet G (2016). packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r136. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Dray, S., Dufour, A.B. (2007): The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22(4): 1-20.
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196: 483–493.
- Dufrêne, M.; Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345–366.
- Durigan, G., Nishikawa, D.L.L., Rocha, E. et al. (2002) Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 16: 251–262.
- Durigan, G., Ratter, J.A., Bridgewater, S. (2003) Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea*, 30: 39–51.
- Durigan, G., Siqueira, M.F.D., Franco, G.A.D.C. (2007) Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola*, 64: 355-363.

- Eisenlohr, P.V., Alves, L.F., Bernacci, L.C., et al. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodivers Conserv.* 22: 2767-2783. doi: 10.1007/s10531-013-0553-x
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, 38: 201-341.
- Eiten, G. (1983) *Classificação da Vegetação do Brasil*. Brasília: CNPq/ Coordenação Editorial, 305 p.
- Eiten, G. (1993) *Vegetação do Cerrado*. In: PINTO, M. N. (ORG. (Ed.)). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. 2. ed. Brasília: Editora Universidade de Brasília, pp. 17–74.
- EMBRAPA. (2006) *Manual de Procedimentos de Coleta de Amostras em Áreas Agrícolas para Análise da Qualidade Ambiental: Solo, Água e Sedimentos*. 1. ed. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 169 p.
- Emmerich, K.H. (1990) Influence of landform, landscape development and soil moisture balance on forest and savanna ecosystem patterns in Brazil. *Pedologie* 40(1):5-16.
- Ernani, P.R., Bayer, C., Almeida, J.A. (2007) Mobilidade vertical de cátions influenciada pelo método de aplicação de cloreto de potássio em solos com carga variável. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 31: 393 – 402.
- ESRI. (2011) *ARCGIS Redlands*, CA Environmental Systems Research Institute.
- Felfili, J.M., Carvalho, F.A., Haidar, R.F. (2005) *Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal*. Brasília: Universidade de Brasília, 55 p.
- Felfili, J.M., Eisenlohr, P.V., Melo, M.M.R.F. et al. (2011) *Fitossociologia no Brasil: Métodos estudos de caso*. Viçosa: UFV, vol I, 556 p.
- Felfili, J.M., Fagg, C.W. (2007) Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(3): 375–385.
- Felfili, J.M., Felfili, M.C., Nogueira, P.E. et al. (2008) Padrões Fitogeográficos e sua relação com Sistemas de Terra do bioma Cerrado. In: SANO, S.M., ALMEIDA, S.P., RIBEIRO, J. F. (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. 2. ed. Brasília: Embrapa Cerrados, pp. 213–228.
- Felfili, J.M., Filgueiras, T.S., Haridassan, M. et al. (1994) *Projeto Biogeografia do Bioma Cerrado: vegetação e solos*. *Caderno de Geociências*, 12: 75–166.
- Felfili, J.M., Nogueira, P.E., Silva-Júnior, M.C. et al. (2002) Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa - MT. *Acta Botanica Brasilica*, 16(1): 103–112.
- Felfili, J.M., Rezende, A.V., Silva-Júnior, M.C. (2007) *Biogeografia do bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros*. Brasília: Universidade de Brasília, 254 p.
- Felfili, J.M., Silva-Júnior, M.C. (1993) A comparative study of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 277–289.
- Felfili, J.M., Silva-Júnior, M.C. (2001) *Biogeografia do bioma Cerrado: estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco*. Brasília: Universidade de Brasília, 152 p.
- Felfili, J.M., Silva-Júnior, M.C. (2005) Diversidade alfa e beta no cerrado sensu stricto, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia. In: Scariot, A., Sousa-Silva, J.C., Felfili, J.M. (Eds.). *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp. 143–154.
- Felfili, J.M., Silva-Júnior, M.C., Sevilha, A.C. et al. (2004) Diversity, floristic and structural patterns of cerrado vegetation in Central Brazil. *Plant Ecology*, 175: 37 - 46.

- Felfili, M.C., Felfili, J.M. (2001) Diversidade Alfa e Beta no Cerrado sensu stricto da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 15(2): 243–254.
- Fensham, R.J., Fairfax, R.J., Archer, S.R. Rainfall, land use and woody vegetation cover change in semi-arid Australian savanna. *Journal of Ecology* 93(3): 596 - 606.
- Ferreira, J.N., Bustamante, M., Garcia-Montiel, D.C. et al. (2007) Spatial variation in vegetation structure coupled to plant available water determined by two-dimensional soil resistivity profiling in a Brazilian savanna. *Oecologia* 153: 417 - 430.
- Ferreira, J.N., Bustamante, M., Mercedes, M.C. et al. (2009) Linking woody species diversity with plant available water at a landscape scale in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science* 20: 826 - 835.
- Fidalgo, O., Bononi, V.L. (1989) Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. São Paulo: Instituto de Botânica.
- Fidelis, A.T., Godoy, S.A.P. (2003) Estrutura de um cerrado stricto sensu na gleba cerrado Pé-de-gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botanica Brasilica*, 17(4): 531–539.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 25 Abr. 2016
- Fölster, H., Huber, O. (1984) Interrelaciones suelos-vegetacion en el Área de Galipero, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Series Informes Técnicos DGSIIA/IT*, 144p.
- Fonseca, M.S., Silva-Júnior, M.C. (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(1): 19–29.
- Françoso, R.D. (2014) Padrões biogeográficos e composição das comunidades arbóreas do Cerrado brasileiro. Tese de Doutorado, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, 160p.
- Françoso, R.D., Haidar, R.F., Machado, R.B. (2016) Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. *Acta Botanica Brasilica*, 30(1): 78-86.
- Furley, P.A., Ratter, J.A. (1988) Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15(1): 97-108.
- Gentry, A.H. 1983. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. *Sonderband Naturwissenschaftlicher Verein Hamburg* 7: 303-314.
- Gomes, L., Lenza, E., Maracahipes, L. et al. (2011) Comparações florísticas e estruturais entre duas comunidades lenhosas de cerrado típico e cerrado rupestre, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 25(4): 865-875.
- Gonzaga, A.P.D., Machado, E.L.M., Felfili, J.M. et al. (2017) Brazilian decidual tropical forest enclaves: floristic, structural and environmental variations. *Braz. J. Bot.* 40(2): 417-426.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M. (2001) *Princípios de estatística em ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 528 p.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. (2011) *EcoSim: Null models software for ecology* Acquired Intelligence Inc. e Kesey-Bear.
- Gottsberger, G., Silberbauer-Gottsberger, I. (1983) Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbänd des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7:315-352.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. et al. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9: 399-409.

- Haidar, R.F., Dias, R.R., Pinto, J.R.R. (2013) Mapeamento das Regiões Fitoecológicas e Inventário Florestal do estado do Tocantins: Regiões Fitoecológicas do Tocantins. Palmas: Secretaria do Planejamento e da Modernização da Gestão Pública (Seplan). Departamento de Pesquisa e Zoneamento Ecológico-Econômico. Diretoria de Zoneamento Ecológico-Econômico (DZE). Projeto de Desenvolvimento Regional Sustentável, 338 p.
- Hammer, O., Harper, A.T.D., Ryan, P.D. (2001) Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*.
- Haridasan, M. (2001) Solos. In: Felfili, J.M., Silva-Júnior, M.C. (Eds.). *Biogeografia do Bioma Cerrado: estudo fitofisionômico na Chapada do Espigão Mestre do São Francisco*. Brasília: Universidade de Brasília, pp. 12–17.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L. et al (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Cruz, M. et al (2001) Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. *Plant Genetic Resources Newsletter*.
- Hill, M.O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2): 427–432.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Huber, O. (1987) Neotropical savannas: their flora and vegetation. *Tree* 2: 67 – 71.
- Huntley, B.J., Walker, B.H. (2012). *Ecology of tropical savannas*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Science & Business Media.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks- Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 22:415-427. Reprinted in: *Classics in Theoretical Biology*. *Bull. of Math. Biol.* 53:193-213.
- IBGE. (2004) Mapa de vegetação do Brasil. Escala 1:5 000 000 Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- IBGE. (2006) Anuário estatístico do Brasil. Rio de Janeiro.
- IBGE. (2007a) Mapa de Geologia do estado do Tocantins. Rio de Janeiro.
- IBGE. (2007b) Mapa de solos do estado de Tocantins. Rio de Janeiro.
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., Méndez, M. (2011) Seed dispersal spectrum of woody species in South Ecuadorian dry forests: environmental correlates and the effect of considering species abundance. *Biotropica*, 43(6): 722-730.
- John Fox and Sanford Weisberg (2011). *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage.
- Joly, C.A., Aida, M.P.M., Klink, C.A. et al. (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: Implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*, 51(5/6): 331-348.
- Kent, M., Coker, P. (1992) *Vegetation description analyses*. London: Behaven Press, 363 p.
- Kuhlmann, M.P. (2016) Estratégias de dispersão de sementes no bioma Cerrado: considerações ecológicas e filogenéticas. Tese (Doutorado em Botânica), Universidade de Brasília, Brasília, 353p.
- Kuhlmann, M.P., Ribeiro, J.F. (2016) Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Bot. Braz.* 30: 271-282. doi: 10.1590/0102-33062015abb0331

- Sebastien, L., Josse, J., Husson, F. (2008) FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1-18.
- Legendre, P., Dale, M.R.T., Fortin, M.J. et al. (2002) The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, 25(5): 601–615.
- Legendre, P., Gallagher, E. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2): 271–280.
- Legendre, P., Borcard, D., Roberts, D.W. (2012) Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. *Ecology* 93: 1234 – 1240.
- Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M. et al. (2014) Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, 343(): 548-552.
- Lemos, H.L., Pinto, J.R.R., Mews, H.A. et al (2013) Structure and floristic relationships between Cerrado sensu stricto sites on two types of substrate in northern Cerrado, Brazil. *Biota Neotropica*, 13(4): 121-132. doi: 10.1590/S1676-06032013000400013.
- Lenza, E., Pinto, J.R.R., Pinto, A.S. et al. (2011) Comparação da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de cerrado rupestre na Chapada dos Veadeiros, Goiás, e áreas de cerrado sentido restrito do Bioma Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 34 (3): 247–259.
- Lenza, E., Santos, J.O., Maracahipes-Santos, L. (2015) Species composition, diversity, and vegetation structure in a gallery forest-cerrado sensu stricto transition zone in eastern Mato Grosso, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 29: 327-338.
- Lenza, E., Abadia, A.C., Menegat, H. et al. (2017) Does fire determine distinct floristic composition of two Cerrado savanna communities on different substrates? *Acta Bot. Braz.* 31(2): 250:259.
- Lepsch, I.F. (2010) Formação e conservação dos solos. São Paulo: Oficina de Textos, 2ed.
- Lima, A. L. et al. (2010) Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em uma área de cerrado rupestre no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. *Biota Neotropica*, 10(2): 159–166.
- Lloyd, J., Domingues, T.F., Schrod, F., et al. (2015) Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest–savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences* 12: 6529-6571.
- Lúcio, N.W. (2016) Síndrome de dispersão e de polinização comunidades lenhosas de cerrado sentido restrito sobre dois substratos. Dissertação de Mestrado UNEMAT, 48p.
- Magurran, A.E. (2007) Measuring biological diversity. 5. ed. Oxford: Blackwell Science, 256 p.
- Maldonado-Coelho, M., Marini, M.A. (2003) Composição de bandos mistos de aves em fragmentos de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos Zoologia*, 43(3): 31–54.
- Maracahipes S.L., Lenza, E., Santos, J.O. et al. (2015) Diversity, floristic composition, and structure of the woody vegetation of the Cerrado in the Cerrado-Amazon transition zone in Mato Grosso, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica (Impresso)*, 38: 877-887.
- Maracahipes, L., Lenza, E., Marimon, B.S. et al. (2011) Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado-Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 11(1): 1–9.
- Maracahipes-Santos L., Lenza E., Santos J. O. et al. (2017). Effects of soil and space on the woody species composition and vegetation structure of three Cerrado phytognomies in the Cerrado-Amazon transition. *Braz. J. Biol.* Doi:10.1590/1519-6984.02016.
- Martins, S.V., Brito-Ibrahim, E.R.B., Eisenlohr, P.V. et al. (2011) A vegetação de Ipucas no Tocantins: estudo de caso e relações florísticas com remanescentes do Cerrado e da Amazônia. In: FELFILI,

- J.M. et al. (Eds.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos: volume I*. Viçosa: Editora UFV, pp. 460–478.
- McCune, B., Grace, J.B. (2002) *Analysis of ecological communities*. Gleneden Beach: MjM Software Design, 300 p.
- McCune, B., Mefford, M.J. (2011) *PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data* Gleneden Beach Oregon MjM Software Design.
- Méio, B.B., Freitas, C.V., Jatobá, L. et al. (2003) Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(4): 437–444.
- Melo, A.S. (2008) O que ganhamos “confundindo” riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica*, 8(3): 21–27.
- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T. et al (2008) Flora vascular do bioma Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora vol. 2*. Planaltina: Embrapa Cerrados, pp. 421-1181.
- Mews, H.A., Pinto, J.R.R., Eisenlohr, P.V. et al (2014) Does size matter? Conservation implications of differing woody population sizes with equivalent occurrence and diversity of species for threatened savanna habitats. *Biodivers Conserv.* 23: 1119– 131. doi: 10.1007/s10531-014-0651-4
- Mews, H.A., Pinto, J.R.R., Eisenlohr, P.V. et al (2016a) No Evidence of Intrinsic Spatial Processes Driving Neotropical Savanna Vegetation on Different Substrates. *Biotropica* 48: 433-442. doi: 10.1111/btp.12313
- Mews, H.A., Pinto, J.R.R., Lenza, E. et al (2016b) A cobertura das rochas é boa preditora da variação na riqueza de espécies e na estrutura da vegetação lenhosa em áreas de Cerrado Rupestre? *Revista Brasileira de Biociências*. 14: 202-205.
- Mingoti, R., Brasco, M.A., Holler, W.A. et al. (2014) Matopiba: caracterização das áreas com grande produção de culturas anuais. Embrapa Gestão Territorial. Nota técnica. Disponível em [ftp://geofp.ibge.gov.br/mapas\\_tematicos/mapas\\_murais](ftp://geofp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/mapas_murais).
- Miranda, H.S., Bustamante, M., Miranda, A.C. (2002b) The fire factor. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). *The cerrados of Brazil*. New York: Columbia University Press, pp. 51–68.
- Miranda, I.S., Absy, M.L., Rebêlo, G.H. (2002a) Community structure of wood plants of Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecology*, 164: 109–123.
- Miranda, S.C., Silva-Júnior, M.C., De-Carvalho, P.S. (2010) A vegetação lenhosa de cerrado típico sobre Cambissolo na Serra Dourada, Goiás. *Heringeriana*, 4: 65–77.
- Miranda, S.C., Silva-Júnior, M.C., Salles, L.A. (2007) A comunidade lenhosa de cerrado rupestre na Serra Dourada, Goiás. *Heringeriana*, 1(1): 43–53.
- Mittermeier, R.A., Fonseca, G.A.B. , Rylands, A.B. et al. (2005) A Brief History of Biodiversity Conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19(3): 601–607.
- MMA; IBAMA. (2011) *Monitoramento do Bioma Cerrado*. Brasília.
- Mota, S.L.L. (2016) *Vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Rupestre na Cadeia do Espinhaço*. Tese de Doutorado em Ciências Florestais, Universidade de Brasília, 74 p.
- Mota, S.L.L., Pereira, I.M., Machado, E.L.M. et al. (2014) Influência dos afloramentos rochosos sobre a comunidade lenhosa no Cerrado stricto sensu. *Floresta e Ambiente*, 21(1): 8-18.
- Moura, I.O. (2010) *Fitogeografia do Cerrado Rupestre: relações florístico-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas*. Universidade de Brasília.

- Moura, I.O., Gomes-Klein, V.L., Felfili, J.M. et al. (2005) Fitossociologia de cerrado sensu stricto em afloramentos rochosos no Parque Estadual dos Pirineus. *Anais eletrônicos do II Seminário de Pesquisa e Pós-graduação da UFG*, n.p.
- Moura, I.O., Gomes-Klein, V.L., Felfili, J.M. et al. (2007) Fitossociologia da comunidade lenhosa de uma área de cerrado rupestre no Parque Estadual dos Pirineus, Pirenópolis, Goiás. *Revista Biologia Neotropical*, 4(2): 83–100.
- Moura, I.O., Gomes-Klein, V.L., Felfili, J.M. et al. (2010) Diversidade e estrutura comunitária de cerrado sensu stricto em afloramentos rochosos no parque estadual dos Pirineus, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica*, 33(3): 455–467.
- Moura, I.O., Ribeiro, K.T., Takahasi, A. (2011) Amostragem da Vegetação em Ambientes Rochosos. In: *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos: volume I* (Felfili et al. Orgs.). Viçosa – MG: Ed. UFV, pp. 255-294.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. (2002) *Aims and methods of vegetation ecology*. New Jersey: The Blackburn Press, 547 p.
- Munhoz, C.B.R., Proença, C.E.B. (1998) Composição florística do município de Alto Paraíso de Goiás na Chapada dos Veadeiros. *Boletim Herbário Ezequias Paulo Heringer*, 3: 102–150.
- Nascimento, M.T., Saddi, N. (1992) Structure and floristic composition in area of cerradão in Cuiabá-MT, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 5: 47–55.
- Neri, A.V., Neto, J.A.A.M., Silva, A.F. et al. (2007) Composição florística de uma área de cerrado sensu stricto no município de Senador Modestino Gonçalves, Vale do Jequitinhonha (MG) e análise de similaridade florística de algumas áreas de cerrado em Minas Gerais. *Revista Árvore*, 31(6): 1109-1119.
- Neves, D.M. (2017) Lack of floristic identity in campos rupestres – A hyperdiverse mosaic of rocky montane savannas in South America. *Flora*.
- Nogueira, P.E. et al. (2001) Composição florística e fitossociologia de um cerrado sentido restrito no município de Canarana - MT. *Boletim Herbário Ezequias Paulo Heringer*, 8: 28–43.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M et al. (2017) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira-Filho, A.T., Martins, F.R. (1986) Distribuição, caracterização e composição florística das formações vegetais da região da Salgadeira, na Chapada dos Guimarães (MT). *Revista Brasileira de Botânica*, 9: 207–223.
- Oliveira-Filho, A.T., Martins, F.R. (1991) A comparative study of five cerrado areas in southern Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 48(3): 307–332.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A. (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 52(2): 141–194.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira, P.S., Marquis, J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, pp. 91–120.
- Olmos, F. (2007) Representatividade ambiental de unidades de conservação: propondo novas UCs no Tocantins. In: Takahashi, L.Y., Thoulén, V. (Eds.). *Unidades de Conservação: atualidades e tendências*. Curitiba: Fundação O Boticário de Proteção a Natureza, pp. 227–239.
- Paradis E., Claude J. & Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290

- Peet, R.K. (1974) The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 285–307.
- Pennington, R.T., Richardson, J.E., Lavin, M. (2006) Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist*, 172:605-616.
- Pierre Legendre, Daniel Borcard, F. Guillaume Blanchet and Stephane Dray (2013). PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses.
- Pinto, J.R.R., Lenza, E., Pinto, A.S. (2009) Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre , Cocalzinho de Goiás , Goiás. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(1): 1–10.
- Pinto, J.R.R., Mews, H.A., Santos, T.R.R. et al. (2015) Fitossociologia em áreas de Cerrado Rupestre: aplicação de parâmetros convencionais e de análises e abordagens pouco usadas. In: Eisenlohr, P.V., Felfili, J.M., Melo, M.M. et al. (Orgs.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. 1ed. Viçosa, MG: Editora UFV, v. II, pp. 213-227.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Miles, R. et al. (2001) Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecol.* 82: 2101-2117.
- Quinn, G.P., Keough, M.J. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press, 553 p.
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. (2010) SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33: 1-5.
- Ratter, J.A. Bridgewater, S., Ribeiro, J.F. et al. (2000) Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *Boletim Herbário Ezequias Paulo Heringer*, 5: 5–43.
- 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(1): 57–109.
- Ratter, J.A., Dargie, T.C.D. (1992) An analysis of the floristic composition of 26 Cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 49(2): 235–250.
- Reatto, A., Correia, J.R., Spera, S.T. et al (2008) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Planaltina: Embrapa-CPAC, pp. 107–749.
- Reis, S. M. A.; Mohr, A. ; Gomes, L. et al. (2012) Síndromes de polinização e dispersão de espécies lenhosas em um fragmento de cerrado sentido restrito na transição cerrado - floresta amazônica. *Heringeriana*, 6: 28-41.
- Ribeiro, J.F., Silva, J.C.S., Batmanian, G.J. (1985) Fitossociologia dos tipos fisionômicos de cerrado em Planaltina, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 8: 131–142.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiro, J. F. (Eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. Planaltina: Embrapa-CPAC, pp. 151–212.
- Ribeiro, K., Sousa-Neto, E.R., Carvalho Junior, J.A. et al. (2016).
- Ricklefs, R.E., Schluter, D. (1993) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago (IL): University of Chicago Press.

- Ricotta, C. (2004) A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. *Diversity and Distributions*, 10(2): 143–146.
- Rizzini, C.T. (1963) A flora do Cerrado. In: FERRI, M.G. (Ed.) *Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo. pp. 127-177.
- Rizzo, J.A. (1981) *Flora do estado de Goiás*. Goiânia: UFG. 35 p.
- Romariz, D.A. (1996) *Aspectos da vegetação do Brasil*. São Paulo: Edição da Autora, 60 p.
- Ruggiero, P.G.C., Batalha, M.A., Pivello, V.R. et al. (2002) Soil vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160: 1–16.
- Rudorff, B., Risso, J., Aguiar, D. et al. (2015) Análise Geoespacial da Dinâmica das Culturas Anuais no Bioma Cerrado: 2000 a 2014, pp. 28. Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. Available at: [http://biomas.agrosatelite.com.br/img/Analise\\_geoespacial\\_da\\_dinamica\\_das\\_culturas\\_anuais\\_no\\_bioma\\_Cerrado\\_2000a2014.pdf](http://biomas.agrosatelite.com.br/img/Analise_geoespacial_da_dinamica_das_culturas_anuais_no_bioma_Cerrado_2000a2014.pdf). (Acesso 20 de outubro de 2017)
- Sampaio, D.I.J., Verola, M.F.R., Costa, C.F. et al. (2016) Variation in plant-animal interactions along an elevational gradient of moist forest in a semiarid area of Brazil. *Acta Bot. Bras.* 30: 27-34. doi: 10.1590/0102-33062015abb0198.
- Sankaran, M., Ratman, J., Hanan, N. (2008) Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Global Ecol and Biog.* 17:236-245.
- Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S. et al. (2008) Mapeamento semidetalhado do uso da terra do Bioma Cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43(1): 153–156.
- Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S. et al. (2009) Mapeamento da cobertura vegetal natural e antrópica do bioma Cerrado por meio de imagens Landsat ETM+. *Anais XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, pp. 1199–1206.
- Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S. et al. (2010) Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environ Monit Assess*, 166: 113–124.
- Santos, T.R.R. (2016) Atributos funcionais e genética de populações de quatro espécies lenhosas em áreas de Cerrado Rupestre e Cerrado Típico. Tese de Doutorado em Botânica, Universidade de Brasília, 96p.
- Santos, T.R.R., Pinto, J.R.R., Lenza, E. (2012b) Floristic relationships of the woody component in rocky outcrops savanna areas in Central Brazil. *Flora*, 207(7): 541–550.
- Santos, T.R.R., Pinto, J.R.R., Lenza, E. et al. (2012a) The tree-shrub vegetation in rocky outcrop cerrado areas in Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 35(3): 281–294.
- Sarkar, Deepayan (2008) *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York.
- Schmidt, I.B., Fidelis, A., Miranda, H.S. et al. (2016) How do the wets burn? Fire behavior and intensity in wet grasslands in Brazilian savanna. *Braz. J. Bot.* 40(1): 167-175.
- Scholes RJ, Archer SR (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 517-544.
- SEPLAN. (2012) *Atlas do Tocantins: subsídios ao planejamento da gestão territorial*. 6. ed. Palmas: Secretaria do Planejamento e da Modernização da Gestão Pública (SEPLAN), 80 p.
- Siegel, S., Castellan-Júnior, N.T. (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. New York: McGraw-Hill.
- Signorell Andri et al. (2017). DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.21.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:20359–20364

- Silva, F.A.M., Assad, E.D., Evangelista, B.A. (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Eds.). Cerrado: ecologia e flora. Planaltina: Embrapa-CPAC, pp. 71–88.
- Silva, I.A., Batalha, M.A. (2010) Woody plant species co-occurrence in Brazilian savannas under different fire frequencies. *Acta Oecologia*, 36: 85-91.
- Silva, J.M.C., Bates, J.M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the south American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225 – 233.
- Silva, J.F., Farinas, M.R., Felfili, J.M. et al. (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography*, 33: 336–354.
- Silva, M.A.S., Griebeler, N.P., Borges, L.C. (2007) Uso de vinhaça e impactos nas propriedades do solo e lençol freático. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 11: 108 - 114.
- Silva, M.C.N., Rodal, M.J.N. (2009) Padrões de síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. *Acta. Bot. Bras.* 23(4): 1040-1047.
- Solórzano, A., Pinto, J.R.R., Felfili, J.M. et al. (2012) Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de Cerradão ao longo do bioma Cerrado. *Acta Botanica Brasilica*, 26(2): 328–341.
- Sparks, D.L., Huang, P.M. (1985) Physical chemistry of soil potassium. In: Munson, R.D. (Ed.). *Potassium in agriculture*. Madison: American Society of Agronomy, pp. 201-276.
- Spera, S.A., Galford, G.L., Coe, M.T., Macedo, M.N., Mustard, J.F. (2016), Land-use change affects water recycling in Brazil's last agricultural frontier. *Glob Change Biol*, 22: 3405–3413.
- Steege, H.T., Pitman, N.C.A., Sabatier, D. et al. (2013) Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342: 325-342.
- Stokes, C.J., Archer, S.R. (2010) Niche differentiation and neutral theory: an integrated perspective on shrub assemblages in a parkland savanna. *Ecology* 91: 1152–1162.
- Tabarelli M, Silva AV, Barbosa DCA (2003) Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 53: 197-210. doi: 10.1006/jare.2002.1038
- Tatagiba, M.M.A. (2010) Estudo da Dinâmica Espacial e Temporal dos Incêndios Florestais no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Universidade de Brasília - Faculdade de Tecnologia.
- TEAM, R.C.R. (2012) A language and environment for statistical computing ViennaR Foundation for Statistical Computing.
- Teixeira, M.I.J., Araújo, A.R.B., Valeri, S.V. et al. (2004) Florística e fitossociologia de área de cerrado sensu stricto no município de Patrocínio Paulista, Nordeste do Estado de São Paulo. *Bragantia*, 63(1): 1–11.
- Teixeira, A.M.C., Pinto, J.R.R., Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R. (2017) Angiosperm species of “Cerrado” sensu stricto in Terra Ronca State Park, Brazil: floristics, phytogeography and conservation. *Braz J Bot* 40(1): 225-234.
- Ter Braak, C.J.F. (1987) The Analysis of Vegetation-Environment Relationships by Canonical Correspondence Analysis. *Vegetatio*, 69(1): 69–77.
- Thompson, P.L., Rayfield, B., Gonzalez, A. (2017) Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, 40(1): 98-108.
- Torsten Hothorn [aut, cre], Frank Bretz [aut], Peter Westfall [aut], et al. 2016. Package ‘multcomp’: Simultaneous Inference in General Parametric Models

- Tóthmérész, B. (1995) Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*, 6(2): 283–290.
- Ucker, F.E, De-Campos, A.B., Hernani, L.C. (2016) Movimentação vertical do íon potássio em Neossolos Quartzarênicos sob cultivo com cana-de-açúcar. *Pesq. agropec. bras.* 51: 1548 - 1556.
- Uhlmann, A., Galvão, F., Silva, S.M. (1998) Análise da estrutura de duas unidades fitofisionômicas de savana (Cerrado) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 12(3): 231–247.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag. New York. 212p.
- Vasconcelos, S.F., de Araújo, F.S. & Lopes, A.V. (2010) Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. *Biodivers Conserv* 19: 2263-2289. doi: 10.1007/s10531-010-9841-x
- Vellend, M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85(2): 183-206.
- Villarroel, D. (2011) Aportes ao conhecimento da flora e diversidade do bioma Cerrado do Brasil e da Bolívia. Dissertação de Mestrado, Departamento de Botânica, Universidade de Brasília 152p.
- Villarroel, D., Munhoz, C.B., Proença, C.E.B. (2016) Campos y sabanas del Cerrado en Bolivia: delimitación, síntesis terminológica y sus características fisionómicas: cerrado grasslands and savanna in Bolivia: delimitation, terminology and physiognomies. *Kempffana* 12: 47-80.
- Walter, B.M.T, Carvalho, M.C., Ribeiro, J.F. (2008) O conceito de Savana e de seu componente Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (Eds.) *Cerrado: ecologia e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, 1: 19-45.
- Walter, B.M.T., Ribeiro, J.F. (2010) Diversidade fitofisionômica e o papel do fogo no bioma Cerrado. In: Miranda, H.S. (Org.), *Efeitos do regime de fogo sobre a estrutura de comunidades de Cerrado: Projeto Fogo*, Brasília: Ibama, pp. 59-76.
- Warming, E. (1973) Lagoa Santa. In: Warming, E., Ferri, M.G. (Eds) *Lagoa Santa: a vegetação de cerrados brasileiros*. São Paulo: EDUSP, Belo Horizonte: Itatiaia, pp. 1-284.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Paul, J. et al. (2005). *Conservation Biogeography: assessment and prospect*. *Diversity and Distributions*, 11: 3-23.
- Williams, K.J., Ford, A., Rosauer, D.F. et al. (2011). Forests of East Australia: The 35th Biodiversity Hotspot. In: Zachos, F.E., Habel, J.C. (Eds.) *Biodiversity hotspots – distribution and protection of conservation priority areas*. Springer, Berlin, pp. 295-310.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice-Hall, 4<sup>a</sup>ed, 663 p.
- Zuo, X., Zhao, H., Zhao, X. et al. (2008) Spatial pattern and heterogeneity of soil properties in sand dunes under grazing and restoration in Horqin Sandy Land, Northern China. *Soil & Tillage Research* 99: 202 - 212.

## ANEXO 1

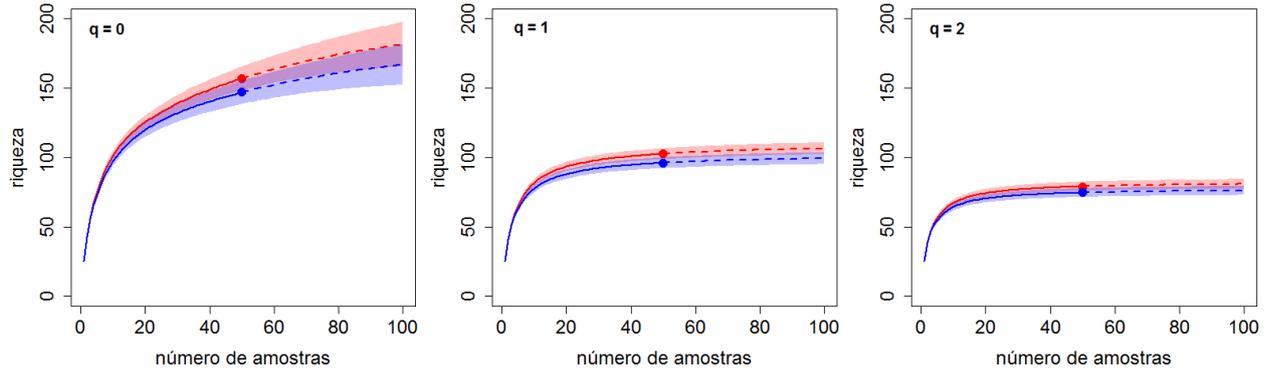


Figura 1 - Curvas de Rarefação avaliada (linha sólida) e extrapolação (linha tracejada), baseadas no tamanho da amostra com intervalo de 95% de confiança para os números de Hill ( $q = 0, 1, 2$ ) para a vegetação arbustivo-arbórea nos sítios de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre amostrados no Estado do Tocantins. Todas as amostras foram extrapoladas com base no valor 199 espécies. Os pontos sólidos indicam as amostras de referência.

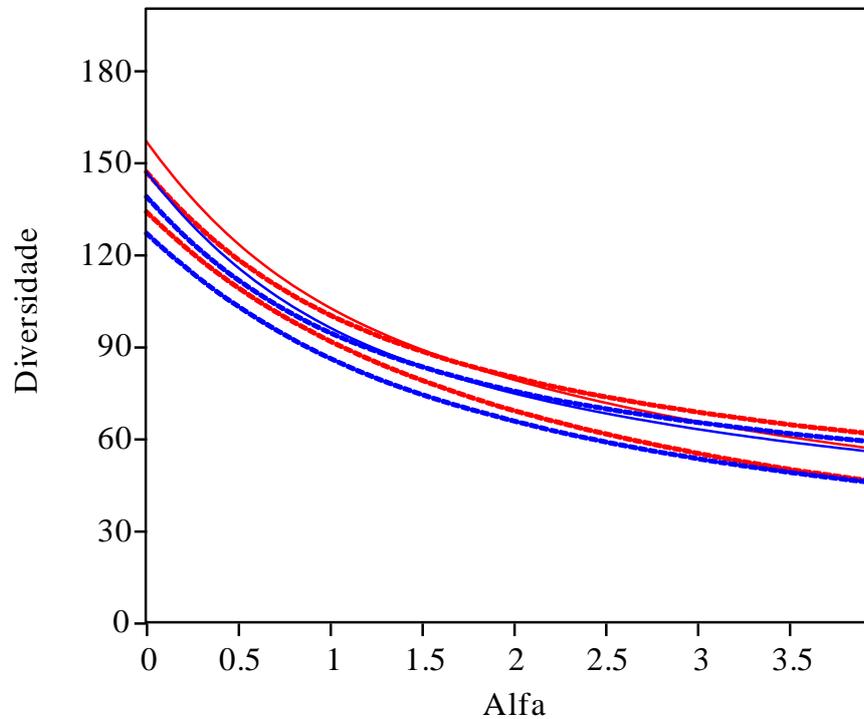


Figura 2: Perfis de diversidade (linha sólida) e extrapolação (linha tracejada) para as comunidades arbustivo-arbórea dos sítios de Cerrado Típico (azul) e Cerrado Rupestre (vermelho) amostrados no estado do Tocantins com 95% de intervalo de confiança.

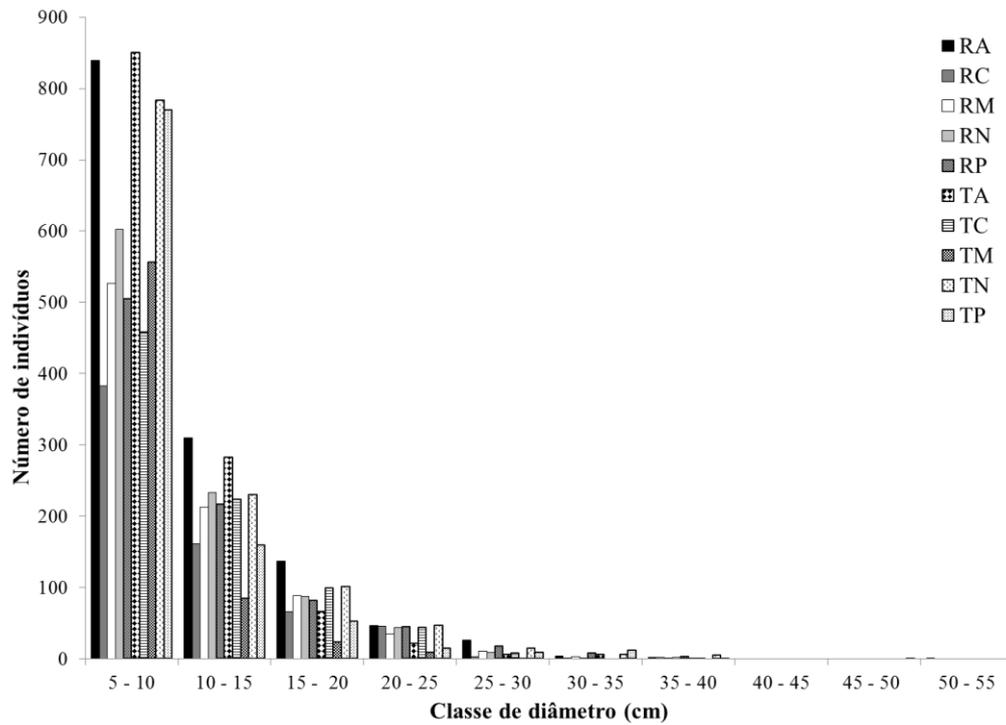


Figura 3: Distribuição dos indivíduos arbustivo-arbóreos ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) em classes de diâmetro por sítio de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) adjacentes nas cinco localidades (A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos) amostradas no Estado do Tocantins.

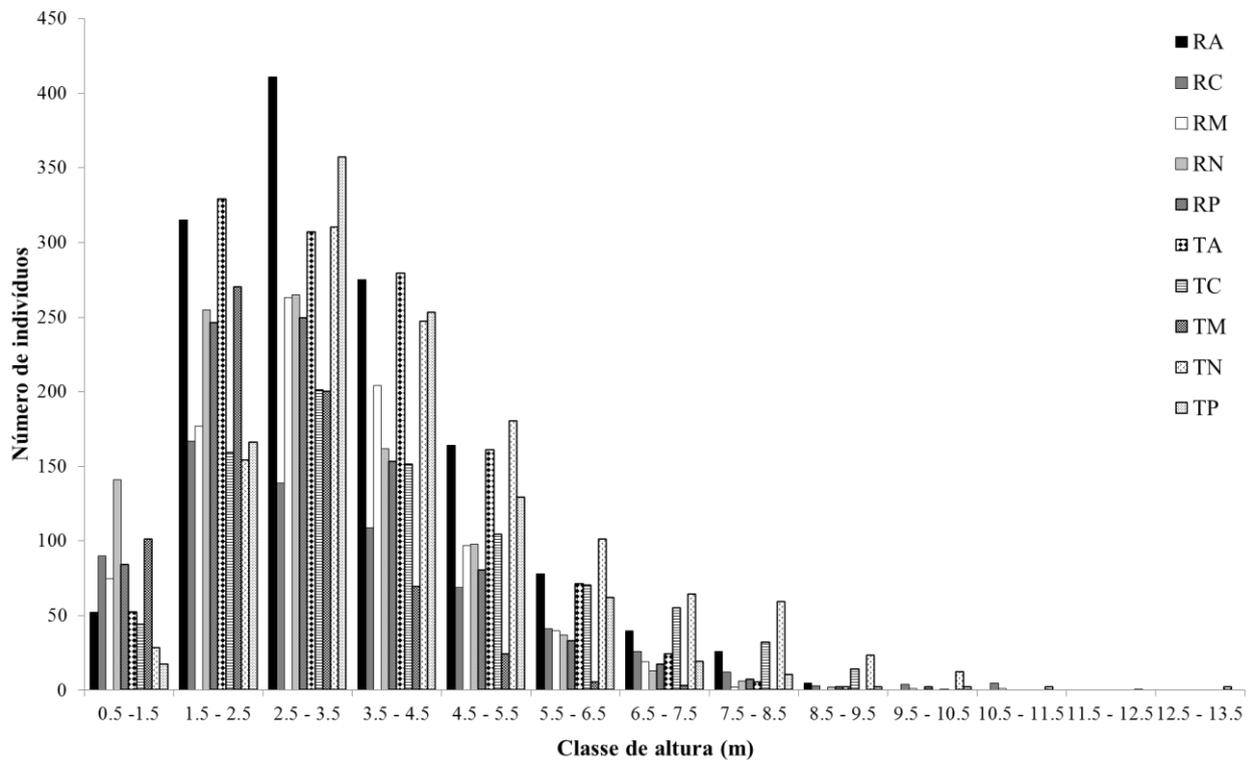


Figura 4: Distribuição dos indivíduos arbustivo-arbóreos ( $Db_{30cm} > 5cm$ ) em classes de altura por sítio de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades (A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos) amostradas no Estado do Tocantins.

Tabela 1 – Espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) ordenadas por família botânica e suas respectivas abundâncias amostradas nos 10 sítios adjacentes de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) em cinco localidades no Estado do Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos, Cód = Código de identificação da espécie, DF = Domínio Fitogeográfico (1 = Amazônia, 2 = Caatinga, 3 = Cerrado, 4 = Mata Atlântica, 5 = Pantanal, 6 = Pampa), DB = Distrito biogeográfico (Françoso 2014: C = Centro, CW = Centro-Oeste, N = Norte, NE = Nordeste, S = Sul, SE = Sudeste, SW = Sudoeste), SD = Síndrome de dispersão (Ane = anemocoria, Aut = Autocoria, Zoo = Zoocoria, (Fonte: Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 1983, Carvalho 2008, 2010, Haidar et al. 2013, Kuhlmann 2016), V = Voucher (HLL = espécime fértil, HLLe = espécime estéril).

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<b>Anacardiaceae</b>																
<i>Anacardium occidentale</i> L.	N	Anoc	Caju	1.3.4	Zoo		108	3		29	45	51	50	8	36	25
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	SW	Asfr	Gonçalo-Alves	2.3	Zoo		9			3						
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.		Tagu	Pau-pombo	1.2.3.4.5.6	Zoo		2			1						
<b>Annonaceae</b>																
<i>Annona coriacea</i> Mart.	SW	Anco	Araticum	3	Zoo	HLLe108	1			1		2				
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	SE	Ancr	Araticum	3.4	Zoo	HLL 16	4	5			2					1
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	S	Xyar	Pimenta-de-macaco	1.3	Zoo	HLL 19	15			8		1				
<b>Apocynaceae</b>																
<i>Aspidosperma</i> cf. <i>cylindrocarpon</i> Müll.Arg.		Aspy		1.2.3	Ane							116				
<i>Aspidosperma discolor</i> A.DC. (ra)	C	Asdi	Pau-pereiro	1.2.3.4	Ane											1
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.		Asma	Guatambú	3	Ane						26	2	1	3	6	4
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC. (ra)	N	Asmu	Pitiá	2.3	Ane	HLL112										1
<i>Aspidosperma nobile</i> Müll.Arg. (ra)	CW	Asno	Cabeça-de-arara	3	Ane						1					
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Müll.Arg.		Asme		1.3.4	Ane	HLLe109						2				
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	C	Asto		3	Ane		1			4		3				
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes		Hasp	Mangaba	1.2.3.4	Zoo	HLLe134	6		2	25	22	23		1		1
<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll.Arg.) Woodson	NE	Hiob	Pau-de-leite-do-cerrado	3	Ane	HLL 63		126	4	1		2	3	8	3	1
<b>Araliaceae</b>																
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	C	Scma		3.4	Zoo							4	9			
<i>Schefflera</i> cf. <i>vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	S	Scvi	Mandiocão	3.4	Zoo											3
<b>Arecaceae</b>																
<i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Mart.		Syco	Catole	1.3	Zoo					1		7	36			13
<i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc.		Syfl		2.3	Zoo			25		3		105				4
<b>Asteraceae</b>																
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker.	S	Piro	Coração-de-negro	3.4	Ane	HLLe58					4					5

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<i>Wunderlichia cruelsiana</i> Taub.		Wucr		2.3	Ane							3			9	
<b>Bignoniaceae</b>																
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos		Haoc		1.2.3.4	Ane			2	1		11	7	1	2	1	6
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose		Hase	Ipê-amarelo	1.2.3.4.5	Ane											3
<i>Tabebuia aurea</i> (Manso) Benth. & Hook.f. ex S.Moore		Taau	Carafba	1.2.3.4.5	Ane		35	4		1			1			
<b>Burseraceae</b>																
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand		Prhe	Breu	1.2.3.4	Zoo					1			2			
<b>Calophyllaceae</b>																
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.		Kico	Pau-santo	1.3	Ane		2	2	26		11	3	1	1	1	2
<i>Kielmeyera lathrophyton</i> Saddi	NE	Kila	Pau-santo	3	Ane	HLL 80		2	5		37		15	19	4	2
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	CW	Kiru	Pau-santo	3	Ane						35					2
<i>Kielmeyera speciosa</i> A.St.-Hil.	C	Kisp		3	Ane				8			3		2		
<b>Caryocaraceae</b>																
<i>Caryocar coriaceum</i> Wittm.	N	Caco	Pequi	2.3	Zoo	HLLe21				24	27					10
<i>Caryocar cuneatum</i> Wittm.	NE	Cacu	Pequi	1.3	Zoo	HLL 91	10	18				48	16	7		
<b>Celastraceae</b>																
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm. (ra)		Chco		1.3.4.5	Zoo	HLL 85							1			
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	C	Plpo	Paliteiro	3.4	Ane	HLLe32	1			2		2		6	44	
<i>Salacia crassifolia</i> (Mart. Ex Schult.) G.Don	C	Sacr	Bacupari-do-cerrado	3	Zoo	HLLe28		1		8	4				8	1
<b>Chrysobalanaceae</b>																
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook.f.	S	Cogr	Oiti-do-cerrado	3.4	Zoo	HLLe73			15	1		68			51	
<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	N	Hici	Pau-pombo-seco	2.3	Zoo	HLLe55		1	40		24		25	107		4
<b>Combretaceae</b>																
<i>Terminalia argentea</i> Mart. (ra)	SW	Tear	Garroteiro	3.4	Ane	HLLe101				1						
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	N	Tefa	Orelha-de-cachorro	2.3	Ane	HLL 23	1							8	6	
<i>Terminalia</i> sp 1		Tes1			Ane										3	
<b>Connaraceae</b>																
<i>Connarus suberosus</i> Planch.		Cosu	Pau-de-brinco	3.5	Zoo			7	31	8	12	2	5	12	7	23
<i>Rourea induta</i> Planch.	CW	Roin	Pau-brinco	3	Zoo	HLL 88			22	9	7	3	4	15	8	41
<b>Dilleniaceae</b>																
<i>Curatella americana</i> L.	CW	Cuam	Sambaíba	3	Zoo	HLL 69	185	2		81			25			
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.		Daell	Lixeirinha	3	Zoo	HLLe111				27						
<i>Davilla grandiflora</i> A.St.-Hil.		Dag1		3	Zoo			1	2	2	14	10				66
<i>Davilla grandifolia</i> Moric. ex Eichler		Dag2		4	Zoo	HLL 55	107									

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<b>Ebenaceae</b>																
<i>Diospyros coccolobifolia</i> Mart. Ex. Miq.	CW	Dico	Olho-de-boi-do-cerrado	3.4	Zoo						3					2
<i>Diospyros hispida</i> A.DC. (ra)		Dihi	Olho-de-boi-da-mata	1.2.3.4	Zoo	HLLe128	1	54		46	3		1	3	1	15
<b>Erythroxyliaceae</b>																
<i>Erythroxylum daphnites</i> Mart. (ra)	SE	Erda		3	Zoo	HLL 13										1
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	C	Erde	Pimenta-de-galinha	3.4	Zoo	HLLe14	13	9		4		27	1	1		1
<i>Erythroxylum pruinatum</i> O.E.Schulz (ra)		Erpr		1.3	Zoo	HLLe76					1					
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil.		Ersu	Pimenta-de-galinha-do-cerrado	1.3	Zoo	HLLe87	19			1	8	7	14	15	19	13
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	C	Erto	Pimenta-de-galinha	3.4	Zoo					15		1			1	
<b>Euphorbiaceae</b>																
<i>Manihot caerulescens</i> Pohl		Maca		1.2.3.4	Zoo	HLL 79			1		3					
<i>Maprounea</i> sp		Masp			Zoo	HLLe131				5				7		
<b>Fabaceae</b>																
<i>Andira cujabensis</i> Benth.	CW	Ancu	Angelim	3	Zoo	HLL 52					13					3
<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	NE	Anve	Mata-barata	3	Zoo	HLLe9	16	24	1	3	25		1		7	7
<i>Bauhinia</i> sp		Basp			Aut	HLLe115	3									
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth		Bovi	Sucupira-preta	1.2.3.4.5	Ane	HLLe11				9	28		8	11	9	5
<i>Cenostigma macrophyllum</i> Tul.		Cema		1.2.3	Aut	HLL 101			6					3		
<i>Cenostigma cf. tocaninum</i> Ducke		Ceto	Pau-preto	3	Aut						4					
<i>Chamaecrista orbiculata</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby		Chor	Folha-de-moeda	2.3	Aut							2			3	
<i>Copaifera coriacea</i> Mart.	N	Coco		2.3	Zoo	HLLe102					10					1
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	S	Cola	Copaíba	3.4	Zoo	HLL 97				1		5	1		8	
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	S	Dami		3.4	Ane				5		19					
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul.	N	Diga	Faveiro	2.3	Zoo	HLL 81		2		8	43		2			13
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.		Dimo	Faveiro	1.3	Zoo				14			1		5		1
<i>Dipteryx alata</i> Vogel (ra)	SW	Dial	Barú	3	Zoo											1
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong (ra)		Enco		2.3.4	Zoo							1				
<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr.		Engu	Tamboril-do-cerrado	1.3	Zoo	HLLe63				1	1	2				
<i>Hymenaea courbaril</i> L (ra)		Hyco	Jatobá-da-mata	1.2.3.4.5	Zoo											1
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne		Hyst	Jatobá-do-cerrado	1.2.3.5	Zoo	HLLe24		13	8	9		40	2	4	2	16

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel		Leda		1.3	Ane	HLLe92	8		17			4	16			
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	S	Maac	Jacarandá	3.4	Ane	HLLe88				5			2	1		
<i>Machaerium opacum</i> Vogel	SE	Maop	Jacarandá-cascudo	3	Ane		2			6		7			1	
<i>Martiodendron mediterraneum</i> (Mart. ex. Benth.) R.C.Koeppen	N	Mame		1.3	Ane	HLL 53					5					
<i>Mimosa clausenii</i> Benth	C	Micl		3	Aut	HLL 70	5								1	
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	N	Papl	Fava-de-bolota	2.3	Aut				1					1		
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	N	Plre	Vinhático	3	Ane	HLLe6		29		6	25		3	9		3
<i>Pterodon emarginatus</i> Vogel	NE	Ptem	Sucupira-amarela	3	Ane			1			5		8			
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	C	Ptpu	Sucupira-branca	3.4	Ane	HLLe90			12	8		19	2	5	1	
<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H.S.Irwin & Barneby		Seca		1.2.3.4	Zoo	HLL 66			2			45				
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	SE	Stad	Barbatimão	3.4	Zoo			1			1	2				
<i>Stryphnodendron coriaceum</i> Benth.	N	Stco	Barbatimão	3	Zoo				1					1		
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart. (ra)	S	Stpo		3.4	Zoo	HLL 105					2					1
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	NE	Stro	Barbatimão	2.3	Zoo			1								
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	SW	Tcau	Tatarema	3	Ane	HLLe81				27	4	5			32	14
<i>Tachigali subvelutina</i> (Benth.) Oliveira-Filho	NE	Tcsu	Carvoeiro	3	Ane	HLLe127	5	40	5			142	9	107		
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima		Tevu	Carvoeiro	1.2.3	Ane	HLL 18		3		72	26	1				
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	CW	Vama	Amargoso	3	Ane	HLLe61	2		1	7	33	9	9	3	2	1
<b>Icacinaceae</b>																
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers.	NE	Emni	Casco-de-anta	3	Zoo	HLL 20	2	1		1	24		8	2	1	2
<b>Lamiaceae</b>																
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell. (ra)	S	Aelh		3.4	Zoo			1								
<i>Vitex polygama</i> Cham		Vipo	Tarumã	1.2.3.4	Zoo	HLL 84							1			1
<b>Lauraceae</b>																
Lauraceae 1		Lau1				HLL 111								16		
Lauraceae 2		Lau2				HLL 100			13					5		
<i>Ocotea spixiana</i> (Nees) Mez	C	Ocsp	Canelão	3.4	Zoo	HLLe47					2					
<b>Lecythydaceae</b>																
<i>Eschweilera nana</i> (O.Berg) Miers	NE	Esna		3	Ane	HLLe150		29	4					2		
<b>Loganiaceae</b>																
<i>Antonia ovata</i> Pohl		Anov		1.3.4	Ane	HLLe139								2		
<i>Strychnos pseudoquina</i> A. St.-Hil.		Stps	Falsa-quina	2.3.4.5	Zoo					4						4

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<b>Lythraceae</b>																
<i>Lafoensia pacari</i> St. Hil.	C	Lapa	Pacari	3.4	Ane		46	1	7	9	1	3		1	5	1
<b>Malpighiaceae</b>																
<i>Banisteriopsis latifolia</i> (A. Juss.) B. Gates		Bala		3	Ane	HLLe34	1		4			21			18	
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.		Byco	Murici-rosa	1.3.4	Zoo	HLL 89	49			83	39	19	1	11	28	2
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth. (ra)		Bycr	Murici-de-galinha	1.2.3.4.5	Zoo						1					
<i>Byrsonima guillemianiana</i> A.Juss.		Bygu		3	Zoo	HLL 61						58				
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.		Byla		3.4.5	Zoo										2	
<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	NE	Bypa	Murici-ferrugem	3	Zoo	HLL 68	111	35		39	7		6		35	75
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.		Byve	Muricizão	3	Zoo	HLLe93				1	2					
<i>Byrsonima</i> sp 1		Bys1			Zoo	HLL 104		18					49	7		
<i>Byrsonima</i> sp 2		Bys2			Zoo	HLL 78							38	39		
<i>Byrsonima</i> sp 3	SE	Bys3			Zoo	HLL 90							2			
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A. Juss.	C	Heby	Murici-macho	3.4	Ane	HLLe23	11	1	6	19	2		8		7	26
Malpighiaceae (ra)		Malp				HLLe130		3								
<b>Malvaceae</b>																
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	S	Ergr	Algodãozinho	3.4	Ane	HLL 21			37	1	4			26	26	8
<i>Eriotheca pubescens</i> (Mart. & Zucc.) Schott & Endl.	C	Erpu	Paineira-do- cerrado	3	Ane	HLLe86			1	2		9		2		
<i>Luehea paniculata</i> Mart. & Zucc. (ra) Malvaceae		Lupa Mal1		1.2.3.4.5	Ane	HLLe117 HLL 103	1				2					
<i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart. & Zucc.) A.Robyns	CW	Pslo	Imbiruçu	3	Ane						4					
<i>Pseudobombax minimum</i> Carv.-Sorb. & L. P. Queiroz		Psmi		3	Ane	HLLe113	21									
<b>Marcgraviaceae</b>																
<i>Schwartzia adamantium</i> (Cambess.) Bedell ex Gir.-Cañas	C	Scad		3	Zoo	HLL 74	1					5		8	33	
<b>Melastomataceae</b>																
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	S	Mial	Remela-de-galinha	3.4	Zoo	HLLe15				2	2	32				9
<i>Miconia burchellii</i> Triana	C	Mibu		3	Zoo	HLL 59						15				
<i>Miconia ferruginata</i> A.DC.	C	Mife	Pixirica	3	Zoo	HLLe25	5			3		67	2		8	13
<i>Miconia leucocarpa</i> DC.	C	Mile		3	Zoo									28		1
<i>Mouriri pusa</i> Gardner	NE	Mopu	Puça-preto	2.3	Zoo	HLL 96		17	51		31		7	14		1
<i>Tibouchina papyrus</i> (Pohl) Toledo	C	Tipa	Pau-papel	3	Ane	HLL 17									37	
<b>Moraceae</b>																
<i>Brosimum gaudchaudii</i> Trécul	CW	Brga		3	Zoo						4					

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<i>Ficus cf. americana</i> (Desv.) C. C. Berg		Fiam		3	Zoo	HLLe103		21								
<b>Myrtaceae</b>																
<i>Eugenia aurata</i> O. Berg	S	Euau	Grudento-folha-fina	3.4	Zoo	HLL 24									5	
<i>Eugenia blanchetiana</i> O. Berg		Eubl		2	Zoo	HLLe153								6		
<i>Eugenia dysenterica</i> Mart. ex DC.	SE	Eudy	Cagaita	3	Zoo	HLLe96				6						
<i>Eugenia gemmiflora</i> O. Berg		Euge		2.3	Zoo	HLLe77				3						
<i>Eugenia stictopetala</i> Mart. ex DC. (ra)		Eust		1.2.3.4	Zoo	HLL 94								1		
<i>Eugenia</i> sp		Eusp			Zoo	HLLe116	3	1								
<i>Myrcia bella</i> Cambess.	S	Mybe		3.4	Zoo		29					7				
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.		Mygu		1.2.3.4	Zoo	HLL 65						1				
<i>Myrcia laricina</i> (O. Berg) Burret ex Luetzelb.		Myla		3	Zoo	HLLe144								5		
<i>Myrcia lasiantha</i> DC.		Myls		3.4	Zoo	HLLe112	8									
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.		Mymu	Araçarana	1.2.3.4	Zoo	HLLe16										21
<i>Myrcia ochroides</i> O. Berg		Myoc		2.3	Zoo	HLLe137								2		
<i>Myrcia rubella</i> Cambess.		Myru			Zoo	HLLe79				3			9			
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.		Mysp		1.2.3.4.5	Zoo	HLLe152				9	11 3		20	4	9	6
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.		Myto		1.2.3.4	Zoo					12						
<i>Myrcia tortuosa</i> (O. Berg) Mattos		Mytt			Zoo	HLLe80	9	5		5		9				
<i>Psidium hians</i> Mart. ex. DC. (ra)		Pshi	Araça	1.3	Zoo	HLLe114	1									
<i>Psidium myrsinites</i> DC.	N	Psms		3	Zoo	HLL 82	4	28		20		2	17		10	86
<i>Psidium myrtoides</i> O. Berg	NE	Psmt	Araça-do-cerrado	3.4	Zoo							74				
<i>Psidium pohlianum</i> O. Berg	C	Pspo		2.3	Zoo										32	
<b>Nyctaginaceae</b>																
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. Ex. Schmidt) Lundell	C	Gugr	Capa-rosa	3.4	Zoo	HLLe43	1				28	18		6	3	
<i>Neea theifera</i> Oerst.	SE	Neth		3.4	Zoo									17		1
<b>Ochnaceae</b>																
<i>Ouratea castaneifolia</i> (A. DC.) Engl. (ra)	SE	Ouca	Vassoura-de-bruxa	3.4	Zoo											1
<i>Ouratea glaucescens</i> (A. St.-Hil.) Engl.		Ougl		3	Zoo	HLL 60						9				
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill.	C	Ouhe	Vassoura-de-bruxa	3	Zoo	HLL 87		16		39	43	16	16	18	4	26
<i>Ouratea oleifolia</i> (A. St.-Hil.) Engl.		Ouol		3	Zoo	HLLe149								8		
<i>Ouratea ovalis</i> (Pohl) Engl. (ra)		Ouov		3	Zoo	HLLe5										1
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	S	Ousp	Vassoura-de-bruxa	3.4	Zoo	HLLe38						11				3

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<b>Olacaceae</b>																
<i>Heisteria ovata</i> Benth	NE	Heov		1.3	Zoo	HLLe3					7					2
<i>Heisteria citrifolia</i> Engl.		Heci			Zoo								2			
<b>Opiliaceae</b>																
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	N	Agbr	Pau-marfim	3	Zoo		3				3	3			1	6
<b>Primulaceae</b>																
Primulaceae		Prim														1
<b>Proteaceae</b>																
<i>Roupala montana</i> Aubl.		Romo	Carne-de-vaca	1.2.3.4	Ane						2		1	2		2
<b>Rubiaceae</b>																
<i>Alibertia edullis</i> (Rich.) A.Rich.	CW	Aled		1.3	Zoo		13									
<i>Chomelia ribesoides</i> Benth. ex A. Gray	C	Chri		3	Zoo	HLL 67						2	1		4	25
<i>Cordia elliptica</i> (Cham.) Kuntze	NE	Coel		3.4	Zoo	HLLe2						2			22	
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.		Cohy		1.2.3.4	Zoo	HLLe74				2						8
<i>Ferdinandusa elliptica</i> Pohl	CW	Feel	Brindo-d'água	3	Ane	HLL 14				29		2		13	8	5
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	C	Pari	Bate-caixa	3.4	Zoo					2		6		7		4
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth. (ra)	SE	Ruvi	Congonha	3	Zoo	HLLe119	1									
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltld.) K.Schum.		Tofo	Jenipapo-de-cavalo	3.4	Zoo	HLL 110	9	9		3	1	22				13
<b>Salicaceae</b>																
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.		Casy	Folha-de-carne	1.2.3.4.5.6	Zoo		4	3			7					9
<b>Sapindaceae</b>																
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.		Cuve		1.3.4	Zoo					2						
<i>Magonia pubescens</i> A. St.-Hil.	SW	Mapu	Tingui	3	Ane	HLLe78	1				5	3				
<b>Sapotaceae</b>																
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	SW	Chma		3.4	Zoo	HLL 71							3			
<i>Manilkara triflora</i> (Allemão) Monach.		Matr	Maçaranduba	1.2.3.4	Zoo	HLLe105								2		
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.		Pora	Curriola	1.2.3.4	Zoo	HLLe59		121	61	20	29	1	8	28	8	
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	S	Poto	Grão-de-galo	1.3.4	Zoo	HLL 102			6		2			9		
Sapotaceae 1 (ra)		Sapo														1
<b>Simaroubaceae</b>																
<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil.	N	Sive	Mata-cachorro	3	Zoo	HLLe146	5				3		1	1		4
<b>Siparunaceae</b>																
<i>Siparuna brasiliensis</i> (Spreng.) A.DC.		Sibr	Negra-mina	3.4	Zoo											

Continua ...

Nome específico	DB	Cód	Nome vernacular	DF	SD	Voucher	TA	TC	TM	TN	TP	RA	RC	RM	RN	RP
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl. (ra)	S	Sigu	Negra-mina	1.3.4	Zoo								1			
<b>Solanaceae</b>																
<i>Solanum lycocarpum</i> A.St.-Hil. (ra)		Soly	Lobeira	3.4	Zoo					1						
<b>Styracaceae</b>																
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	C	Stfe	Laranjinha	3.4	Zoo	HLLe40					1				2	
<b>Symplocaceae</b>																
<i>Symplocos</i> sp. 1 (ra)		Sys1			Zoo					1						
<b>Urticaceae</b>																
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul (ra)		Cepa		1.2.3.4.5	Zoo							1				
<i>Cecropia</i> sp. 1 (ra)		Ces1			Zoo											1
<i>Cecropia</i> sp.2 (ra)		Ceho			Zoo	HLL113										1
<b>Velloziaceae</b>																
<i>Vellozia squamata</i> Pohl		Vesq		3	Aut	HLL 15			92	16		1		22	201	3
<b>Vochysiaceae</b>																
<i>Callisthene fasciculata</i> Mart. & Zucc.		Cama	Jacaré	2.3.4.5	Ane					88						
<i>Callisthene minor</i> Mart.		Cami		2.3.4	Ane	HLL 50					11				22	18
<i>Callisthene molissima</i> Warm.	CW	Camo		3	Ane	HLLe35	112					94				
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.		Qugr	Pau-terra-folha-larga	1.2.3.4	Ane		6	10	1	143	7		9			16
<i>Qualea parviflora</i> Mart.		Qupa	Pau-terra-folha-miúda	1.2.3.4	Ane	HLLe49	157	55	52	91	37	138	26	81	102	94
<i>Qualea multiflora</i> Mart.		Qumu		1.2.3.4	Ane	HLLe132					1					
<i>Salvertia convallariodora</i> A. St.-Hil.	N	Saco	Folha-larga	3	Ane	HLL 75	20	2	1	22	8	3	64	3		28
<i>Vochysia cinamomea</i> Pohl	S	Voci	Canjerana-branca	3	Ane	HLLe48					66					
<i>Vochysia elliptica</i> (Spreng.) Mart.	C	Voel	Pau-doce	3	Ane	HLL 73	30			9		35				
<i>Vochysia gardneri</i> Warm.	NE	Voga	Pau-qualada	3	Ane	HLL 77	1	56					1		75	23
<i>Vochysia haenkeana</i> Mart. (ra)	CW	Voha	Pau-mulato	1.3	Ane		1									
<i>Vochysia rufa</i> (Spreng.) Mart.	CW	Voru	Bananeira-doce	3	Ane	HLLe30			112	2				78		3
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl	C	Voth	Gomeira	3.4	Ane	HLLe83				3						
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	S	Votu	Pau-de-tucano	3.4	Ane								2			

Tabela 2 – Parâmetros estruturais das espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) registradas nos sítios de Cerrado Rupestre (R) nas cinco localidades amostradas no Estado de Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos, DA = Densidade Absoluta ( $ind.ha^{-1}$ ), F = Frequência Absoluta (número de parcelas: 20 x 50 m), DoA = Dominância Absoluta em área basal ( $m^2.ha^{-1}$ ) e IVI = Índice de Valor de Importância (%). As espécies estão dispostas em ordem alfabética.

Nome específico	RA				RC				RM				RN				RP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Agonandra brasiliensis</i>	3	1	0,0104	0,63									1	1	0,0056	0,61	6	3	0,0281	2,10
<i>Anacardium occidentale</i>	51	10	0,4428	10,23	50	10	1,0984	26,75	8	5	0,1251	4,11	36	8	0,5770	13,28	25	9	0,6788	13,07
<i>Andira cujabensis</i>																	3	2	0,0917	2,02
<i>Andira vermifuga</i>					1	1	0,0020	0,65					7	5	0,1892	4,94	7	2	0,0486	2,05
<i>Annona coriacea</i>	2	1	0,0081	0,54																
<i>Annona crassiflora</i>																	1	1	0,0326	0,82
<i>Antonia ovata</i>									2	1	0,0085	0,69								
<i>Aspidosperma cf. cylindrocarpon</i>	116	10	1,2364	20,59																
<i>Aspidosperma discolor</i>																	1	1	0,0250	0,74
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	2	2	0,0189	0,95	1	1	0,0097	0,75	3	3	0,0397	1,87	6	3	0,0398	2,38	4	3	0,0774	2,37
<i>Aspidosperma multiflorum</i>																	1	1	0,0127	0,62
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	2	1	0,0331	0,72																
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	3	2	0,0181	1,02																
<i>Banisteriopsis latifolia</i>	21	9	0,1458	5,60									18	6	0,1330	5,93				
<i>Bowdichia virgilioides</i>					8	5	0,0776	4,59	11	7	0,3164	7,27	9	6	0,1931	5,64	5	3	0,0756	2,47
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	19	7	0,0767	4,29	1	1	0,0062	0,71	11	6	0,0801	4,32	28	7	0,1764	7,86	2	2	0,0308	1,29
<i>Byrsonima guilleminiana</i>	58	10	0,4142	10,54																
<i>Byrsonima laxiflora</i>													2	1	0,0074	0,73				
<i>Byrsonima pachyphylla</i>					6	4	0,0386	3,30					35	5	0,1778	7,68	75	10	0,7706	20,09
<i>Byrsonima sp 1</i>					49	9	0,3111	15,76	7	5	0,0393	3,06								
<i>Byrsonima sp 2</i>					38	10	0,3560	15,15	39	6	0,1975	8,79								
<i>Byrsonima sp 3</i>					2	1	0,0104	0,91												
<i>Callisthene minor</i>													22	2	0,2534	5,78	18	6	0,4459	8,80
<i>Callisthene molissima</i>	94	9	1,3886	19,72																
<i>Caryocar coriaceum</i>																	10	3	0,5797	8,08
<i>Caryocar cuneatum</i>	48	9	1,0993	14,31	16	3	0,3546	8,51	7	3	0,2190	4,28								
<i>Casearia sylvestris</i>																	9	5	0,0361	3,29
<i>Cecropia pachystachya</i>	1	1	0,0032	0,43																
<i>Cecropia sp 1</i>																	1	1	0,0039	0,53
<i>Cecropia sp 2</i>																	1	1	0,0101	0,59
<i>Cenostigma macrophyllum</i>									3	2	0,0479	1,60								
<i>Chamaecrista orbiculata</i>	2	2	0,0068	0,87									3	1	0,0099	0,86				
<i>Cheiloclinium cognatum</i>					1	1	0,0424	1,18												

Continua ...

Nome específico	RA				RC				RM				RN				RP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Chomelia ribesoides</i> Benth.	2	1	0,0062	0,53	1	1	0,0042	0,68					4	3	0,0181	1,95	25	8	0,2086	7,98
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	3	1	0,0260	0,74																
<i>Connarus suberosus</i>	2	2	0,0193	0,96	5	3	0,1509	4,16	12	5	0,0487	3,73	7	6	0,0332	3,77	23	7	0,1083	6,37
<i>Copaifera coriacea</i>																	1	1	0,0316	0,81
<i>Copaifera langsdorffii</i>	5	3	0,1890	2,71	1	1	0,0054	0,69					8	4	0,1805	4,50				
<i>Cordia elliptica</i>	2	2	0,0229	0,98									22	7	0,1146	6,60				
<i>Couepia grandiflora</i>	68	6	0,6253	11,41									51	9	0,7492	17,05				
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>																	8	3	0,0385	2,44
<i>Curatella americana</i>					25	8	0,3774	12,53												
<i>Davilla elliptica</i>	10	4	0,0246	2,25													66	8	0,3750	14,34
<i>Dimorphandra gardneriana</i>					2	2	0,0114	1,40									13	6	0,1023	4,79
<i>Dimorphandra mollis</i>	1	1	0,0121	0,50					5	5	0,0494	2,94					1	1	0,0030	0,52
<i>Diospyros coccolobifolia</i>																	2	2	0,0166	1,15
<i>Diospyros hispida</i>					1	1	0,0020	0,65	3	3	0,0129	1,58	1	1	0,0026	0,58	15	5	0,1033	4,65
<i>Dipteryx alata</i>																	1	1	0,0097	0,59
<i>Emmotum nitens</i>					8	3	0,2353	5,72	2	2	0,0447	1,45	1	1	0,0595	1,17	2	1	0,0269	0,88
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	1	0,0277	0,61																
<i>Enterolobium gummiferum</i>	2	2	0,0276	1,01																
<i>Eriotheca gracilipes</i>									26	10	0,2678	9,54	26	7	0,2133	8,03	8	5	0,1772	4,58
<i>Eriotheca pubescens</i>	9	6	0,1371	3,65					2	2	0,0455	1,46								
<i>Erythroxyllum daphnites</i>																	1	1	0,0065	0,56
<i>Erythroxyllum deciduum</i>	27	7	0,0833	4,92	1	1	0,0054	0,69	1	1	0,0027	0,51					1	1	0,0021	0,51
<i>Erythroxyllum suberosum</i>	7	5	0,0180	2,32	14	6	0,0420	5,50	15	5	0,0724	4,33	19	8	0,0613	6,20	13	6	0,0465	4,23
<i>Erythroxyllum tortuosum</i>	1	1	0,0022	0,43									1	1	0,0023	0,58				
<i>Eschweilera nana</i>									2	1	0,0528	1,17								
<i>Eugenia aurata</i>													5	2	0,0232	1,66				
<i>Eugenia blanchetiana</i>									6	4	0,0721	2,93								
<i>Eugenia stictopetala</i>									1	1	0,0165	0,66								
<i>Ferdinandusa elliptica</i>	2	2	0,0043	0,85					13	4	0,2314	5,47	8	2	0,0499	2,24	5	2	0,1256	2,59
<i>Guapira graciliflora</i>	18	5	0,0700	3,50					6	4	0,1487	3,77	3	3	0,0244	1,92				
<i>Hancornia speciosa</i>	23	6	0,1311	4,63					1	1	0,0056	0,54					1	1	0,0206	0,70
<i>Handroanthus ochraceus</i>	7	4	0,0334	2,10	1	1	0,0035	0,67	2	1	0,0286	0,91	1	1	0,0072	0,63	6	4	0,0724	2,93
<i>Handroanthus serratifolius</i>																	3	3	0,0390	1,87
<i>Heisteria ovata</i>																	2	1	0,0100	0,71
<i>Heisteria citrifolia</i>					2	1	0,0219	1,06												
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>					8	5	0,0747	4,55					7	5	0,0456	3,45	26	6	0,1431	6,68
<i>Himatanthus obovatus</i>	2	2	0,0043	0,85	3	2	0,0287	1,78	8	6	0,0915	4,11	3	3	0,0162	1,83	1	1	0,0058	0,55

Continua ...

Nome específico	RA				RC				RM				RN				RP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Hirtella ciliata</i>					25	8	0,2400	10,72	107	10	1,2524	29,50					4	2	0,0346	1,56
<i>Hymenaea courbaril</i>																	1	1	0,0046	0,54
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	40	9	0,3249	8,25	2	2	0,0349	1,71	4	2	0,0391	1,61	2	2	0,0238	1,36	16	6	0,1774	5,88
<i>Kielmeyera coriacea</i>	3	2	0,0089	0,96	1	1	0,0023	0,65	1	1	0,0023	0,51	1	1	0,0026	0,58	2	2	0,0096	1,08
<i>Kielmeyera lathrophyton</i>					15	6	0,0959	6,36	19	9	0,0921	6,46	4	2	0,0302	1,63	2	1	0,0093	0,70
<i>Kielmeyera rubriflora</i>																	2	2	0,0064	1,05
<i>Kielmeyera speciosa</i>	3	3	0,0076	1,28					2	2	0,0115	1,09								
<i>Lafoensia pacari</i>	3	2	0,0136	0,99					1	1	0,0115	0,61	5	1	0,0592	1,58	1	1	0,0115	0,61
Lauraceae 1									16	9	0,0379	5,53								
Lauraceae 2									5	5	0,0277	2,70								
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	4	3	0,0264	1,49	16	6	0,0676	6,14												
<i>Machaerium acutifolium</i>					2	2	0,0180	1,48	1	1	0,0966	1,53								
<i>Machaerium opacum</i>	7	4	0,0422	2,16									1	1	0,0024	0,58				
<i>Manilkara triflora</i>									2	2	0,1578	2,68								
<i>Maprounea</i> sp									7	5	0,0555	3,23								
<i>Miconia albicans</i>	32	8	0,2077	6,50													9	4	0,0397	2,94
<i>Miconia burchellii</i>	15	7	0,1291	4,37																
<i>Miconia ferruginata</i>	67	9	0,3697	10,55	2	1	0,0067	0,86					8	2	0,0675	2,42	13	5	0,0929	4,31
<i>Miconia leucocarpa</i>									28	8	0,0113	6,24					1	1	0,0020	0,51
<i>Mimosa clausenii</i>													1	1	0,0033	0,59				
<i>Mouriri pusa</i>					7	2	0,0945	3,25	14	7	0,0173	4,35					1	1	0,0183	0,68
<i>Myrcia bella</i>	7	3	0,0227	1,68																
<i>Myrcia guianensis</i>	1	1	0,0103	0,48																
<i>Myrcia laricina</i>									5	3	0,1029	2,79								
<i>Myrcia multiflora</i>																	21	4	0,2477	6,40
<i>Myrcia ochroides</i>									2	2	0,0970	2,02								
<i>Myrcia rubella</i>					9	4	0,0553	3,98												
<i>Myrcia splendens</i>					20	7	0,5334	13,35	4	2	0,0498	1,73	9	5	0,0532	3,73	6	3	0,1247	3,07
<i>Myrcia tortuosa</i>	9	3	0,0487	2,01																
<i>Neea theifera</i>									17	7	0,0235	4,75					1	1	0,0035	0,53
<i>Ouratea castaneifolia</i>																	1	1	0,0064	0,56
<i>Ouratea glaucescens</i>	9	5	0,1092	3,11																
<i>Ouratea hexasperma</i>	16	6	0,0797	3,75	16	7	0,1741	8,02	18	8	0,0522	5,55	4	2	0,0163	1,48	26	9	0,2204	8,59
<i>Ouratea oleifolia</i>									8	4	0,0703	3,14								
<i>Ouratea ovalis</i>																	1	1	0,0026	0,52
<i>Ouratea spectabilis</i>	11	5	0,0898	3,12													3	3	0,0142	1,62
<i>Palicourea rigida</i>	6	4	0,0221	1,94					7	5	0,0191	2,84					4	2	0,0215	1,43

Continua ...

Nome específico	RA				RC				RM				RN				RP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI												
<i>Parkia platycephala</i>									1	1	0,3439	4,23								
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>																	5	2	0,0325	1,66
<i>Plathymenia reticulata</i>					3	2	0,0271	1,75	9	4	0,2318	5,02					3	2	0,0751	1,85
<i>Plenckia populnea</i>	2	1	0,0249	0,66					6	3	0,0432	2,25	44	9	0,4088	12,81				
<i>Pouteria ramiflora</i>	1	1	0,0033	0,43	8	1	0,0891	2,86	28	10	1,5075	23,29	8	2	0,1230	3,00				
<i>Pouteria torta</i>									9	6	0,0043	3,27								
Primulaceae																	1	1	0,0046	0,54
<i>Protium heptaphyllum</i>					2	1	0,0209	1,05												
<i>Psidium myrsinites</i>	2	1	0,0046	0,52	17	7	0,0888	7,04					10	4	0,0501	3,35	86	10	0,8132	21,78
<i>Psidium myrtooides</i>	74	9	0,3629	11,01																
<i>Psidium pohlianum</i>													32	8	0,1368	8,31				
<i>Pterodon emarginatus</i>					8	7	0,1199	6,09												
<i>Pterodon pubescens</i>	19	8	0,3233	6,37	2	1	0,0616	1,59	5	2	0,0353	1,69	1	1	0,0424	0,99				
<i>Qualea grandiflora</i>					9	5	0,0455	4,32									16	4	0,2247	5,60
<i>Qualea parviflora</i>	138	10	1,8951	26,85	26	8	0,4024	13,01	81	10	0,0727	13,67	102	10	1,5990	31,52	94	10	1,9010	33,58
<i>Roupala montana</i>					1	1	0,0347	1,08	2	1	0,1414	2,14					2	2	0,0184	1,17
<i>Rourea induta</i>	4	3	0,0171	1,42	15	7	0,0561	6,31	8	5	0,0165	2,92	5	1	0,0129	1,10	41	9	0,1551	9,66
<i>Salacia crassifolia</i>													8	6	0,0844	4,41	1	1	0,0127	0,62
<i>Salvertia convallariodora</i>	3	2	0,0415	1,19	64	10	0,9563	27,00	3	3	0,2081	3,71					28	7	0,4524	10,39
Sapotaceae																	1	1	0,0027	0,52
<i>Schefflera macrocarpa</i>	4	2	0,0298	1,18	9	6	0,0414	4,74												
<i>Schefflera vinosa</i>																	3	2	0,0272	1,37
<i>Schwartzia adamantium</i>	5	5	0,0777	2,60					8	6	1,0062	14,08	33	9	0,8944	16,72				
<i>Senna cana</i>	45	6	0,2092	6,79																
<i>Simarouba versicolor</i>	1	1	0,0037	0,44	1	1	0,0039	0,67									4	2	0,0294	1,51
<i>Siparuna guianensis</i>					1	1	0,0029	0,66												
<i>Strychnos pseudoquina</i>																	4	2	0,0711	1,93
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	2	1	0,0050	0,52																
<i>Stryphnodendron coriaceum</i>									1	1	0,1463	2,08								
<i>Stryphnodendron obovatum</i>																	1	1	0,0079	0,57
<i>Styrax ferrugineus</i>													2	2	0,0116	1,23				
<i>Syagrus comosa</i>					7	3	0,0521	3,16	36	5	0,0150	6,09					13	6	0,0927	4,69
<i>Syagrus flexuosa</i>					105	9	0,7166	29,57									4	3	0,0206	1,80
<i>Tabebuia aurea</i>					1	1	0,0268	0,98												
<i>Tachigali aurea</i>	5	2	0,0703	1,54									32	5	0,4096	9,78	14	7	0,0995	5,25
<i>Tachigali subvelutina</i>	142	10	2,6225	32,28	9	3	0,1544	4,81	107	10	0,0919	16,84								
<i>Tachigali vulgaris</i>	1	1	0,0154	0,52																

Continua ...



Tabela 3 – Parâmetros estruturais das espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) registradas nos sítios de Cerrado Típico (T) nas cinco localidades amostradas no Estado de Tocantins. A = Arraias, N = Natividade, M = Mateiros, P = Palmas, C = Campos Lindos, DA = Densidade Absoluta ( $ind.ha^{-1}$ ), F = Frequência Absoluta (número de parcelas: 20 x 50 m), DoA = Dominância Absoluta em área basal ( $m^2.ha^{-1}$ ) e IVI = Índice de Valor de Importância (%). As espécies estão dispostas em ordem alfabética.

Nome específico	TA				TC				TM				TN				TP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Aegiphila verticillata</i>	1	1	0,0027	0,52																
<i>Agonandra brasiliensis</i>	3	3	0,0317	1,80													3	2	0,0079	1,08
<i>Alibertia edullis</i>	13	6	0,1060	4,61																
<i>Anacardium occidentale</i>	108	10	0,7804	20,90	3	3	0,0659	2,42					29	10	1,1616	15,35	45	9	0,2923	11,07
<i>Andira cujabensis</i>																	13	5	0,1507	4,83
<i>Andira vermifuga</i>	16	7	0,2939	7,19	24	9	0,3381	10,54	1	1	0,0161	1,17	3	3	0,0488	1,53	25	8	0,1552	7,09
<i>Annona coriacea</i>	1	1	0,0029	0,52									1	1	0,0020	0,39				
<i>Annona crassiflora</i>	4	2	0,0189	1,34	5	4	0,0356	2,79									2	2	0,0119	1,03
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>																	26	9	0,1390	7,33
<i>Aspidosperma nobile</i>																	1	1	0,0033	0,48
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	1	1	0,0076	0,57									4	4	0,0138	1,59				
<i>Astronium fraxinifolium</i>	9	5	0,0742	3,54									3	3	0,0297	1,36				
<i>Banisteriopsis latifolia</i>	1	1	0,0072	0,56					4	1	0,0177	1,65								
<i>Bauhinia sp</i>	3	2	0,0097	1,16																
<i>Bowdichia virgilioides</i>													9	7	0,0751	3,40	28	9	0,2094	8,39
<i>Brosimum gaudchaudii</i>													4	3	0,0091	1,27				
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>													83	10	0,4592	13,83	39	10	0,1659	9,28
<i>Byrsonima crassifolia</i>																	1	1	0,0131	0,60
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	111	10	0,9563	22,95	35	9	0,2731	11,18					39	10	0,2609	8,40	7	4	0,0273	2,39
<i>Byrsonima sp 1</i>					18	6	0,1808	6,80												
<i>Byrsonima verbascifolia</i>													1	1	0,0286	0,62	2	2	0,0052	0,95
<i>Callisthene fasciculata</i>													88	8	0,6260	15,13				
<i>Callisthene minor</i>																	11	3	0,0467	2,68
<i>Callisthene molissima</i>	112	7	0,7528	19,71																
<i>Caryocar coriaceum</i>													24	9	0,8263	11,74	27	8	0,3331	9,45
<i>Caryocar cuneatum</i>	10	5	0,1789	4,70	18	6	0,4096	9,22												
<i>Casearia sylvestris</i>	4	3	0,0205	1,77	3	2	0,0091	1,36					7	5	0,0257	2,23				
<i>Cenostigma macrophyllum</i>									6	5	0,0226	4,51								
<i>Cenostigma cf. tocaninum</i>																	4	1	0,0106	0,86
<i>Connarus suberosus</i>					7	3	0,0707	2,95	31	7	0,2004	13,94	8	6	0,0342	2,68	12	5	0,0884	3,97
<i>Copaifera coriacea</i>																	10	3	0,0307	2,38
<i>Copaifera langsdorffii</i>													1	1	0,0027	0,39				
<i>Couepia grandiflora</i>									15	7	0,0784	8,48	1	1	0,0072	0,43				

Continua ...

Nome específico	TA				TC				TM				TN				TP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>													2	2	0,0074	0,80				
<i>Cupania vernalis</i> .....									2	1	0,0188	1,38								
<i>Curatella americana</i>	185	10	1,7619	37,25	2	2	0,1350	2,58					81	10	0,9000	17,48				
<i>Dalbergia miscolobium</i>									5	2	0,0274	2,66					19	8	0,0883	5,68
<i>Davilla cf. grandifolia</i>													27	9	0,0999	5,70				
<i>Davilla elliptica</i>					1	1	0,0031	0,61	2	1	0,0099	1,16	2	2	0,0064	0,79	14	5	0,0487	3,68
<i>Davilla grandiflora</i>	107	9	0,4390	16,90																
<i>Dimorphandra gardneriana</i>					2	2	0,0156	1,31					8	4	0,0341	2,11	43	10	0,3231	11,59
<i>Dimorphandra mollis</i>									14	7	0,1005	8,89								
<i>Diospyros coccolobifolia</i>																	3	2	0,0157	1,17
<i>Diospyros hispida</i>	1	1	0,0050	0,54	54	8	0,3043	13,34					46	9	0,2855	8,92	3	2	0,0250	1,28
<i>Emmotum nitens</i>	2	1	0,0209	0,79	1	1	0,0147	0,73					1	1	0,0024	0,39	24	6	0,3949	9,23
<i>Enterolobium gummiferum</i>													1	1	0,0140	0,49	1	1	0,0021	0,47
<i>Eriotheca gracilipes</i>													1	1	0,0115	0,47	4	2	0,0434	1,61
<i>Eriotheca pubescens</i>									37	8	0,2273	16,12	2	2	0,0126	0,85				
<i>Erythroxylum deciduum</i>	13	7	0,0588	4,53	9	7	0,0275	4,54	1	1	0,0020	0,81	4	3	0,0266	1,42				
<i>Erythroxylum pruinatum</i>													1	1	0,0032	0,40				
<i>Erythroxylum suberosum</i>	19	9	0,0746	6,00									1	1	0,0024	0,39	8	3	0,0243	2,11
<i>Erythroxylum tortuosum</i>													15	9	0,0474	4,24				
<i>Eschweilera nana</i>					29	10	0,3039	11,23	4	3	0,0145	2,79								
<i>Eugenia dysenterica</i>													6	4	0,0377	1,97				
<i>Eugenia gemmiflora</i>													3	3	0,0373	1,43				
<i>Eugenia sp 1</i>	3	3	0,0167	1,65	1	1	0,0023	0,60												
<i>Ferdinandusa elliptica</i>													29	8	0,1894	6,36				
<i>Ficus cf. guianensis</i>					21	7	0,1400	7,18												
<i>Guapira graciliflora</i>	1	1	0,0024	0,52													28	6	0,0931	5,94
<i>Hancornia speciosa</i>	6	3	0,0509	2,24					2	2	0,0046	1,63	25	9	0,1209	5,72	22	8	0,0794	5,87
<i>Handroanthus ochraceus</i>					2	2	0,0218	1,38	1	1	0,0074	0,95					11	6	0,0568	3,83
<i>Heisteria ovata</i>																	7	4	0,0221	2,33
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>	11	7	0,0761	4,55	1	1	0,0081	0,66	6	1	0,0348	2,38	19	8	0,0669	4,46	2	1	0,0046	0,60
<i>Himatanthus obovatus</i>					126	10	2,7710	49,03	4	2	0,0190	2,30	1	1	0,0072	0,43				
<i>Hirtella ciliata</i>					1	1	0,0020	0,59	40	9	0,3201	19,53					24	8	0,1030	6,35
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>					13	6	0,0717	5,04	8	3	0,0283	3,73	9	5	0,0538	2,65				
<i>Kielmeyera coriacea</i>	2	1	0,0055	0,63	2	2	0,0310	1,47	26	6	0,1152	10,44					11	5	0,0416	3,30
<i>Kielmeyera lathrophyton</i>					2	2	0,0389	1,56	5	3	0,0201	3,08					37	10	0,2730	10,39
<i>Kielmeyera rubriflora</i>																	35	9	0,1340	8,16
<i>Kielmeyera speciosa</i>									8	6	0,0348	5,73								

Continua ...

Nome específico	TA				TC				TM				TN				TP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Lafoensia pacari</i>	46	9	0,1991	9,47	1	1	0,0039	0,61	7	3	0,0336	3,72	9	6	0,0229	2,66	1	1	0,0032	0,48
Lauraceae 2									13	6	0,0741	7,46								
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	8	6	0,0738	3,87					17	2	0,1159	6,68								
<i>Luehea paniculata</i>	1	1	0,0024	0,52																
<i>Machaerium acutifolium</i>													5	4	0,0852	2,30				
<i>Machaerium opacum</i>	2	2	0,0176	1,16									6	5	0,1516	3,24				
<i>Magonia pubescens</i>	1	1	0,0022	0,51									5	3	0,0585	1,78	3	1	0,0080	0,74
Malpighiaceae					3	2	0,0340	1,63												
Malvaceae									2	1	0,0047	1,02								
<i>Manihot caerulescens</i>									1	1	0,0020	0,81					3	2	0,0076	1,07
<i>Maprounea</i> sp									5	2	0,0176	2,41								
<i>Martiodendron mediterraneum</i>																	5	1	0,0166	1,04
<i>Miconia albicans</i>													2	2	0,0065	0,79	2	2	0,0049	0,94
<i>Miconia ferruginata</i>	5	4	0,0310	2,36									3	1	0,0364	0,85				
<i>Mimosa claussenii</i>	5	4	0,0137	2,19																
<i>Mouriri pusa</i>					17	8	0,1921	7,70	51	8	0,2801	19,54					31	9	1,4586	23,90
<i>Myrcia bella</i>	29	9	0,1503	7,59																
<i>Myrcia lasiantha</i>	8	3	0,0300	2,19																
<i>Myrcia rubella</i>													3	2	0,0256	1,04				
<i>Myrcia splendens</i>													9	3	0,0399	1,96	113	10	0,7009	23,08
<i>Myrcia tomentosa</i>													12	8	0,1076	4,22				
<i>Myrcia tortuosa</i>	9	6	0,0694	3,90	5	4	0,0372	2,81					5	3	0,0294	1,53				
<i>Ocotea spixiana</i>																	2	1	0,0043	0,59
<i>Ouratea hexasperma</i>					16	6	0,1654	6,39					39	9	0,1655	7,29	43	9	0,2242	10,04
<i>Palicourea rigida</i>													2	2	0,0064	0,79				
<i>Parkia platycephala</i>									1	1	0,0250	1,39								
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>																	4	2	0,0135	1,24
<i>Plathymenia reticulata</i>					29	8	0,3967	11,31					6	5	0,0680	2,52	25	7	0,1407	6,57
<i>Plenckia populnea</i>	1	1	0,0027	0,52									2	2	0,0057	0,79				
<i>Pouteria ramiflora</i>					121	10	0,9801	29,46	61	10	0,4476	26,48	20	9	0,1306	5,38	29	7	0,2475	8,26
<i>Pouteria torta</i>									6	3	0,0428	3,80					2	2	0,0130	1,04
<i>Protium heptaphyllum</i>													1	1	0,0025	0,39				
<i>Pseudobombax longiflorum</i>													4	4	0,0341	1,77				
<i>Pseudobombax minimum</i>	21	9	0,2100	7,55																
<i>Psidium hians</i>	1	1	0,0029	0,52																
<i>Psidium myrsinites</i>	4	3	0,0166	1,73	28	9	0,1450	8,98					20	8	0,1129	4,94				
<i>Pterodon emarginatus</i>					1	1	0,0215	0,80									5	3	0,0210	1,78

Continua ...

Nome específico	TA				TC				TM				TN				TP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Pterodon pubescens</i>									12	6	0,0970	7,90	8	6	0,1274	3,48				
<i>Qualea grandiflora</i> ....	6	4	0,0684	2,83	10	5	0,0818	4,33	1	1	0,0042	0,86	143	10	1,5199	28,09	7	4	0,0927	3,19
<i>Qualea multiflora</i> '													1	1	0,0042	0,41				
<i>Qualea parviflora</i>	157	10	1,6322	33,64	55	10	0,7603	19,19	52	10	0,4171	24,37	91	10	1,3945	22,61	37	9	0,6868	15,09
<i>Roupala montana</i>																	2	1	0,0056	0,61
<i>Rourea induta</i>					22	9	0,0820	7,59	9	5	0,0269	5,07	7	4	0,0239	1,93	3	3	0,0071	1,41
<i>Rudgea viburnoides</i>	1	1	0,0033	0,53																
<i>Salacia crassifolia</i>					1	1	0,0023	0,60					8	4	0,0532	2,27	4	3	0,0101	1,54
<i>Salvertia convallariodora</i>	20	5	0,2689	6,44	2	2	0,0265	1,43	1	1	0,0035	0,85	22	7	0,3617	6,98	8	4	0,2004	4,60
<i>Schwartzia adamantium</i>	1	1	0,0945	1,46																
<i>Senna cana</i>									2	1	0,0053	1,04								
<i>Simarouba versicolor</i>	5	3	0,0309	1,95									3	3	0,0112	1,20				
<i>Siparuna brasiliensis</i>	2	2	0,0040	1,02																
<i>Solanum lycocarpum</i>													1	1	0,0022	0,39				
<i>Strychnos pseudoquina</i>																	4	3	0,0569	2,11
<i>Stryphnodendron adstringens</i>					1	1	0,0415	1,01									1	1	0,0024	0,47
<i>Stryphnodendron coriaceum</i>					1	1	0,0161	0,74												
<i>Stryphnodendron obovatum</i>													2	2	0,0124	0,84				
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i>					1	1	0,0067	0,64												
<i>Styrax ferrugineus</i>																	1	1	0,0026	0,47
<i>Syagrus comosa</i>													1	1	0,0054	0,42				
<i>Syagrus flexuosa</i>					25	8	0,1897	8,64					3	3	0,0123	1,21				
<i>Symplocos</i> sp 1													1	1	0,0072	0,43				
<i>Tabebuia aurea</i>	35	8	0,2663	8,86	4	3	0,0677	2,56					1	1	0,0046	0,41				
<i>Tachigali aurea</i>													27	10	0,2557	7,34	4	2	0,0167	1,28
<i>Tachigali subvelutina</i>	5	4	0,0579	2,64	40	8	0,3507	12,15	5	5	0,0454	4,94								
<i>Tachigali vulgaris</i>					3	2	0,0529	1,83					72	10	0,8200	16,03	26	6	0,1870	6,89
<i>Tapirira guianensis</i>	2	2	0,0265	1,25									1	1	0,0029	0,39				
<i>Terminalia argentea</i>													1	1	0,0046	0,41				
<i>Terminalia fagifolia</i>	1	1	0,0121	0,62																
<i>Tocoyena formosa</i>	9	6	0,0234	3,43	9	7	0,0371	4,64					3	3	0,0090	1,18	1	1	0,0032	0,48
<i>Vatairea macrocarpa</i>	2	2	0,0427	1,42					1	1	0,0029	0,83	7	4	0,0337	2,02	33	9	0,1331	7,95
<i>Vellozia squamata</i>									92	10	0,3385	28,33	16	5	0,0585	3,28				
<i>Vochysia cinamomea</i>																	66	10	0,4752	15,70
<i>Vochysia elliptica</i>	30	6	0,1319	6,25									9	4	0,0370	2,22				
<i>Vochysia gardneri</i>	1	1	0,0037	0,53	56	9	0,4795	15,89												
<i>Vochysia haenkeana</i>	1	1	0,0347	0,85																

Continua ...

Nome específico	TA				TC				TM				TN				TP			
	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI	DA	F	DoA	IVI
<i>Vochysia rufa</i>									112	10	0,6507	39,19	2	2	0,0068	0,80				
<i>Vochysia thyrsoidea</i>													3	3	0,0103	1,19				
<i>Xylopia aromatica</i>	15	5	0,1588	4,90									8	3	0,0987	2,38				

Tabela 4 – Número de espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) por distrito biogeográfico (Françoso 2014: SE = Sudeste, SW Sudoeste, S = Sul, NE = Nordeste, N = Norte, CW = Centro-Oeste, C = Centro, Demais = não classificadas) para o Cerrado sentido restrito e seus subtipos Típico e Rupestre com base nas cinco localidades amostradas no Estado do Tocantins.

Distrito biogeográfico	Número de espécies (%)		
	Cerrado <i>sentido restrito</i> Tocantins	Cerrado Típico	Cerrado Rupestre
C	27 (13,57)	21 (14,29)	25 (15,92)
CW	14 (7,04)	14 (9,52)	9 (5,73)
N	15 (7,54)	14 (9,52)	14 (8,92)
NE	15 (7,54)	13 (8,84)	14 (8,92)
S	18 (9,05)	13 (8,84)	15 (9,55)
SE	9 (4,52)	6 (4,08)	6 (3,82)
SW	7 (3,52)	5 (3,40)	4 (2,55)
Demais	94 (47,24)	61 (41,50)	70 (44,59)
Total	199	147	157

Tabela 5 – Valores de  $p$  com correção de Bonferroni, baseada na presença e ausência (diagonal inferior) e abundância (diagonal superior) das 151 espécies arbustivo-arbóreas ( $Db_{30cm} \geq 5cm$ ) amostradas em 10 sítios adjacentes de Cerrado Rupestre (R) e Cerrado Típico (T) em cinco localidades no Estado de Tocantins.

	RP	RA	RC	RM	RN	TP	TA	TC	TM	TN
RP	0	0,0090	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045
RA	0,0045	0	0,0049	0,0090	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045
RC	0,0045	0,0045	0	0,0045	0,0090	0,0045	0,0045	0,0045	0,0090	0,0090
RM	0,0045	0,0045	0,0045	0	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045
RN	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045
TP	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045
TA	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0090	0	0,0045	0,0045	0,0045
TC	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0	0,0045	0,0045
TM	0,0090	0,0045	0,0090	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0	0,0045
TN	0,0045	0,0045	0,0045	0,0090	0,0135	0,0045	0,0045	0,0045	0,0045	0

## ANEXO 2

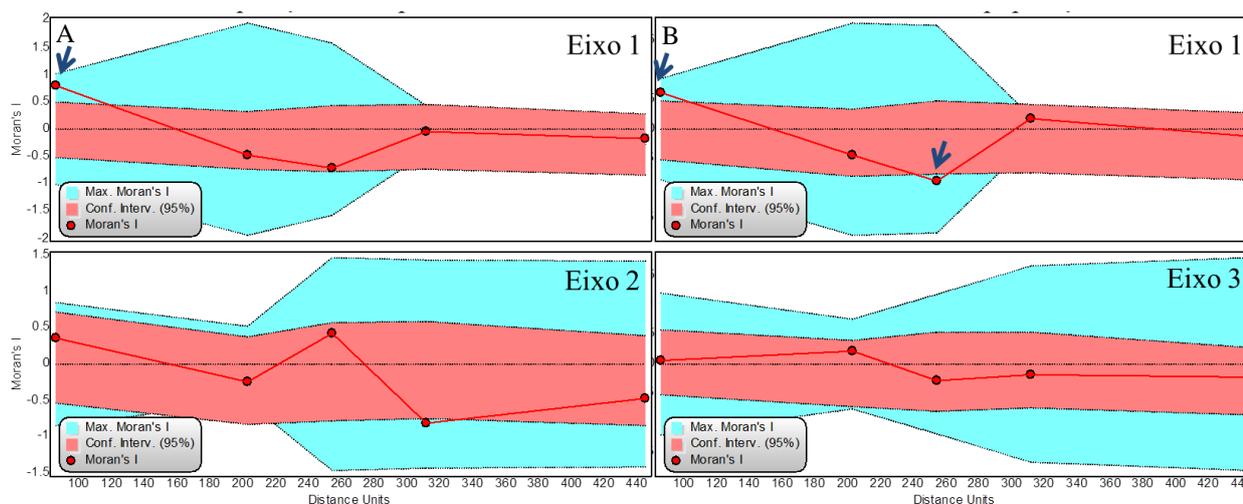


Figura 1: Correlogramas de I de Moran para os dois primeiros eixos significativos das NMDS qualitativa (A) e quantitativa (B) baseada nos sítios. As setas azuis indicam os pontos onde  $p$  com correção de Bonferroni foi menor 0,05.

Tabela 1: Comparação das variáveis ambientais selecionadas pela tb-RDA entre os sítios de Cerrado Típico (T) e Cerrado Rupestre (R) na porção centro-norte do Cerrado. Arraias (A), Natividade (N), Mateiros (M), Palmas (P) e Campos Lindos (C) no estado do Tocantins. Letras diferentes indicam diferenças significantes pelo teste de Kruskal-Wallis a 5%. Altitude (Alt.), Rochosidade (Roc.), Precipitação média anual (mm) ( $Prec_{medA}$ ), Temperatura média do trimestre mais quente ( $^{\circ}C$ ) ( $T_{medTQ}$ ), Precipitação no mês mais seco (mm) ( $PrecMS$ ), Teor de Areia (g/kg) (Areia), Teor de fósforo no solo ( $mg/dm^3$ ) (P), Teor de Matéria Orgânica no solo ( $g/dm^3$ ) (MO), Teor de Ferro no solo ( $mg/dm^3$ ) (Fe).

	Alt.	Roc	$Prec_{medA}$	$T_{medTQ}$	$PrecMS$	Areia	P	MO	Fe
RA	690,5 <sup>a</sup>	3,1 <sup>a</sup>	1649,0 <sup>a</sup>	321,0 <sup>a</sup>	4,0 <sup>a</sup>	851,0 <sup>a</sup>	5,40 <sup>a</sup>	31,1 <sup>a</sup>	154,4 <sup>a</sup>
RC	284,5 <sup>b</sup>	2,7 <sup>a</sup>	1356,5 <sup>b</sup>	342,5 <sup>b</sup>	3,0 <sup>b</sup>	743,0 <sup>b</sup>	2,10 <sup>a</sup>	22,5 <sup>a</sup>	260,3 <sup>b</sup>
RM	719,6 <sup>c</sup>	2,7 <sup>a</sup>	1294,0 <sup>c</sup>	329,0 <sup>c</sup>	0,0 <sup>c</sup>	830,0 <sup>af</sup>	1,16 <sup>a</sup>	19,2 <sup>a</sup>	148,7 <sup>ac</sup>
RN	562,9 <sup>d</sup>	3,1 <sup>b</sup>	1628,8 <sup>d</sup>	341,2 <sup>bd</sup>	2,6 <sup>d</sup>	772,5 <sup>bg</sup>	6,91 <sup>b</sup>	46,4 <sup>a</sup>	62,7 <sup>d</sup>
RP	354,8 <sup>e</sup>	2,6 <sup>a</sup>	1748,0 <sup>c</sup>	344,0 <sup>de</sup>	1,0 <sup>e</sup>	705,0 <sup>b</sup>	6,18 <sup>a</sup>	31,1 <sup>a</sup>	205,3 <sup>b</sup>
TA	655,5 <sup>d</sup>	0,0 <sup>c</sup>	1610,0 <sup>f</sup>	325,0 <sup>f</sup>	3,0 <sup>bd</sup>	849,0 <sup>ac</sup>	6,91 <sup>c</sup>	27,2 <sup>a</sup>	130,3 <sup>c</sup>
TC	258,4 <sup>f</sup>	0,0 <sup>d</sup>	1387,0 <sup>g</sup>	344,0 <sup>de</sup>	3,0 <sup>bd</sup>	879,0 <sup>ad</sup>	2,19 <sup>d</sup>	13,7 <sup>a</sup>	78,2 <sup>def</sup>
TM	657,9 <sup>d</sup>	0,0 <sup>d</sup>	1295,2 <sup>c</sup>	329,6 <sup>c</sup>	0,0 <sup>c</sup>	890,0 <sup>ad</sup>	0,86 <sup>b</sup>	11,7 <sup>a</sup>	104,3 <sup>g</sup>
TN	342,9 <sup>g</sup>	0,0 <sup>d</sup>	1615,6 <sup>h</sup>	347,2 <sup>g</sup>	2,0 <sup>f</sup>	562,5 <sup>e</sup>	2,72 <sup>e</sup>	31,4 <sup>a</sup>	88,1 <sup>e</sup>
TP	232,5 <sup>h</sup>	0,0 <sup>d</sup>	1746,0 <sup>i</sup>	348,0 <sup>h</sup>	1,0 <sup>e</sup>	820,0 <sup>abcfg</sup>	3,49 <sup>ad</sup>	18,6 <sup>a</sup>	86,8 <sup>dgh</sup>

Tabela 2: Partição da variância via RDA para composição em espécies e abundância das espécies para o Cerrado Típico e Cerrado Rupestre da porção centro-norte do Cerrado. Df: ,R<sup>2</sup>: coeficiente de correlação, R<sup>2</sup><sub>adj</sub>: coeficiente de correlação ajustado.

Frações	Sítio					
	Composição			Abundância		
	Df	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>	Df	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> <sub>adj</sub>
[a+d+f+g] = X1	3	0,481	0,221	2	0,329	0,138
[b+d+e+g] = X2	1	0,187	0,086	2	0,324	0,130
[c+e+f+g] = X3	2	0,347	0,160	2	0,334	0,144
[a+b+d+e+f+g] = X1+X2	4	0,562	0,212	4	0,546	0,183
[a+c+d+e+f+g] = X1+X3	5	0,672	0,262	4	0,561	0,209
[b+c+d+e+f+g] = X2+X3	3	0,466	0,198	4	0,565	0,216
[a+b+c+d+e+f+g] = All	6	0,763	0,288	6	0,752	0,255
Individual fractions						
[a] = X1   X2+X3	3		0,090	2		0,039
[b] = X2   X1+X3	1		0,026	2		0,046
[c] = X3   X1+X2	2		0,077	2		0,072
[d]	0		0,012	0		0,026
[e]	0		-0,035	0		-0,001
[f]	0		0,036	0		0,014
[g]	0		0,083	0		0,059
[h] = Residuals			0,712			0,745
Controlling 1 table X						
[a+d] = X1   X3	3		0,102	2		0,065
[a+f] = X1   X2	3		0,126	2		0,053
[b+d] = X2   X3	1		0,038	2		0,072
[b+e] = X2   X1	1		-0,009	2		0,045
[c+e] = X3   X1	2		0,042	2		0,072
[c+f] = X3   X2	2		0,113	2		0,086