



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

SHEILA MILENA NEVES DE ARAÚJO SOARES

**RELAÇÕES HISTÓRICAS E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS  
REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DO CERRADO BRASILEIRO**

RECIFE  
2015

SHEILA MILENA NEVES DE ARAÚJO SOARES

**RELAÇÕES HISTÓRICAS E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS  
REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DO CERRADO BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade de Pernambuco – UFPE, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal. Área de concentração: Ecologia e Conservação.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Ariadna Valentina Lopes

Coorientadora: Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Isabel Cristina Machado

RECIFE

2015

Catálogo na Fonte:  
Bibliotecária Natália Nascimento, CRB4/1743

Soares, Sheila Milena Neves de Araújo.

Relações históricas e diversidade funcional de atributos reprodutivos de árvores do cerrado brasileiro. / Recife. – 2015.

88f. : il., fig.tab.

Orientadora: Ariadna Valentina Lopes.

Coorientadora: Isabel Cristina Machado

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia vegetal, 2015.

Inclui referências.

1. Árvores endêmicas - Cerrado. 2. Ecologia da polinização. 3. Diversidade reprodutiva. I. Lopes, Ariadna Valentina. (Orient.). II. Machado, Isabel Cristina. (Coorient.). III. Título.

SHEILA MILENA NEVES DE ARAÚJO SOARES

**RELAÇÕES HISTÓRICAS E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS  
REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DO CERRADO BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade de Pernambuco – UFPE, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal. Área de concentração: Ecologia e Conservação.

Aprovada em 24/02/2015

**BANCA EXAMINADORA**

---

Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes (Orientadora)  
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

---

Dr. Helder Farias Pereira de Araújo  
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

---

Dr. José Domingos Ribeiro Neto  
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

---

Dr. Bráulio Almeida Santos  
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

---

Dra. Inara Roberta Leal  
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Between my country - and the others –  
There is a sea –  
But flowers - negotiate between us –  
As ministry.  
E. Dickinson

“Dormi, nos ventos. Quando acordei não cri: tudo o que é bonito é absurdo-deus estável.”

“Me deu saudade de algum buritizal, na ida duma vereda em campim-tem-te verde, termo da chapada. Saudades, dessas que respondem ao vento...”

- Grande Sertão Veredas-Guimarães Rosa

## RESUMO

O cerrado possui uma história biogeográfica com eventos climáticos e geológicos que moldaram a vegetação moderna atual. Conhecendo a importância destes eventos na distribuição e composição florística da vegetação, consideramos que as características do cerrado, como a heterogeneidade na composição de espécies e os altos níveis de endemismo, são também reflexo de fatores biogeográficos. Com base nessa premissa, objetivou-se delimitar, baseado nas variações de composição da flora, as regiões de endemismo do cerrado e investigar o histórico de diferenciação dessas áreas, relacionando os aspectos biogeográficos encontrados a padrões ecológicos. Para isso foram levantadas as espécies arbóreas distribuídas em 121 quadrículas geográficas, que ocupam desde 08° de latitude norte a 25° de latitude sul. Essas espécies foram ainda classificadas quanto ao endemismo a vegetação. Com base no primeiro banco de dados de espécies arbóreas, foram efetuadas as análises do PAE e UPGMA para delimitação de regiões de endemismo. Utilizando a segunda matriz de espécies endêmicas por região de endemismo, foram procedidas análises de biogeografia histórica, PAE e CADE. Para a caracterização ecológica - reprodutiva da vegetação, de suas regiões de endemismo, bem como para investigar diferenças funcionais entre essas regiões quanto a esses aspectos, foram levantados os atributos reprodutivos das espécies arbóreas. Como resultados, delimitamos oito regiões de endemismo para a vegetação e, através de ferramentas da biogeografia, verificamos que essas regiões possuem conexão histórica evidenciada por espécies endêmicas arbóreas compartilhadas. Essas conexões revelam que manchas de cerrado no nordeste do Brasil e na região amazônica são áreas relictuais de um passado com maior dominância de formações vegetacionais abertas e que as áreas de cerrados entre as latitudes de 16° e 24° sul, correspondentes aos estados de Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo, provavelmente são áreas cuja vegetação é mais antiga e centro de origem das linhagens endêmicas. A caracterização reprodutiva do cerrado e de suas regiões de endemismo revelam que as espécies possuem flores abertas, de cores claras, com síndromes de polinização melitofilia e diversos pequenos insetos. Diferenças funcionais-reprodutivas foram encontradas, em sua maioria, entre a região de endemismo ADA (áreas disjuntas amazônicas) e as regiões mais centrais do cerrado, resultado da história biogeográfica mais recente da primeira região, que está imersa na matriz florestal úmida.

**Palavras-chave:** Cerrado; Árvores Endêmicas; Ecologia da Polinização; Diversidade Reprodutiva.

## ABSTRACT

The Brazilian cerrado is an ecosystem whose vegetation fits in the savanna type, with dominance of an herbaceous layer, with few and spaced trees and occurrence of natural fire. This vegetation have a biogeographic history that includes climate changes on the quaternary period and geological changes in South America that had influenced its composition, structure and distributions patterns. One of the consequences of this history is the heterogeneity of this vegetation, which varies along of its occupation, with distinctive regions in terms of floristic composition. Despite of the amount scientific data about the cerrado, the historic biogeography of the diversification among the cerrado areas and its consequences to ecological patterns are still lack. Based on that, we have created a database with tree species of cerrado for 121 quadrats, distributed between 8° north latitude to 25° south. We classified the species according with its endemism in this vegetation. The next step was to run an analysis of PAE and UPGMA in order to define the regions of endemism of this vegetation. To access the biogeographic history for differencing the endemism regions we used a matrix with data of the endemicity x endemism regions. Finally, to access the ecological reproductive patterns, we use the database to characterize the tree species according with their reproductive traits in order to characterize the cerrado and its regions of endemism. We investigated, based on that, functional-reproductive differences between the endemism regions. As results, more than half of the tree species of cerrado shared reproductive traits with tropical rain forests species of Brazil. This is an additional indicative that the cerrado was anciently a vegetation of the grassland type, and that its tree species are originally from tropical rain forests. Nevertheless, we delimited eight endemism regions of cerrado and this regions reveals historical connections, with the regions of endemism ADA (areas in amazon basin) and the NE (areas of cerrado in semi-arid vegetation of Brazil) being the more recent regions and the first separated nucleus of the *core* vegetation. The regions of endemism, however, did not differ in terms of frequencies of some floral traits, and the whole vegetation was characterized by the presence of large and palled flowers, pollinated by bees, diverse small insects and hawkmoths/moths. Despite of regions of endemism did not differ in terms of frequencies of reproductive traits, the observed distinctions in the composition of these traits reveals that the regions of endemism differed in terms of functional diversity of reproductive traits, especially the ADA (areas in amazon basin) compared with the other regions. The ADA had the smallest indices of functional diversity among the regions.

**Keywords:** Cerrado; Endemic Trees; Pollination Ecology; Reproductive Diversity.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO 1 – DELIMITAÇÃO E RELAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS DE REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO COM BASE EM ESPÉCIES ARBÓREAS	
Figura 1 – Áreas amostradas (pontos amarelos) correspondentes a 270 locais, representativos das seis fitoprovíncias (círculos vermelhos) delimitadas por Ratter <i>et al.</i> (2003). .....	31
Figura 2 – Cladograma (a) e mapa (b) resultantes da análise de parcimônia de endemismo (PAE) ilustrando os agrupamentos encontrados para 121 quadrículas geográficas de cerrado (cores indicando os clados) com base em espécies arbóreas compartilhadas. ....	32
Figura 3 – Mapa baseado em cladograma consenso resultado da análise de parcimônia de endemismo (PAE) ilustrando agrupamentos (clados) encontrados para 121 quadrículas geográficas de cerrado com base em espécies arbóreas compartilhadas. ....	33
Figura 4 – Regiões de endemismo e florística coincidentes entre as duas análises PAE (a)* e UPGMA (b). As oito regiões delimitadas são grupos verdadeiros ( $A=0.6$ ; $T = -31.7$ ; $p < 0,05$ ). *Cladograma mais parcimonioso utilizado .....	34
Figura 5 – Cladogramas de relações histórico-biogeográficas entre áreas de endemismo de cerrado com base em espécies e gêneros arbóreos endêmicos. (a) Cladograma resultado do PAE (consenso entre 4 cladogramas mais parcimoniosos). (b) Cladograma mais parcimonioso encontrado pela análise cladística de distribuição e endemismo-CADE. ....	35
ARTIGO 2 – CARACTERIZAÇÃO REPRODUTIVA E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DAS REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO	
Figura 1 – Mapa com as oito regiões de endemismo do cerrado delimitadas utilizando espécies arbóreas. Ilustração adaptada de Soares <i>et al.</i> (em prep.). Regiões de endemismo: (ADA) Áreas Disjuntas Amazônica, (EO) Extremo-ocidental, (CS) Central-sudeste, (MS) Mato Grosso do Sul, (NE) Nordeste, (SF) São Francisco, (S) Sul, (TO) Tocantins. ....	47
Figura 2 – Amostra de espécies arbóreas encontradas no cerrado com suas respectivas síndromes de polinização. A) <i>Guatteria nigrescens</i> Mart; cantarofilia. B) <i>Casearia</i> sp.; miofilia. C) <i>Hirtella</i> sp.; psicofilia. D) <i>Zeyheria digitalis</i> (Vell.) Hoehne & Kuhlm; ornitofilia. E) <i>Qualea grandiflora</i> Mart e F) <i>Salvertia convallariodora</i> A. St.-Hil; esfingofilia/falenofilia. G) <i>Andira</i> sp. e H) <i>Mouriri elliptica</i> Mart.; melitofilia. I) <i>Parkia platycephala</i> Benth, J) <i>Caryocar coriaceum</i> Wittm., e L) <i>Hymenaea courbaril</i> L.; quiropterofilia. M) <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão;	

diversos pequenos insetos- Fotos pessoais e cedidas pelo Herbário TEPB-Graziela Barroso/PI. .....	51
Figura 3 – Frequências de caracteres florais encontrados para o estrato arbóreo da vegetação de cerrado. (A) tamanho floral; (B) cor floral; (C) tipo floral; (D) recurso floral.....	52
Figura 4 – Frequências de caracteres reprodutivos, síndromes polinização e dispersão encontradas para o estrato arbóreo da vegetação de cerrado. (A) sistema sexual; (B) sistemas reprodutivos; (C) síndromes de polinização; (D) síndromes de dispersão.....	53
Figura 5 – Médias e desvios padrão dos índices de diversidade funcional do tipo Simpson (lado direito) e Shannon (lado esquerdo) para cada categoria floral do cerrado por região de endemismo. (A), (C), (E) e (G) médias e desvio padrões dos índices de diversidade de Simpson. (E), (D), (F) e (H) média e desvio padrão dos índices de diversidade de Shannon. Círculo em azul destaca a região de endemismo de ADA (áreas disjuntas amazônicas) com menores médias nos índices de diversidade funcional em todas as categorias florais.....	65
Figura 6 – Médias e desvios padrão dos índices de diversidade funcional do tipo Simpson (lado direito) e Shannon (lado esquerdo) para sistemas sexuais, síndromes de polinização com e sem melitofilia (E e F) do cerrado por região de endemismo. (A), (C), (E) e (G) médias e desvio padrões dos índices de diversidade de Simpson. (E), (D), (F) e (H) médias e desvio padrões dos índices de diversidade de Shannon. Círculo em azul destaca a região de endemismo de ADA (áreas disjuntas amazônicas) com menores médias nos índices de diversidade funcional em todas as categorias florais.....	66

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO 1 – DELIMITAÇÃO E RELAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS DE REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO COM BASE EM ESPÉCIES ARBÓREAS

Tabela 1 – Proporções de elementos arbóreos ocorrentes em outras formações vegetacionais brasileiras para cada região de endemismo do cerrado. Sigla das regiões de endemismo: (NE) Nordeste, (TO) Tocantins, (SF) São Francisco, (CS), Central-sudeste, (MS) Mato Grosso do Sul, (S) Sul, (EO) Extremo-ocidental e (ADA) áreas disjuntas amazônicas.....	29
Tabela 2 – Sítios palinológicos com datações para ocorrência de vegetação de cerrado. Legendas: SP (Sítio palinológico), Long (longitude), Lat (Latitude), MADOC (Mais antiga data de ocorrência de cerrado), DUEC (Data da última expansão de cerrado), DUEO (Data da última expansão de cerrado), DUEO (Data da última expansão de outra vegetação), VA (Vegetação atual), Ref (referência bibliográfica). .....	42

### ARTIGO 2 – CARACTERIZAÇÃO REPRODUTIVA E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DAS REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO

Tabela 1 – Caracteres florais, reprodutivos, síndromes de polinização e de dispersão de espécies arbóreas do cerrado brasileiro e suas respectivas frequências por região de endemismo da vegetação Regiões nordeste (NE), Tocantins (TO), São Francisco (SF), Central- sudeste (CS), Mato Grosso do Sul (MS), Sul (S), Extremo-ocidental (EO) e Áreas disjuntas amazônicas (ADA).....	55
Tabela 2 – Proporções de elementos arbóreos ocorrentes em formações vegetacionais brasileiras para cada região de endemismo do cerrado. ....	63

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>11</b>
<b>2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....</b>	<b>13</b>
2.1 O CERRADO .....	13
2.2 HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA DO CERRADO.....	15
2.3 ANÁLISES BIOGEOGRÁFICAS .....	17
2.4 CARACTERÍSTICAS REPRODUTIVAS .....	18
2.5 DIVERSIDADE FUNCIONAL .....	19
<b>3 ARTIGO 1 - DELIMITAÇÃO E RELAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS DE REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO COM BASE EM ESPÉCIES ARBÓREAS.....</b>	<b>21</b>
<b>4 ARTIGO 2 - CARACTERIZAÇÃO REPRODUTIVA E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DAS REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO .....</b>	<b>44</b>
<b>5 CONCLUSÕES.....</b>	<b>67</b>
<b>ANEXO 1 - REFERÊNCIAS UTILIZADAS NA CONFECCÃO DA MATRIZ BINÁRIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS X QUADRÍCULAS GEOGRÁFICAS DO CERRADO (FORAM EXCLUÍDAS, TESES, DISSERTAÇÕES, LIVROS OU RESUMOS EM CONGRESSOS). .....</b>	<b>79</b>
<b>ANEXO 2 - REFERÊNCIAS UTILIZADAS NA ELABORAÇÃO DO BANCO DE DADOS COM ESPÉCIES ARBÓREAS DA CAATINGA. ....</b>	<b>84</b>
<b>ANEXO 3 - VALORES FORNECIDOS PELO TEST G DISPONÍVEL NO PROGRAMA BIostat 5.0. TESTE UTILIZADO PARA VERIFICAR DIFERENÇAS NOS PERCENTUAIS DOS CARACTERES FLORAIS, REPRODUTIVOS, SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO E SÍNDROMES DE DISPERSÃO ENTRE AS REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO .....</b>	<b>87</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O cerrado é um tipo vegetacional caracterizado por um estrato herbáceo dominante, com árvores esparsas e presença de fogo. Está entre as savanas mais ricas do mundo em espécies lenhosas, característica esta pouco comum para tipos vegetacionais enquadrados no bioma savana, sendo o cerrado considerado um *hotspot* de diversidade biológica, com altos níveis de endemismo estimados. O cerrado também é reconhecido por sua heterogeneidade florística, com províncias fitogeográficas delimitadas e caracterizadas por seu próprio conjunto de espécies.

A vegetação possui ainda uma história biogeográfica fascinante, com eventos climáticos e geológicos que moldaram a vegetação moderna atual. Conhecendo a importância da história biogeográfica na distribuição, composição florística e padrões ecológicos de uma vegetação, consideramos que as características ecológicas encontradas para o cerrado são também reflexo de fatores biogeográficos. A própria origem da vegetação, a expansão das gramíneas C<sub>4</sub> há quatro milhões de anos, as mudanças climáticas durante o quaternário e o soerguimento da Cordilheira dos Andes são aspectos históricos que geraram uma intensa diversificação e especiação resultando nos altos níveis de endemismo encontrados e na configuração moderna da vegetação dividida em seis fitoprovíncias caracterizadas por um conjunto florístico próprio.

A despeito do enorme volume de informações científicas sobre a vegetação de cerrado, desde sua composição florística até aspectos sobre a ocupação humana, dados sobre a história e diversificação das regiões ocupadas pela vegetação e as possíveis consequências nos padrões ecológicos são, em geral, escassos.

Padrões ecológicos podem ser acessados através de caracterizações reprodutivas da vegetação. A caracterização ecológica de uma vegetação com base em atributos reprodutivos gera informações valiosas sobre a estrutura e manutenção da comunidade, além de evidenciar distúrbios ecológicos ou mudanças sucessionais, devido à quebra ou variações em percentuais de guildas de polinização.

Para investigar a história de diferenciação da vegetação de cerrados e também relacionar estes aspectos biogeográficos aos padrões ecológicos encontrados, foi proposto como tema de doutorado as “RELAÇÕES HISTÓRICAS E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DO CERRADO BRASILEIRO” e como resultado apresentamos esta tese que está composta de dois capítulos.

O primeiro, intitulado “**Delimitação e relações biogeográficas de regiões de endemismo do cerrado brasileiro com base em espécies arbóreas**”, propõe oito regiões de

endemismo com base em espécies arbóreas do cerrado, comparando essas regiões delimitadas com as fitoprovíncias propostas para o cerrado por Ratter *et al.* (2003) e, através de ferramentas de biogeografia histórica, elucida o padrão de diferenciação dessas regiões com base em espécies arbóreas endêmicas. Esperamos que esse capítulo contribua com mais informações acerca da história biogeográfica da vegetação.

Tentando estabelecer uma relação entre história biogeográfica das regiões de endemismo do cerrado e os padrões ecológicos modernos encontrados, o segundo capítulo intitulado “**Caracterização reprodutiva e diversidade funcional de atributos reprodutivos de árvores das regiões de endemismo do cerrado brasileiro**” caracteriza a vegetação de cerrado quanto aos aspectos reprodutivos, de polinização e dispersão e investiga a existência de diferenças funcionais com base nesses caracteres, gerando informações ecológicas que poderão ser utilizadas posteriormente em estratégias de conservação.

## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1 O CERRADO

As savanas tropicais estão distribuídas na África, Austrália, Índia, sudeste da Ásia e na América do Sul (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006) e cobrem mais de 20% da superfície global (Lehmann *et al.*, 2014; Scholes; Ascher, 1997). Os tipos vegetacionais que compõem este bioma são caracterizados por um estrato herbáceo dominante, com árvores esparsas (Scholes; Ascher, 1997) e pela ocorrência natural do fogo (Ratter *et al.*, 1997). O cerrado é uma formação vegetacional brasileira que se enquadra no bioma de savanas, que se encaixa nessa definição em seu sentido *stricto* (Guimarães, 2014), mas que possui em seu domínio variações estruturais relacionadas ao grau de dominância do estrato arbóreo, sendo então caracterizado como um conjunto de formações abertas, que variam de campo limpo, com ausência quase total de árvores e arbustos, até formações florestais, os chamados cerradões (Coutinho, 1978). O cerrado é, portanto, um complexo vegetacional com cinco fitofisionomias (cerradão, cerrado *sensu stricto*, campo cerrado, campo sujo e campo limpo), ou tipos estruturais distintos, caracterizados por um aumento na densidade de espécies do estrato arbóreo-arbustivo (Eiten, 1972).

Este complexo vegetacional, ocupa cerca de dois milhões de km<sup>2</sup> (Klink; Machado, 2005; Ratter *et al.*, 1997), em áreas localizadas desde 05° de latitude norte a 25° de latitude sul e de 38° de longitude leste a 63° de longitude oeste (Ratter *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2008). Essa distribuição corresponde a 23% do território brasileiro (MMA, 2002; Ratter *et al.*, 1997), sendo a vegetação o segundo maior domínio fitogeográfico do país (Klink; Machado, 2005; Ratter *et al.*, 1997).

O cerrado distingue-se de outras savanas tropicais, devido a algumas características: é a mais úmida savana do mundo, estendendo-se em zonas com altas precipitações (Furley *et al.*, 1999; Ratter *et al.*, 1997), possui a maior diversidade estimada de plantas, animais e fungos, considerada um *hotspot* de diversidade biológica (Furley *et al.*, 1999; Guimarães, 2014; Klink; Machado, 2005; Myers, 2000; Silva; Bates, 2002) e é a única savana do mundo com uma grande riqueza e frequência de espécies lenhosas (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006).

A riqueza florística estimada do estrato lenhoso da vegetação é de 1.000 a 2.000 espécies (Castro *et al.*, 1999) e a composição dessas espécies varia bastante entre as áreas de cerrado, tanto entre as mais distantes, quanto entre as áreas localizadas a poucos hectares uma da outra (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006). Devido à abrangência da vegetação e a essa heterogeneidade florística, o cerrado foi dividido, em um dos seus primeiros estudos

fitogeográficos, em área “*core*”, região do planalto central com maior riqueza de espécies e com a maioria delas classificadas como “características” da vegetação (ou seja, espécies típicas da vegetação), e áreas marginais, com poucas espécies “características” e com maior frequência de espécies “acessórias”, definidas como espécies originárias de outras formações vegetacionais limítrofes ao cerrado (Rizzini, 1963).

Castro *et al.* (1994, 1999), em levantamento botânico e fitossociológico abrangendo várias áreas de cerrado, distribuídas desde a região Nordeste até a região Sudeste do Brasil, trouxe a primeira evidência de que as áreas marginais da vegetação, não só eram tão ricas florísticamente quanto as áreas do Brasil central (área *core* do cerrado, segundo Rizzini, 1963), como algumas dessas áreas eram caracterizadas pelo alto grau de endemismo e zonas de transição.

Ratter *et al.* (2003) deram prosseguimento à discussão quando compilaram e analisaram a composição florística arbórea/arbustiva de 375 áreas de cerrado. Os dados mostraram que, com um índice confiável de similaridade, pode-se separar o cerrado em seis fitoprovíncias caracterizadas por seu próprio conjunto de espécies: 1) província nordeste (áreas dos estados da Bahia, do Ceará, extremo norte de Minas Gerais, estados do Maranhão, Piauí e Tocantins), 2) província central-sudeste (áreas do Distrito Federal, estado de Goiás, centro e sul de Minas Gerais), 3) província central-ocidental (estados do Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás, Tocantins e algumas áreas no interior do Pará), 4) província sul (estados de São Paulo, Paraná e sul de Minas Gerais), 5) província extremo-ocidental (estados de Rondônia, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso) e 6) áreas isoladas na região amazônica (Ver Fig.1 no primeiro capítulo da tese). As províncias central-sudeste e central-ocidental incluem áreas originalmente consideradas como área *core* ou nuclear (cerrados centrais) dos cerrados e as áreas na região Amazônica e Nordeste, como marginais ou áreas disjuntas (Rizzini, 1963).

Esses amplos levantamentos florísticos demonstram claramente que a vegetação de cerrado é heterogênea (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006), com composição de espécies variando ao longo da sua distribuição (Bridgewater *et al.*, 2004; Ratter *et al.*, 2003) e com altos níveis de endemismo (Castro *et al.*, 1999; Klink; Machado, 2005).

Essa heterogeneidade florística e os altos níveis de endemismo são comumente atribuídas à variação climática a que essa vegetação está submetida ao longo do gradiente latitudinal de sua ocupação (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006), aos solos (Scholes; Ascher, 1997), às interações biológicas (em especial herbivoria) e à presença natural do fogo (Guimarães, 2014; Langevelde *et al.*, 2003; Lehmann *et al.*, 2014). Essa heterogeneidade também é resultado da história biogeográfica dessa vegetação, incluindo origem e

diversificação, expansão e contrações na sua ocupação durante extremos climáticos e outros eventos geológicos expostos a seguir.

## 2.2 HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA DO CERRADO

O cerrado é uma vegetação antiga. Alguns autores especulam que a vegetação data de quando a América do Sul formava junto à África o supercontinente da Gondwana, durante o Cretáceo, há 45 milhões de anos (Ratter; Ribeiro, 1996 *apud* RATTER *et al.*, 1997). Contudo, estimativas sobre diferenciação das vegetações abertas sugerem que o cerrado surgiu entre Oligoceno/Mioceno (Romero, 1993; *para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006) há aproximadamente 24 milhões de anos (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006).

O que sabemos por certo é que as vegetações de savanas em todo mundo se expandiram entre a transição do Mioceno e Plioceno, há 4 milhões de anos, quando o aumento de CO<sub>2</sub> atmosférico intensificou o domínio e expansão das gramíneas C<sub>4</sub>, forma de vida dominante nas savanas, incluindo as savanas tropicais (Beerling; Osborne, 2006; Cerling *et al.*, 1997; *para revisão* Edwards *et al.*, 2010). A expansão das gramíneas C<sub>4</sub> e as mudanças na temperatura, resultaram no aumento do regime de fogo e esses fatores, somados a pressão de pastejo (Beerling; Osborne, 2006), influenciaram a estrutura e distribuição dessas formações vegetacionais abertas (Guimarães, 2014; Lehmann *et al.*, 2014).

O soerguimento da Cordilheira dos Andes há cerca de 3 a 2 milhões de anos (Plioceno e Pleistoceno) e a elevação do planalto central também desempenharam seu papel na expansão e distribuição da vegetação do cerrado, pois acarretaram uma mudança no relevo e clima de toda essa região, resultando no soerguimento do Planalto Central e no estabelecimento da região semiárida no Nordeste brasileiro. Esse pode ter sido o período de maior expansão da formação moderna de ambos os ecossistemas abertos do Brasil, o cerrado e a caatinga (Lavina; Fauth, 2010; Zanella, 2010).

Além da expansão das gramíneas C<sub>4</sub> e da orogenia da Cordilheira dos Andes, nos últimos quatro milhões de anos, a distribuição e a composição do cerrado atual também foi influenciada por alterações climáticas durante o Quaternário (Prance, 2006; Werneck, 2011). Estas variações climáticas causaram mudanças na distribuição, dispersão e vicariância de diversas espécies e tipos vegetacionais (ver também Werneck, 2011). Esse período foi caracterizado por sucessivas quedas de temperatura, de 4° a 8°C, os chamados picos glaciais, que foram intercalados em um curto tempo geológico por picos interglaciais, caracterizados pelo aquecimento da temperatura média, o derretimento das geleiras que cobriam parte da

Europa e da América do Norte, e o aumento da precipitação no Hemisfério Sul (Brown; Lomolino, 2006). Como consequência, durante os picos glaciais o clima nas regiões tropicais ficou mais seco e frio, resultando na expansão das formações vegetacionais abertas (cerrados e florestas secas), e durante os picos interglaciais, as altas precipitações e temperaturas propiciaram a expansão das florestas tropicais úmidas (Cox; Moure, 1993; Furley, 1999; Pennington *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2009; Prado; Gibbs, 1993; Prance, 1982; Prance, 2006; Ratter *et al.*, 1997; Werneck, 2011).

Evidências dessas flutuações climáticas e pequenas idades de gelo com base em registros palinológicos, confirmam essas variações na distribuição das formações vegetacionais brasileiras. Ledru (1993), através de registros palinológicos, descreveu mudanças vegetacionais no sítio de Salitre, em Minas Gerais, durante pequenas mudanças climáticas no Holoceno, entre 30.000 a 5.000 anos antes do presente, com a cobertura vegetal da região oscilando de florestas úmidas, para florestas de araucárias e, por fim, para florestas semidecíduas.

As mesmas variações de ocupação e de distribuição vegetal foram registradas por Behling (2002) para campos e cerrados no Sul e Sudeste do Brasil, durante o quaternário tardio, utilizando seis sítios palinológicos nestas regiões. O autor registrou mudanças na ocupação vegetal, com o tipo de vegetação variando de florestas de araucárias, a campos cerrado e florestas semidecíduas. Ledru (2002) também registrou mudanças na ocupação da vegetação em quatro sítios palinológicos: Vale do Icatu, Cromínia, Lagoa dos Pires e Catas Altas, entre 35 e 18 mil anos antes do presente. Mudanças quanto à cobertura vegetal também foram registradas para a Amazônia com a ocupação pela vegetação de cerrado há 60 mil anos antes do presente, revelada por registros palinológicos no sítio Carajás, uma área atualmente dominada por floresta tropical úmida (Suguió, 2010).

Consequência direta ou indireta dessa história biogeográfica, o fato é que a vegetação de cerrado varia em composição ao longo da sua distribuição. A divisão do cerrado em seis fitoprovíncias efetuada por Ratter *et al.* (2003) confirma esse aspecto. Considerando 376 áreas, esse trabalho registrou 951 espécies de árvores e grandes arbustos, onde cerca de 35% ocorre apenas em uma fitoprovíncia e somente 3,9% das espécies são encontradas em todas as seis (Bridgewater *et al.*, 2004; Ratter *et al.*, 1996; Ratter *et al.*, 2001; Ratter *et al.*, 2003). Assim, cada fitoprovíncia é caracterizada aparentemente pelo seu próprio conjunto florístico.

Essa divisão em fitoprovíncias pode ser uma consequência da intensa especiação e diversificação a que esta vegetação esteve submetida (Ratter *et al.*, 1997), resultado da história biogeográfica descrita aqui, culminando nos altos níveis de endemismo atribuídos à vegetação.

Considerando as informações acima, independentemente da estimativa de origem, a vegetação de cerrado possui no mínimo quatro milhões de anos (Beerling; Osborne; 2006; Cerling *et al.*, 1997; *para revisão* Edwards *et al.*, 2010), esteve submetida a extremos climáticos (Cox; Moure, 1993; Furley, 1999; Pennington *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2009; Prado; Gibbs, 1993; Prance, 1982; Prance, 2006; Ratter *et al.*, 1997; Werneck, 2011), sob influência da orogenia da Cordilheira dos Andes (Lavina; Fauth, 2010; Zanella, 2010), do fogo e da presença e/ou ausência de mega-herbívoros (Guimarães, 2014; Lehmann *et al.*, 2014; Simona *et al.*, 2009), fatores esses que moldaram sua configuração atual (*para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006). A investigação da consistência e das relações biogeográficas dessas fitoprovíncias, podem ajudar a lançar hipóteses de como e em que ordem elas se diferenciaram.

### 2.3 ANÁLISES BIOGEOGRÁFICAS

Considerando a história biogeográfica do cerrado e sua atual configuração, distribuída em seis fitoprovíncias distintas, qual seria a relação de ancestralidade entre regiões? Esta questão é domínio da biogeografia histórica, que procura associar padrões atuais de distribuição dos táxons com eventos geológicos, climáticos e biológicos (Crisci, 2001; Morrone; Crisci, 1995; Posadas *et al.*, 2006). A abordagem dentro da biogeografia histórica que procura estabelecer relações entre áreas de endemismo é a análise de parcimônia de endemismo, o PAE (Rosen, 1988), que as realiza com base em taxa compartilhados por meio da solução mais parcimoniosa (Carvalho, 2010; Crisci, 2001; Morrone; Crisci, 1995; Posadas *et al.*, 2006). São amplas as críticas à PAE, incluindo: 1) a utilização de áreas artificialmente delimitadas, como divisões políticas de territórios; 2) taxa distribuídos em todas as áreas e não necessariamente os endêmicos da vegetação em questão (Peterson, 2008); 3) não necessariamente inferir a história biogeográfica, por não incluir informações sobre taxa relacionados filogeneticamente (Morrone, 2005; Nihei, 2006; Posadas *et al.*, 2006). Contudo, sendo utilizado considerando essas limitações, o PAE ainda se mostra uma poderosa ferramenta na delimitação de áreas de endemismo e na proposição de hipóteses biogeográficas (Carvalho, 2010).

Outra ferramenta veio somar-se à PAE por incorporar a variável filogenética nas análises, a CADE (análise cladística de distribuição e endemismo). Na CADE, as áreas de endemismo já estão pré-determinadas e o estabelecimento de relações entre estas inclui a análise dos taxa compartilhados, agrupando-os no mais inclusivo nível hierárquico. Por exemplo, a análise agrupará os táxons em espécies, se a matriz consistir de categorias do tipo

subespécies, e em gêneros, se a matriz consistir de categorias do tipo espécies (Porzecanski; Cracraft, 2005), assim incorporando a informação cladística (Santos *et al.*, 2007). Estas análises podem esclarecer as relações de ancestralidade entre estas fitoprovíncias, por considerar áreas de endemismo como unidades históricas (Carvalho, 2010).

Considerando a história biogeográfica descrita acima e o histórico de diferenciação entre essas áreas, podemos esperar que a evolução do cerrado tenha reflexo não apenas em sua composição florística, mas igualmente em seus padrões ecológicos. A utilização de parâmetros ecológicos para caracterização de comunidades, também é um tema abordado nessa revisão.

## 2.4 CARACTERÍSTICAS REPRODUTIVAS

Os atributos reprodutivos, como tamanho, cor e forma de flores, sistema sexual e recursos florais, fornecem indicativos dos possíveis grupos de polinizadores das espécies, da manutenção e da evolução destas, fornecendo dados valiosos sobre a estrutura da comunidade, podendo ser utilizados para comparação de diferentes ecossistemas (Faegri; Pijl, 1979; Machado; Lopes, 2003, 2004).

Diversos ecossistemas, em sua grande maioria florestas tropicais úmidas, têm sido caracterizados com sucesso por seus atributos florais e reprodutivos e, por vezes, com associações entre estas características e propriedades ecológicas desses ecossistemas. Como, por exemplo, temos caracterizações de estrutura reprodutiva das comunidades (Ramirez; Brito, 1990; Sobrevila; Arroyo, 1982; Zapata; Arroyo, 1978), de sistemas sexuais (Bullock, 1995; Vamosi, 2006), de atributos ecológicos correlacionados a sistemas sexuais, como tipos de flores, frutos e sementes (Chen; Li, 2008), polinização das espécies e guildas de polinizadores de florestas de dipterocarpaceas (Kato, 1996), relações entre frequências de atributos florais e reprodutivos com status sucessional da comunidade (Ibarra-Manríquez; Oyama, 1992; Kang; Bawa, 2003) e correlação entre a redução de estratégias de polinização e fragmentação de ecossistemas florestais (Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009).

Em ecossistemas brasileiros, temos como exemplos, trabalhos de caracterização reprodutiva de plantas para restinga (Ormond *et al.*, 1991), em que a proporção de espécies entre os sistemas sexuais foi semelhante ao encontrado para florestas tropicais úmidas, e de caracterização de atributos florais e reprodutivos para a caatinga, que possui um alto percentual de espécies com síndrome de polinização especializada (abelhas grandes, morcegos e beija-flores) e proporção de sistemas sexuais surpreendentemente semelhantes ao encontrado em outras florestas tropicais úmidas (Machado; Lopes, 2004; Machado *et al.*, 2006). Para o cerrado

há informações para as áreas centrais de ocorrência da vegetação, a exemplo do trabalho de Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger (1988) para áreas do Centro-Oeste, onde os autores descreveram o percentual de espécies com síndromes de polinização zoófilas, dentre outros atributos. Outro trabalho realizado no cerrado é o de Oliveira e Gibbs (2000), que aborda frequências de síndromes de polinização em áreas de cerrado em Brasília (DF) e que reportam índices semelhantes aos encontrados em florestas tropicais úmidas. Mais recentemente, Martins e Batalha (2006), também para áreas do Centro-Oeste (GO, MS e MT), descreveram caracteres reprodutivos e sistemas sexuais das espécies.

O cerrado é bastante amplo e heterogêneo florísticamente e a caracterização reprodutiva, considerando as variações na composição florística entre as áreas de ocupação ou fitoprovíncias, além de proporcionar dados sobre os caracteres reprodutivos para a vegetação, possibilitará uma visão ecológica ampla da estrutura da comunidade, por aumentar sua área de abrangência, incluindo áreas de cerrados marginais do Nordeste e de áreas na Amazônia. Além disso, essa composição de caracteres florais e reprodutivos podem ser utilizadas para caracterizar e indicar diferenças funcionais entre as fitoprovíncias ou regiões de cerrado.

## 2.5 DIVERSIDADE FUNCIONAL

A caracterização dos ecossistemas com base em índices de riqueza e diversidade de espécies tem sido utilizada com enorme aceitação nas últimas décadas, mas tem se mostrado pouco elucidativa da estrutura e funcionamento das comunidades (Cianciaruso *et al.*, 2009). A ideia implícita destas medidas é de que as diferentes espécies contribuem em igual medida nos processos ecossistêmicos. Evidências sugerem, entretanto, que os efeitos da diversidade sobre os processos ecossistêmicos, como dinâmica de recursos, estabilidade e estrutura de comunidades, podem ser devido às características funcionais das espécies e às suas interações (Díaz; Cabido, 2001; Loreau *et al.*, 2001).

A diversidade funcional é definida como “um conjunto de caracteres das espécies e suas interações, que possui efeito sobre os processos do ecossistema” (Díaz; Cabido, 2001; Tilman *et al.*, 1997). Caracterização funcional de ecossistemas tem sido relatada, por exemplo, para comunidades fitoplanctônicas em níveis de distúrbios intermediários (Weithof *et al.*, 2001) e em campos temperados, explicando variação em propriedades dos ecossistemas, como quantidade e fluxo de biomassa (Mokany *et al.*, 2008).

Para plantas, os atributos funcionais mais registrados são os vegetativos, relacionados a padrões estruturais, como altura, forma de crescimento e tamanho da copa; regenerativos, como

modo de dispersão e capacidade de rebrota; além de atributos de folhas, caules e raízes (*e.g.* Bello *et al.*, 2010; Cornelissen *et al.*, 2003).

Atributos reprodutivos podem ser igualmente importantes para avaliar estruturas funcionais em comunidades biológicas. Fontaine *et al.* (2006) relataram que a diversidade funcional de interações entre plantas e polinizadores é crítica para a persistência e o funcionamento dos ecossistemas. Utilizando este parâmetro, Girão *et al.* (2007) e Lopes *et al.* (2009) demonstraram que a fragmentação florestal possui efeitos sobre o tipo e a frequência dos atributos reprodutivos de comunidades de plantas, com consequente redução de diversidade funcional reprodutiva. Em áreas fragmentadas, portanto, mudanças como efeito de borda, redução na área de abrangência do ecossistema e distância entre os fragmentos (isolamento), modificaram a abundância relativa das espécies, com uma proliferação maior de espécies com caracteres reprodutivos generalistas, reduzindo a diversidade funcional.

No cerrado, a vegetação é uma paisagem de grandes áreas, classificadas, por suas diferenças florísticas, em fitoprovíncias. Nas diferentes fitoprovíncias de cerrado quais serão os índices de diversidade de atributos funcionais reprodutivos? Existem diferenças funcionais reprodutivas entre estas fitoprovíncias ou regiões florísticas? As possíveis diferenças funcionais encontradas poderão estar associadas à história biogeográfica do ecossistema?

Investigações sobre aspectos históricos e funcionais-reprodutivos das regiões florísticas de cerrado, além gerar informações técnico-científicas importantes para o avanço do conhecimento sobre a biogeografia e ecologia da vegetação, também poderão ser utilizadas em conjunto para o planejamento de estratégias de conservação, que são de extrema importância para esse ecossistema, onde menos de 2% das suas áreas estão protegidas (Ratter *et al.*, 1997; Silva; Bates, 2002) e que já perdeu mais da metade de seu território com o avanço da agropecuária (Guimarães, 2010).

### **3 ARTIGO 1 - DELIMITAÇÃO E RELAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS DE REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO COM BASE EM ESPÉCIES ARBÓREAS.**

#### **Introdução**

O cerrado é uma formação vegetacional brasileira, que se enquadra no bioma savana, sendo caracterizado, *sensu stricto*, por um estrato herbáceo dominante, árvores e arbustos esparsos e a presença natural de fogo (Furley *et al.*, 1999; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006; Guimarães, 2014; Lehmann *et al.*, 2014; Ratter *et al.*, 1997). Contudo, a vegetação não é estruturalmente uniforme, sendo considerada um complexo vegetacional com várias fisionomias, classificadas de acordo com o grau de dominância do estrato lenhoso, variando de campo limpo, com total ausência de espécies arbóreas, até formações florestais, os cerradões (Coutinho, 1978; Eiten, 1972; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006). O cerrado distingue-se de outras savanas também por ser a mais úmida do mundo (Furley *et al.*, 1999), por seu alto grau de endemismo de plantas, animais e fungos (Furley *et al.*, 1999; Guimarães, 2014; Klink; Machado, 2005; Myers, 2000; Silva; Bates, 2002) e por sua alta riqueza de espécies lenhosas (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006).

De fato, levantamentos florísticos evidenciam que a flora do cerrado é rica em espécies lenhosas, com cerca de 1.000 a 2.000 espécies estimadas (Castro *et al.*, 1999), e que a composição dessas espécies varia ao longo da ocupação da vegetação (Bridgewater *et al.*, 2004; *para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006), que se estende por cerca de dois milhões de quilômetros quadrados, correspondendo a cerca de 23% do território brasileiro (MMA, 2002). Esta heterogeneidade florística é tão característica (Bridgewater *et al.*, 2004; Furley *et al.*, 1999; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006; Ratter *et al.*, 1997), que as áreas de ocorrência da vegetação foram agrupadas por Ratter *et al.* (2003) em seis províncias fitogeográficas: província nordeste, província central-sudeste, província central-ocidental, província sul, província extremo-ocidental, áreas isoladas na região amazônica, todas caracterizadas por seu próprio conjunto florístico e com alta diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  (Bridgewater *et al.*, 2004).

Entre as causas apontadas para essa heterogeneidade florística estão a grande extensão latitudinal (05° a 25°) e as variações nas médias de temperaturas e precipitação associadas a ela (Silva *et al.*, 2008), especialmente entre as áreas de cerrado na região Amazônica e as ocorrentes no centro sul do território brasileiro (*para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006).

Outros fatores com influência na distribuição e heterogeneidade do cerrado são o fogo (Lehmann *et al.*, 2014), ocorrente em toda a formação vegetacional, e o solo, em sua maior parte caracterizado como bem drenado, profundo e distrófico (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006). Considerando que esses dois fatores são ubíquos a formação vegetacional, a diversificação encontrada entre as regiões de cerrado podem ser também consequência de aspectos biogeográficos históricos aos quais essa vegetação esteve submetida, em especial mudanças climáticas ocorridas nos últimos dois milhões de anos.

As mudanças climáticas do quaternário ocasionaram diversas modificações de paisagem no planeta (Brown; Lomolino, 2006; Cox; Moure, 1993), incluindo as contrações e expansões das formações vegetacionais abertas brasileiras: os cerrados e as florestas secas (Prance, 2006). Esses dois tipos vegetacionais possivelmente ocuparam grande parte do território brasileiro durante os picos glaciais, caracterizados por um clima mais seco e frio (Pennington *et al.*, 2000; Prado; Gibbs, 1993; Prance, 1982; Prance, 2006), enquanto durante os picos interglaciais, as altas precipitações e temperaturas propiciaram a expansão das florestas tropicais úmidas e a contração das formações vegetacionais abertas (Cox; Moure, 1993; Furley, 1999; Prado; Gibbs, 1993; Prance, 2006; Ratter *et al.*, 1997).

Estes aspectos históricos do cerrado podem ter gerado uma intensa especiação e diversificação (Ratter *et al.*, 1997), resultando na sua configuração atual, dividida nas seis fitoprovíncias propostas por Ratter *et al.* (2003). Hipóteses de relações de origem e dispersão entre essas áreas podem ser formuladas com base em análises de filogeografia, biogeografia cladística e de parcimônia de endemismo (Crisci *et al.*, 2003). Contudo, para o estabelecimento de relações biogeográficas entre áreas de endemismo, com base em um grande número de espécies, a ferramenta apropriada é a análise de parcimônia de endemismo, o PAE, que consiste em estabelecer relações entre essas áreas com base em táxons endêmicos compartilhados por meio da solução mais parcimoniosa (Posadas *et al.*, 2006; Morrone; Crisci, 1995).

As relações florísticas entre áreas apenas refletem relações históricas, se estabelecidas com base em espécies endêmicas, sendo esta uma das principais críticas a utilização de métodos de parcimônia e de endemismo para inferir histórico biogeográfico (Peterson, 2008). Espécies endêmicas são espécies restritas a uma região ou área geográfica (Brown; Lomolino, 2006) e podem indicar o histórico biogeográfico entre regiões, se considerarmos as presenças compartilhadas de taxa como carácter sinapomórfico (Crisci *et al.*, 2003). Assim, através da interpretação do cladograma de áreas com base em espécies endêmicas compartilhadas, poderemos propor hipóteses de como se deu a diferenciação e separação dessas áreas de cerrado.

Considerando o exposto sobre a riqueza de espécies arbóreas do cerrado, a variação na composição dessas espécies ao longo da ocupação da vegetação e aspectos históricos a que a vegetação esteve submetida, este trabalho teve por objetivos: 1) verificar a existência de regiões de endemismo, comparando as regiões delimitadas com as fitoprovíncias propostas por Ratter *et al.* (2003), 2) classificar as espécies arbóreas quanto ao endemismo a vegetação do cerrado e 3) acessar o histórico de diferenciação entre essas regiões de endemismos com base na flora de espécies arbóreas endêmicas.

## **Material e Métodos**

### **Matriz binária**

Foi elaborada uma matriz binária com a ocorrência de espécies arbóreas dos cerrados, nos locais referenciados em Ratter *et al.* (2003), para as seis fitoprovíncias. Para sua confecção, foram levantados todos os artigos/listas florísticas utilizados pelo autor (um total de 53 artigos. Ver material suplementar: anexo 1), que correspondem a 376 localidades. Para cada levantamento foi verificado: a) sinônimas e grafia correta dos nomes científicos das espécies, através da consulta aos sites do Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>) e da Flora do Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012>); b) a fisionomia abordada, considerando apenas as típicas deste tipo vegetacional (foram excluídas as vegetações associadas ao cerrado, como as florestas secas e as matas de galeria); c) a forma de vida das espécies, onde apenas o hábito arbóreo foi incluído (Para confirmar o hábito foram efetuadas consultas a herbários e ao site <http://www.splink.org.br>).

A restrição na utilização de apenas o hábito arbóreo foi necessária porque: 1) os levantamentos florísticos e fitossociológicos para o cerrado são variados quanto ao método de inclusão de espécies, onde alguns restringem-se às formas de vida lenhosas ou com algum limite de diâmetro da área basal (DAP variando de 3cm, 10cm, 15 cm, e 30cm). Para se ter uma ideia, dos 53 artigos utilizados, apenas 36% consideram todas as formas de vida; 2) é bastante difícil distinguir formas de vida de espécies no cerrado (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006), especialmente entre arbustivas e subarbustivas. Por exemplo, uma espécie pode ser classificada como subarbusto em uma área e não ser considerada em levantamentos florísticos, e em outra região, a mesma espécie, pode ser classificada como arbusto e ser incluída. Nesse caso, a não contabilização de uma espécie arbustiva em um local não significa sua ausência, mas apenas uma variação natural na forma de vida. Assim, optamos pela inclusão de apenas espécies

arbóreas cuja forma de vida é menos “variável”, 3) a riqueza de espécies arbóreas do cerrado é um dos aspectos que o distingue de outras savanas e pode mostrar um grande percentual de endemidade.

Os dados de georeferenciamento de cada localidade foram incluídos na matriz binária espécies x locais, visando a elaboração de um mapa, com o auxílio do software ArcView GIS 3.2 (Esri, 1998), com o objetivo de verificar em quais fitoprovíncias cada um destes locais está inserido. Para uma melhor análise, visualização e delimitação das regiões biogeográficas de cerrado, estes locais foram agrupados em 121 quadrículas geográficas com intervalos de 01° de latitude e 01° de longitude, onde as quadrículas foram identificadas com nomes que indicam as fitoprovíncias a que originalmente pertenciam (ADA- áreas disjuntas amazônicas, NE- província nordeste, EO - província extremo-ocidental, CO - província central-ocidental, CS- província central-sudeste, S- província sul).

### **Espécies endêmicas**

As espécies arbóreas do cerrado foram investigadas quanto ao endemismo à vegetação, verificando sua ocorrência em outras grandes formações vegetacionais brasileiras. Para essa classificação, a lista de espécies arbóreas para o cerrado foi comparada com listas de espécies para os principais domínios vegetacionais ocorrentes no país.

Para a caatinga, a matriz de dados foi comparada com um banco de dados de espécies construído com base em 25 listas florísticas publicadas para o ecossistema (Ver material suplementar: anexo 2).

Para verificar quais espécies arbóreas do cerrado possuem registro de ocorrência em florestas tropicais úmidas, a matriz de dados foi comparada com um banco de dados de espécies ocorrentes em florestas tropicais úmidas e caatinga, composta por 8.134 espécies. Essa matriz de dados foi utilizada e cedida por Santos *et al.* (2007).

Além dos checklists, foi verificada a ocorrência das espécies em outras formações vegetacionais por meio da análise de registros dos herbários vinculados a rede SpeciesLink-CRIA (<http://www.splink.org.br/index?lang=pt>). Nessa consulta, cada registro de espécie foi analisado com respeito à área de coleta e à formação vegetacional identificada (incluindo brejo de altitude, florestas decíduas e semi-decíduas, restinga e carrasco). Uma espécie foi considerada como pertencente à outra formação quando, na busca, eram encontradas mais do que dois registros de herbários para outros tipos de vegetação. Para as espécies registradas em vegetações associadas aos diversos tipos vegetacionais brasileiros, como mata de galeria,

florestas semi-decíduas e decíduas foi verificado se essas vegetações estavam dentro do domínio do cerrado, e caso estivessem, as espécies eram incluídas dentro do conjunto de endêmicas.

Assim, ao final do levantamento de espécies arbóreas descrita no item anterior e da classificação quanto ao endemismo a vegetação descrita aqui, duas matrizes de dados foram confeccionadas: a primeira, com todas as espécies arbóreas levantadas para o cerrado *versus* as quadrículas geográficas utilizada na delimitação de regiões de endemismo, e a segunda, com espécies endêmicas *versus* regiões de endemismo, utilizada nas análises de relações histórico-biogeográficas (ver itens a seguir).

### **Análises de Classificação e Agrupamento**

A matriz binária com as espécies arbóreas do cerrado foi utilizada para a classificação e agrupamento das áreas de ocorrência da vegetação, através do método de associação média – UPGMA, que utiliza uma matriz de similaridade com base em índice de Sørensen. As duas análises, tanto os cálculos de similaridade quanto o UPGMA, estão disponíveis no programa FITOPAC 2.1 (Shepherd, 2010). O índice de Sørensen foi escolhido por ser o mais adequado para análises de similaridade utilizando artigos florísticos, uma vez que se desconhece o esforço de coleta de cada levantamento.

O grau de distorção do agrupamento ou dendograma gerado pelo UPGMA foi avaliado pela análise do coeficiente cofenético. Após todas as análises, mapas de quadrículas foram confeccionados com o uso do software DIVA-GIS (Hijmans, 2005) para a visualização e comparação dos agrupamentos delimitados.

### **Delimitação das regiões de endemismo**

O PAE baseado em quadrículas geográficas é recomendado para delimitação de áreas de endemismo (Morrone, 1994), utilizando o máximo algoritmo de parcimônia e gerando uma árvore consenso entre as áreas encontradas, selecionando apenas as áreas de endemismo sustentadas por um clado monofilético (Crisci *et al.*, 2003). Este método foi utilizado para auxiliar na delimitação de áreas de endemismo do cerrado, com base na matriz binária de espécies arbóreas registradas, e os clados monofiléticos identificados nos cladogramas gerados, foram comparados com os agrupamentos florísticos identificados na análise de UPGMA (descrita no item anterior), com as regiões coincidentes identificadas e estabelecidas como

regiões de endemismo do cerrado. Para testar se os grupos identificados nas análises acima são verdadeiros, estes foram testados com MRPP (Multi-Response Permutation Procedures), disponível no software Pcord 4.0 (McCune; Mefford, 1999). Com a comparação entre métodos e o teste de significância desses grupos, esperamos ter assegurado a consistência das regiões de endemismo para o cerrado.

Delimitadas estas regiões de endemismo, utilizamos a matriz de classificação das espécies arbóreas do cerrado quanto ao endemismo a vegetação, para contabilizar, para cada uma delas, o número e a frequência de espécies com coocorrência em outros tipos de vegetação. O objetivo nessa análise foi verificar se, a contribuição de espécies arbóreas pelos tipos vegetacionais limítrofes ao cerrado varia entre essas regiões de endemismo. As diferenças nas frequências de espécies ocorrentes em florestas tropicais úmidas, caatinga, carrasco, florestas decíduas e semi-decíduas e restinga entre as regiões de endemismo foram comparadas através do teste G utilizando o programa Biostat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

### **Relações biogeográficas entre regiões de endemismo**

A análise de parcimônia de endemismo é uma ferramenta de biogeografia histórica que compara áreas, quadrantes ou locais de acordo com o táxon compartilhado por meio da solução mais parcimoniosa, resultando em uma classificação hierárquica das unidades geográficas e assumindo que esta classificação informa sobre a relação entre áreas de endemismo (Crisci *et al.*, 2003). Este método foi criticado por utilizar áreas artificialmente delimitadas e por utilizar taxa distribuídos em todas as áreas (não necessariamente taxa endêmicos à vegetação em questão) (Peterson, 2008). Este método também é criticado por não necessariamente inferir a história biogeográfica, uma vez que não inclui informações sobre taxa relacionados filogeneticamente (Nihei, 2006; Posadas *et al.*, 2006). As sugestões desses autores são utilizar áreas de endemismo pré-existentes e adicionar relações filogenéticas entre os taxa. As críticas foram atendidas, dentro das limitações da metodologia utilizada, como exposto a seguir.

Para estabelecer relações biogeográficas históricas do cerrado limitamos a análise do PAE para esse fim utilizando apenas espécies endêmicas e áreas de endemismo pré-estabelecidas, delimitadas nas análises anteriores. Para incorporar a variável filogenética, utilizamos a Análise Cladística de Distribuição e Endemismo (CADE). Na CADE as áreas de endemismo já estão pré-determinadas e o estabelecimento de relações entre estas inclui a verificação dos táxons compartilhados, agrupando-os no mais inclusivo nível hierárquico. Por exemplo, a CADE agrupará os táxons em espécies se a matriz consistir de categorias do tipo

subespécies, e em gêneros, se consistir de espécies (Porzecanski; Cracraft, 2005), assim incorporando a informação cladística (Santos *et al.*, 2007). Estas análises podem esclarecer as relações biogeográficas entre estas regiões de endemismo por considerar estas áreas como unidades históricas (Carvalho, 2010).

Todas as análises com uso do PAE e CADE foram feitas no software TNT (Tree analysis using New Technologies) (Goloboff *et al.*, 2003) com o uso da busca tipo New Technology Search (árvores do tipo Wagner- Nixon, 1999), com um intervalo de confiança de 75% e, 1000 replicações (Goloboff *et al.*, 2003).

## Resultados

A matriz binária com as espécies arbóreas consta de 963 espécies e 270 localidades. A ausência de algumas localidades na matriz de dados deveu-se à exclusão, na compilação, das teses, dissertações, livros e resumos, e também devido à junção de locais apontados por Ratter *et al.* (2003) como várias localidades diferentes, mas que possuem uma lista florística conjunta, gerando uma discrepância entre a quantidade de locais na matriz binária e a quantidade de locais que seriam utilizadas nas análises. Contudo, como demonstrado pelo mapa (Fig. 1), 270 localidades cobrem todas as seis fitoprovíncias propostas, sendo representativas destas.

A classificação das espécies arbóreas de cerrado quanto à ocorrência em outras formações vegetacionais revelou que das 963 espécies, 79 são restritas a essa formação vegetacional (8,2%). As outras foram registradas para florestas tropicais úmidas (632 spp, abrangendo brejos de altitude, matas de várzea, igapós, floresta atlântica e amazônica, matas de terra firme e de araucária), caatinga (166 spp), restingas (26 spp), carrasco (12 spp), florestas decíduas ou semi-decíduas não relacionadas com cerrados (19 spp), matas de galeria não relacionadas ao cerrado (14 spp), chaco ou região chaqueña (incluindo misiones) e áreas estépicas da Cordilheira dos Andes (9 spp). Para algumas espécies não conseguimos encontrar dados de distribuição e não foram confirmadas como restritas (15 spp). Algumas das espécies foram registradas para mais de uma formação vegetacional.

## Delimitação de áreas de endemismo

A análise PAE encontrou cinco cladogramas e o mais parcimonioso (17,0000 arranjos) identificou nove pequenas regiões de endemismo, considerando-se as 963 espécies arbóreas (Fig. 2). Na árvore consenso, dois desses grupos (verde claro e verde escuro) mesclam

formando um único grupo correspondente à área core dos cerrados brasileiros. Diversas áreas não formam grupos monofiléticos (quadrículas na cor azul petróleo. Fig. 3). Estas análises demonstram que as regiões florísticas delimitadas por Ratter *et al.* (2003) correspondem de maneira geral com as regiões encontradas nesse trabalho. Com algumas diferenças expostas a seguir.

Ratter *et al.* (2003) classificou as regiões florísticas do cerrado em 1) província nordeste (áreas da Bahia, Ceará, extremo norte de Minas Gerais, Maranhão, Piauí e Tocantins), 2) província central-sudeste (Distrito Federal, Goiás, centro e sul de Minas Gerais), 3) província central-ocidental (Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás, Tocantins e alguns sítios no interior do Pará), 4) província sul (São Paulo, Paraná e sul de Minas Gerais), 5) província extremo ocidental (Rondônia, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso) e 6) áreas isoladas da amazônia (ver Fig.1-Ratter *et al.* 1997, Ratter *et al.*, 2003, Bridgewater *et al.*, 2004).

A análise de parcimônia de endemismo revelou que a província nordeste, anteriormente delimitada é menor, e que áreas de cerrado do sul dos estados do Piauí e Maranhão, correspondente a região meio-norte do país, não mostram diferenças biogeográficas com a área core, que corresponderia à província central-ocidental. A província nordeste (NE) é, portanto, bem menos representativa e está imersa em uma matriz de vegetação semiárida, com áreas de transição e ecótonos (Fig. 1 e Fig.2). O cladograma consenso do PAE (Fig.3) mostra a consistência e o tamanho biogeográfico da área core de cerrado englobando áreas do sul do Piauí e Maranhão, Tocantins, Goiás e Mato Grosso.

A análise também delimitou uma nova região de endemismo na margem oriental do rio São Francisco, entre a Bahia e Minas Gerais, denominada “região do São Francisco” (SF). As análises também revelaram que algumas áreas dentro da província de áreas disjuntas amazônicas não formaram um clado monofilético com outras áreas de cerrado da região (Fig.3: quadrículas com cor azul petróleo).

A análise de associação média (UPGMA), com o uso do índice de similaridade de Sørensen, classificou as áreas de cerrado em 14 agrupamentos, onde foram considerados os com mais de três áreas/quadrículas (Fig.4). O coeficiente cofenético nos agrupamentos foi alto (0,92), confirmando pouca distorção no dendograma.

As identificações desses agrupamentos em mapas de quadrículas indicaram cerca de oito regiões de endemismo e as regiões de agrupamento florístico coincidiram nas duas análises, a de associação média (UPGMA) e a análise de parcimônia de endemismo (considerando o cladograma mais parcimonioso), correspondendo ao que identificaremos como regiões de endemismo dos cerrados (Fig. 5). As quadrículas coincidentes foram agregadas e os grupos

identificados foram denominados de acordo com as regiões florísticas utilizadas por Ratter *et al.* (2003) em: áreas disjuntas amazônicas (ADA), extremo-ocidental (EO), nordeste (NE), São Francisco (SF), Tocantins (TO), sul (S), central-sudeste (CS) e Mato Grosso do Sul (MS). Esses grupos são verdadeiros ( $p= 0,0000$ ) com uma coesão média ( $A=0.6$ ) e isolados segundo a análise de MRPP ( $T = -31.7$ ), demonstrando que essas regiões de endemismo são consistentes e poderão ser utilizadas em análises posteriores.

As áreas disjuntas amazônicas (ADA) localizam-se nas regiões de campos dos estados do Amapá, Pará e Roraima, no Norte do território brasileiro. As áreas do grupo extremo-ocidental (EO) localizam-se no estado de Rondônia. As áreas do grupo nordeste (NE) localizam-se nos estados da Bahia (norte), Ceará, Maranhão e algumas áreas centrais do Piauí. O complexo São Francisco (SF) inclui algumas áreas em Minas Gerais e Bahia. O grupo Tocantins (TO), que corresponde a uma parte das áreas “core” do cerrado, inclui locais no sul dos estados do Piauí e Maranhão e áreas do estado do Tocantins. O grupo Sul (S) são áreas de cerrado no estado de São Paulo, e o grupo do Mato Grosso do Sul (MS) corresponde a áreas da vegetação no estado de Mato Grosso do Sul. Esses grupos foram utilizados nas análises de biogeografia histórica (Fig.4).

As regiões de endemismo encontradas foram caracterizadas por distintos números de espécies endêmicas, com as regiões do centro-sul do tipo vegetacional com um maior número de espécies endêmicas em comparação as regiões marginais de cerrado (ADA, NO, EO). A região CS possui 29 espécies endêmicas, seguida por região S e TO, cada uma com 26 espécies, região MS com 20 espécies, região NE e EO, cada uma com quatro espécies e a região ADA com uma espécie.

As áreas de endemismo estão caracterizadas ainda, pela mesma proporção de espécies coocorrente em florestas tropicais úmidas ( $p=1$ ; Graus de Liberdade-  $GL=7$ ), caatinga ( $p=1$ ;  $GL=7$ ), carrasco ( $p=1$ ;  $GL=6$ ), florestas decíduas e semidecíduas ( $p=1$ ;  $GL=5$ ) e restinga ( $p=1$ ;  $GL= 7$ ) (Tabela 1), não possuindo diferenças significativas entre essas regiões quanto à contribuição de cada tipo vegetacional limítrofe ao cerrado à sua flora arbórea.

Tabela 1 – Proporções de elementos arbóreos ocorrentes em outras formações vegetacionais brasileiras para cada região de endemismo do cerrado. Sigla das regiões de endemismo: (NE) Nordeste, (TO) Tocantins, (SF) São Francisco, (CS), Central-sudeste, (MS) Mato Grosso do Sul, (S) Sul, (EO) Extremo-ocidental e (ADA) áreas disjuntas amazônicas

Regiões	Floresta Tropical Úmida	Caatinga	Carrasco	Florestas Secas	Restinga
NE	55.0%	36.0%	3.0%	3.0%	3.0%
TO	62.3%	25.0%	1.9%	7.7%	3.1%

SF	64.1%	25.6%	3.4%	2.6%	4.3%
CS	66.1%	24.1%	4.1%	1.4%	4.4%
MS	60.9%	27.1%	7.5%	0.8%	3.8%
S	74.0%	19.8%	2.6%	0.4%	3.3%
EO	63.3%	28.6%	7.1%	0.0%	1.0%
ADA	83.9%	12.9%	0.0%	0.8%	2.4%

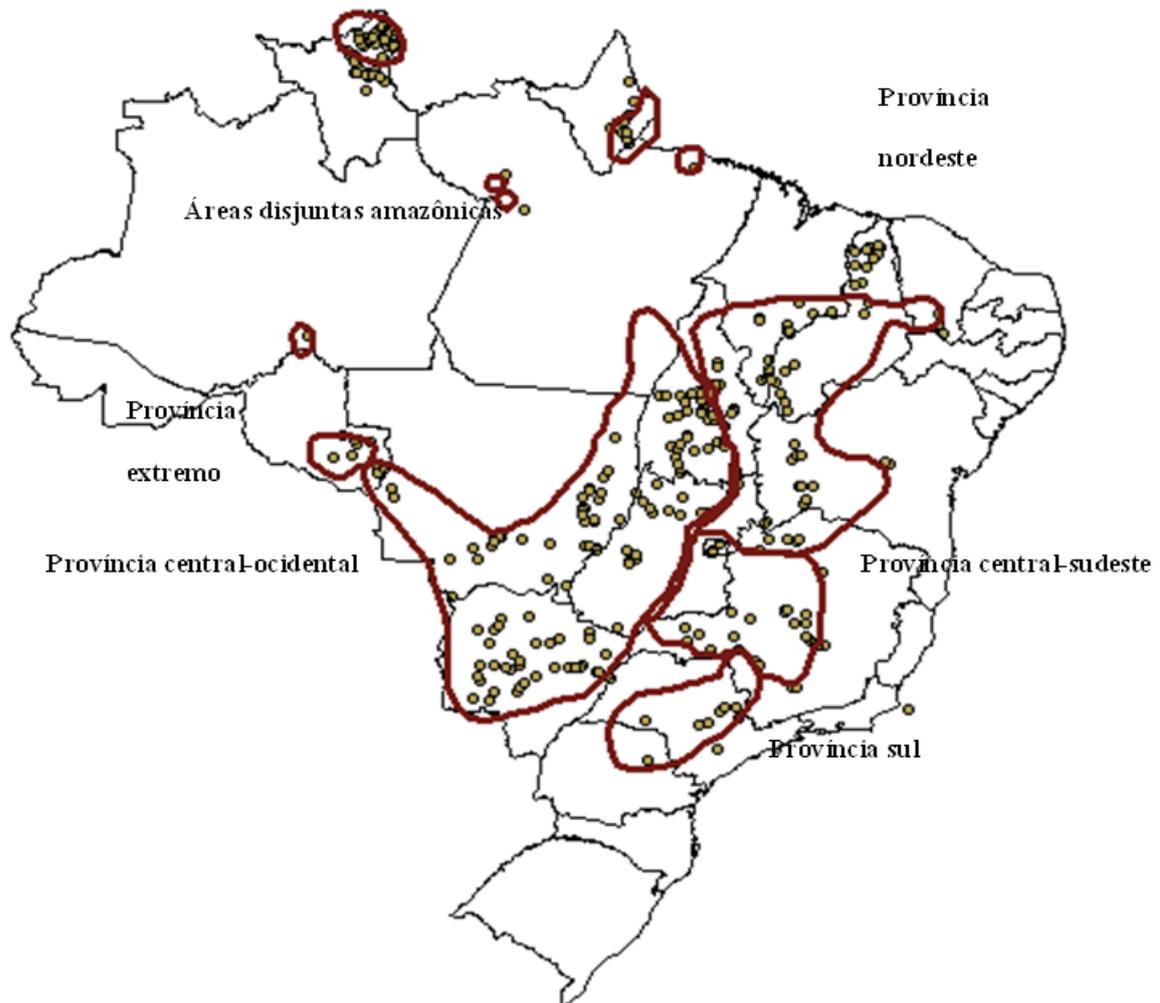
Fonte: A autora (2015).

### **Relações biogeográficas entre regiões de endemismo**

A análise de parcimônia de endemismo (PAE) encontrou quatro cladogramas mais parcimoniosos relacionando biogeograficamente as regiões de endemismo dos cerrados e a CADE encontrou apenas um cladograma (Fig.5). Tanto o cladograma consenso da análise PAE, quanto o cladograma da CADE, coincidem quanto à estrutura e relatam a história de diferenciação dos centros de endemismo dos cerrados.

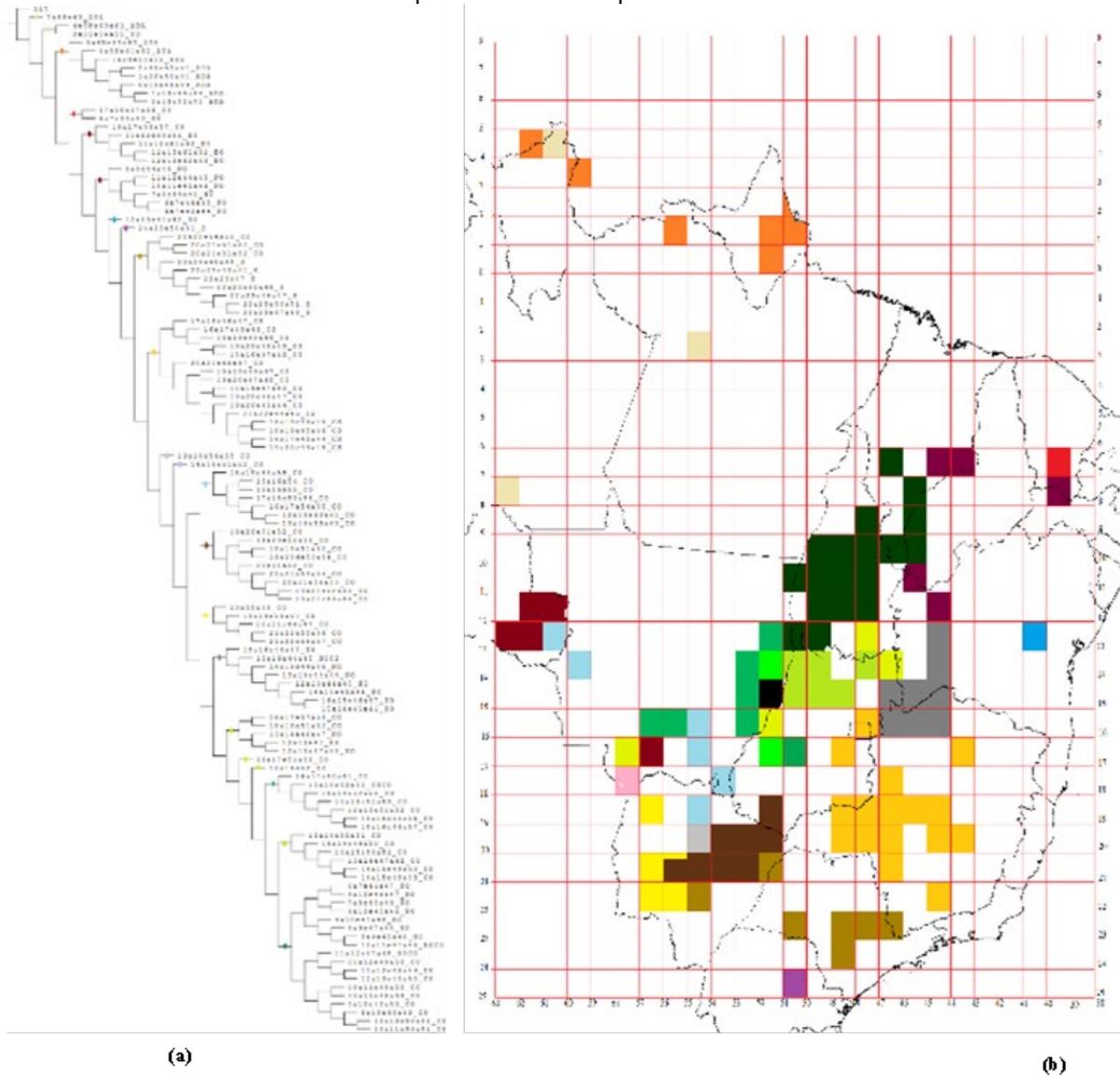
As regiões de endemismo delimitadas nas análises anteriores estão relacionadas biogeograficamente na ordem em que surgiram as primeiras barreiras à dispersão. As barreiras à dispersão surgiram primeiro nas regiões marginais do cerrado ADA, EO, NE e a áreas mais ao sul S, MS e CS, que são biogeograficamente mais similares, são as regiões centrais e mais estáveis quanto à ocorrência da vegetação. As regiões marginais (ADA, EO e NE) provavelmente se separaram anteriormente das regiões da área core do cerrado, durante extremos climáticos do Pleistoceno e possuem um menor número de espécies endêmicas arbóreas dos cerrados (Fig.5).

Figura 1 – Áreas amostradas (pontos amarelos) correspondentes a 270 locais, representativos das seis fitoprovíncias (círculos vermelhos) delimitadas por Ratter *et al.* (2003)



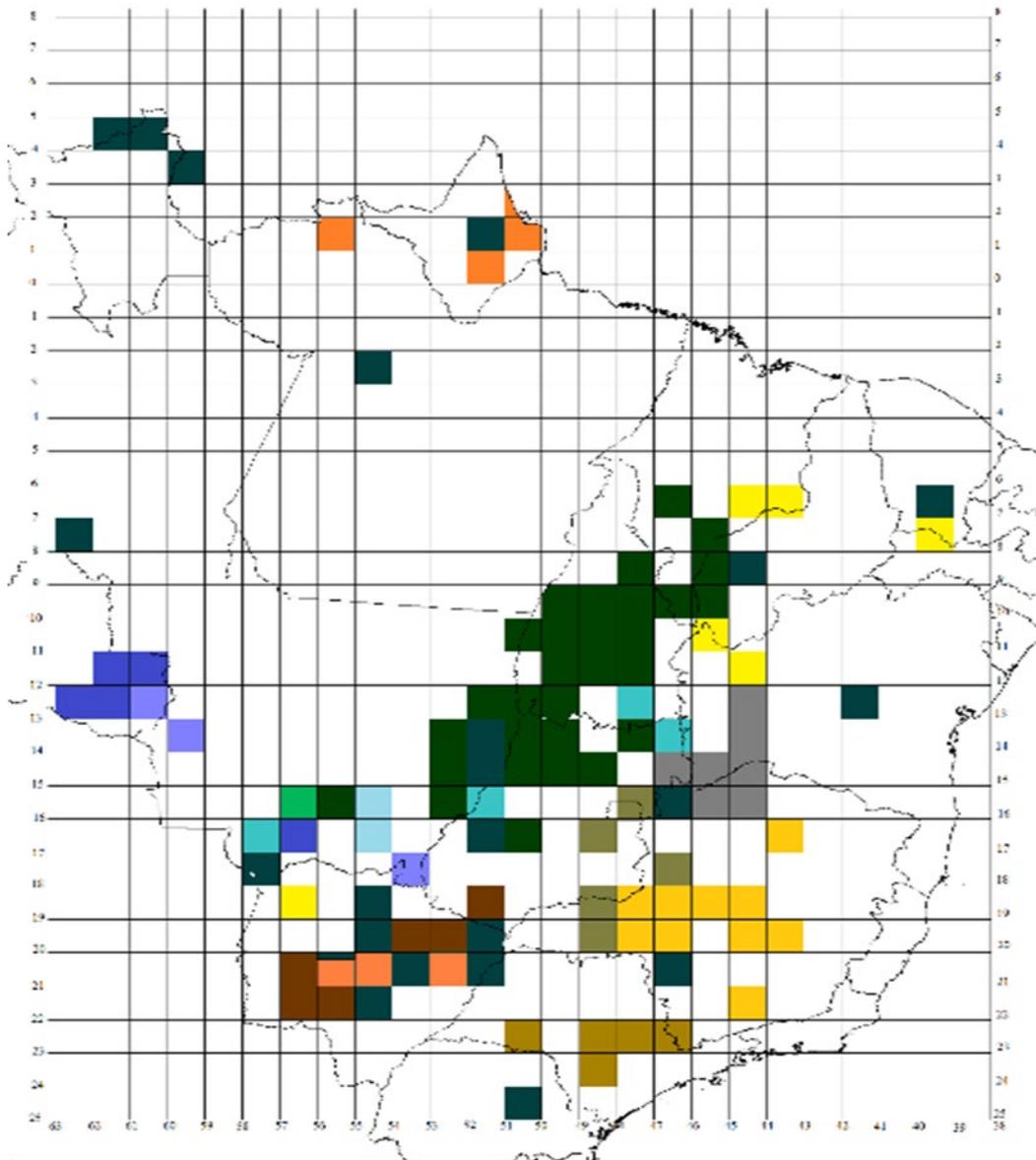
Fonte: Adaptado de Ratter *et al.* (2003).

Figura 2 – Cladograma (a) e mapa (b) resultantes da análise de parcimônia de endemismo (PAE) ilustrando os agrupamentos encontrados para 121 quadrículas geográficas de cerrado (cores indicando os clados) com base em espécies arbóreas compartilhadas.



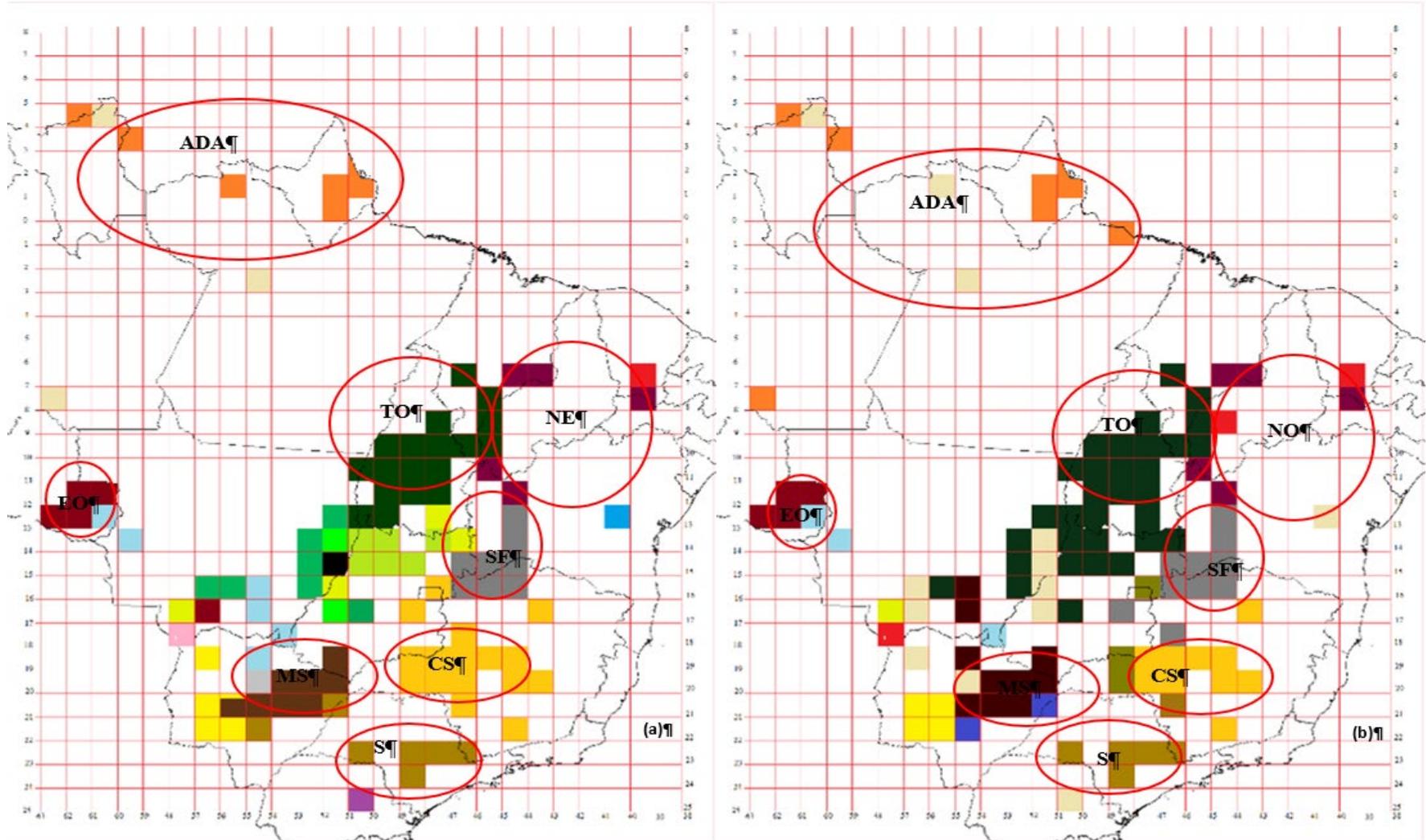
Fonte: A autora (2015).

Figura 3 – Mapa baseado em cladograma consenso resultado da análise de parcimônia de endemismo (PAE) ilustrando agrupamentos (clados) encontrados para 121 quadrículas geográficas de cerrado com base em espécies arbóreas compartilhadas.



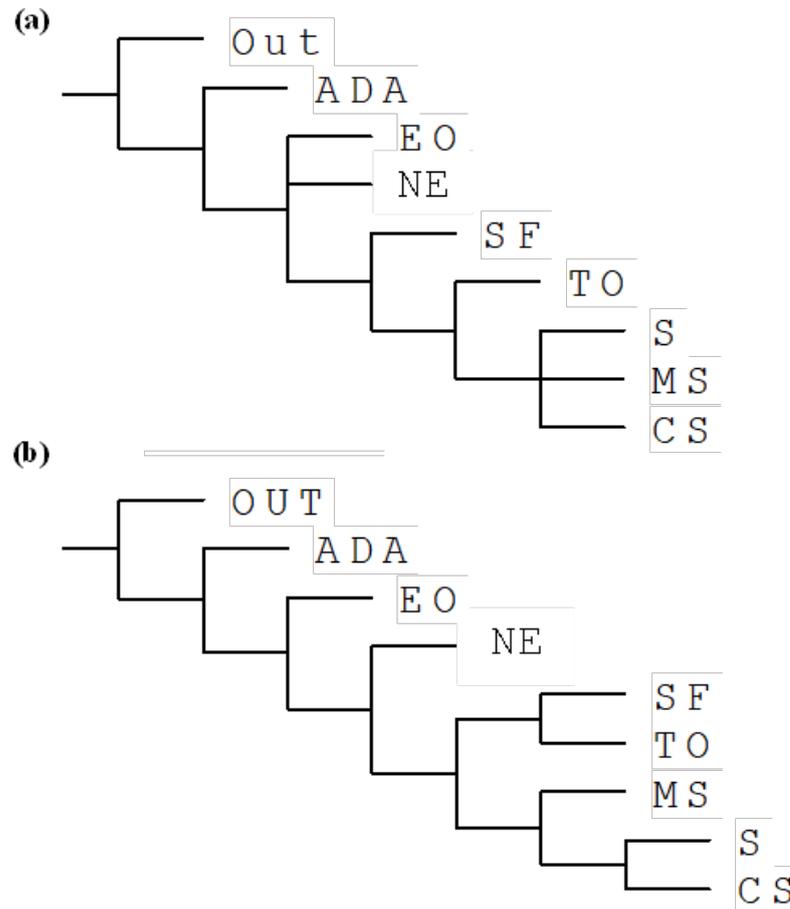
Fonte: A autora (2015).

Figura 4 – Regiões de endemismo e florística coincidentes entre as duas análises PAE (a)\* e UPGMA (b). As oito regiões delimitadas são grupos verdadeiros ( $A=0.6$ ;  $T = -31.7$ ;  $p < 0,05$ ). \*Cladograma mais parcimonioso utilizado



Fonte: A autora (2015).

Figura 5 – Cladogramas de relações histórico-biogeográficas entre áreas de endemismo de cerrado com base em espécies e gêneros arbóreos endêmicos. (a) Cladograma resultado do PAE (consenso entre 4 cladogramas mais parcimoniosos). (b) Cladograma mais parcimonioso encontrado pela análise cladística de distribuição e endemismo-CADE.



Fonte: A autora (2015).

## Discussão

A lista de espécies arbóreas do cerrado é composta por 963 espécies, número encontrado de acordo com estudos prévios, como por exemplo, Leitão Filho (1992), que registra cerca de 800 espécies arbóreas para esta formação vegetacional e Ratter *et al.* (2003), o estudo no qual este trabalho se baseou, que registra 914 espécies arbóreas.

Grande parte das espécies arbóreas registradas aqui ocorre em outras formações vegetacionais. A ocorrência de espécies de outros tipos vegetacionais, já havia sido apontado por Rizzini (1963), que classificou essas espécies como “acessórias” da vegetação. Castro (1999), entretanto, demonstrou que a utilização desse termo não é apropriada e nem ecologicamente relevante, uma vez que se desconhecem dados de abundância dessas espécies. Uma espécie considerada “acessória” pode ocorrer em outras formações vegetacionais, mas

também em baixa abundância, sendo, portanto, apenas uma espécie típica, mas pouco frequente do cerrado.

Assim, apesar do grande percentual de espécies dos cerrados que ocorrem nos diversos tipos vegetacionais limítrofes da sua distribuição, a abundância destas, em se tratando das espécies típicas, deve ser baixa nessas outras vegetações e com pequenas populações (*para revisão* Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006). Além disso, estas espécies coocorrentes a outras formações vegetacionais conferem às áreas de cerrados uma alta diversidade  $\alpha$  e  $\beta$ , com diferenças em composição de espécies encontradas em áreas com poucos hectares de distância (Bridgwater *et al.*, 2004; *para revisão* Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006), sendo a conservação dessas regiões heterogêneas importantes para assegurar a conservação das populações de espécies arbóreas.

Contudo, para a classificação de espécies quanto à endemidade, a abundância não é um fator determinante, sendo a definição de espécies endêmicas aquelas “restritas a uma localidade geográfica” (Brown; Lomolino, 2006), neste caso, restritas à um tipo vegetacional. Foi encontrado um baixo número de espécies arbóreas endêmicas ao cerrado (8,2%), comparado à estimativa de 40% de espécies endêmicas lenhosas apontada por Cavalcanti (1999). Salvo algumas limitações metodológicas, como erros na identificação da formação vegetacional em registros de herbários (atenuados com a consulta em listas florísticas), acreditamos que esse é, certamente, o número mais próximo possível, uma vez que a forma de vida arbórea possui menores taxas de especiação que a forma de vida herbácea (Levin; Wilson, 1976; Petit; Hampe, 2006; *para revisão* Rieseberg; Willis, 2007). A flora estimada de espécies herbáceas-subarborescentes do cerrado é sete vezes maior que a lenhosa e certamente esse estrato deve possuir um maior número de espécies restritas (Ratter *et al.*, 1997).

Heringer *et al.* (1977) *apud* Ratter *et al.* (1997) com uma lista de 774 espécies arbóreas/arborescentes classificou 336 espécies como endêmicas ao cerrado, um número maior que o encontrado nesse trabalho, devido provavelmente à inclusão de espécies arborescentes. Os mesmos autores observaram que, das espécies listadas, 205 são ocorrentes em mata atlântica e 200 da floresta amazônica. Esse dado levou Ratter *et al.* (1997) a especularem que a origem das linhagens de espécies do cerrado foi em florestas tropicais úmidas. Essa hipótese é reforçada pelo grande número de espécies com coocorrência neste ecossistema (632 spp.) encontradas nesse trabalho, em comparação com o número compartilhado com a caatinga (166 spp.), uma vegetação classificada conjuntamente ao cerrado dentro do bioma savana.

Informações sobre a origem e diversificação das savanas confirmam o cenário descrito acima. Dados de filogenia de espécies dos gêneros *Mimosa* L., *Andira* Juss., *Lupinus* L, e da

tribo Microliciae mostram que a diversificação das linhagens do cerrado é um evento recente (Simon *et al.*, 2009), relacionado à expansão de gramíneas C4 durante o Mioceno (Beerling; Osborne, 2006; Cerling *et al.*, 1997; *para revisão* Edwards *et al.*, 2010). As linhagens de espécies arbóreas do cerrado seriam provenientes, portanto, de florestas tropicais úmidas, espécies estas que recentemente se expandiram para os ecossistemas abertos e estão recentemente adaptadas ao ecossistema. Essas espécies provavelmente conseguiram se estabelecer na vegetação adaptando-se à influência regular do fogo, mas não necessariamente por diversificação *in situ* (Simon *et al.*, 2009), explicando o reduzido percentual de espécies endêmicas encontradas.

A presença de um grande número de espécies arbóreas no cerrado pode estar relacionada à ausência de megafauna que exerceria um controle de pastejo sobre plântulas de espécies arbóreas, permitindo a germinação de espécies endêmicas e intolerantes à sombra (Bond, 2008). Nas savanas africanas, por exemplo, o pastejo de herbívoros e o fogo mantêm a fisionomia abertas na savana (Guimarães, 2014). Na ausência deste pastejo no cerrado, espécies arbóreas provenientes de vegetações circunvizinhas adentraram os campos e algumas destas linhagens adaptaram-se ao fogo, aumentando a riqueza e diversidade de espécies arbóreas (Guimarães, 2014; Simon *et al.*, 2009).

O fogo possui efeito controle semelhante aos herbívoros em formações vegetacionais com regime regular desse fator abiótico (Bond; Keeley, 2005). Contudo, apesar de manter a fisionomia aberta dos cerrados, por permitir a germinação de plantas intolerantes à sombra, na ausência de pastejo, permite também o recrutamento de algumas espécies arbóreas que demonstram plasticidade fenotípica para adaptação ao ambiente com regime regular de fogo (Simon *et al.*, 2009). A presença da megafauna e do fogo foi uma influência determinante na diversidade e estrutura das savanas ao redor do planeta no passado (Bond, 2008; Bond; Keeley, 2005) e, certamente, esses fatores influenciaram a estrutura e a composição arbórea moderna do cerrado (Bond, 2008; Bond; Keeley, 2005; Guimarães, 2014; Lehmann *et al.*, 2014).

Assim, a composição arbórea do cerrado pode ser resultado de, além de clima, precipitação e solo, igualmente da ausência histórica de megafauna e da presença do fogo. A vegetação moderna se expandiu recentemente e o estrato arbóreo, apesar de adaptado ao fogo, possui poucas espécies endêmicas, devido às baixas taxas de especiação das espécies com ciclo de vida longo (Levin; Wilson, 1976; Petit; Hampe, 2006 *para revisão* Rieseberg; Willis, 2007).

#### **Delimitação das regiões de endemismo (uso da análise de parcimônia de endemismo)**

A heterogeneidade florística é uma característica da vegetação do cerrado (*e.g.* Bridgewater *et al.*, 2004; Castro *et al.*, 1999; Castro, 1994; Eiten, 1972; Ratter *et al.*, 1997; Ratter *et al.*, 2003; Rizzini, 1963). Levantamentos florísticos revelaram diferenças de composição florística encontradas entre áreas próximas (*para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006) e como resultado, a vegetação difere em  $\alpha$  e  $\beta$  diversidade (Bridgewater *et al.*, 2004). Essas diferenças florísticas encontradas, em geral, são atribuídas a variações do solo e das fisionomias do cerrado (*para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006).

Ratter *et al.* (2003) reconheceram essa variação na composição florística do cerrado, dividindo-o em seis regiões fitogeográficas, demonstrando que 300 espécies eram de distribuição ampla, enquanto 614 espécies eram espécies raras. Cada fitoprovíncia possui seu conjunto próprio de espécies, com pouca similaridade (0,2 e 0,36) entre as fitoprovíncias das áreas disjuntas amazônicas e a área core. Entre as fitoprovíncias extremo ocidental e a área core, o índice de similaridade é de 0,34 e 0,45 (ver Fig. 1; Bridgewater *et al.*, 2004). As fitoprovíncias correspondentes a área core demonstram uma similaridade de 50% entre si.

Nas análises de parcimônia de endemismo, a área core de cerrado revelou-se maior com a redução da fitoprovíncia nordeste, agrupando algumas áreas originalmente nesta fitoprovíncia dentro da primeira. Essa área demonstra ser uma grande unidade biogeográfica, distribuída desde 06° a 16° de latitude sul, englobando os estados do Piauí e Maranhão (sul), Tocantins e Goiás, e corresponde na análise de similaridade de Ratter *et al.* (2003) a área core (província central-ocidental) com mais de 50% de similaridade. Além disso, outra região de endemismo foi revelada em áreas próximas ao rio São Francisco (região de endemismo SF).

Apesar de formarem grupos florísticos distintos, limítrofes a diferentes tipos vegetacionais do Brasil, essas regiões de endemismo possuem a mesma proporção de espécies arbóreas coocorrentes em outras formações vegetacionais, sendo a maioria das espécies em todas as regiões também ocorrentes das florestas tropicais úmidas. Este é mais um indicativo da estreita relação biogeográfica entre os dois ecossistemas quanto à composição de espécies arbóreas, corroborando mais uma vez a asserção de que as linhagens de espécies arbóreas do cerrado são provenientes das florestas tropicais úmidas (ver secção anterior).

### **Relações biogeográficas entre regiões de endemismo**

O cladograma consenso encontrado utilizando índice *strict-nelson* (PAE) e o cladograma da análise cladística de distribuição e endemismo (CADE) indicam que as barreiras à dispersão nas áreas de endemismo ocorreram separando primeiramente as regiões marginais

que incluem áreas adjuntas amazônicas, extremo-ocidental e nordeste (ADA, EO, NO) das áreas centrais e sul do cerrado (MS, S e CS. Fig.5). Sendo as últimas provavelmente áreas mais antigas, estáveis, durante as oscilações climáticas, e centro de diversidade do cerrado.

Os registros de pólen encontrados em seis sítios palinológicos para o Quaternário, Quaternário tardio e Holoceno e que representam, uma vez que alguns incluem locais utilizados na matriz de dados, algumas das regiões de endemismo delimitadas, podem, junto aos cladogramas encontrados, elucidar um pouco desta história biogeográfica. Os sítios são: Carajás/PA (ADA) (Suguio, 2010), Vale do Icatu/BA (NE) (Ledru, 2002), Cromínia, Lagoa do Pires e Cata Altas (CS) (Ledru, 2002), Botucatu/SP, Itapeva, Lagoa do Caco (S) (Behling, 2002) (Tabela 2).

O histórico de expansão e isolamento das antigas vegetações registradas nestes sítios segue uma cronologia que pode ser associada aos cladogramas encontrados. Para a Amazônia, a data da última expansão da floresta (sítio Carajás) data de 3.000 anos antes do presente (AP) substituindo áreas anteriormente ocupadas por cerrado (Suguio, 2010; Pessenda *et al.*, 1998). Na região Nordeste a ocupação por florestas secas é mais antiga datando de 9.000 anos AP. Na região central-sudeste (CS), a ocupação pela vegetação de cerrado remonta a 48.000 anos AP, seguido da região de endemismo sul (S), com 35.000 anos AP (Pleistoceno tardio) (Tabela 2).

Assim, com base nestas datações, podemos relacionar o cladograma encontrado com o histórico de ocupação e substituição de áreas de cerrado por outras formações vegetacionais. Em conclusão, os cerrados da região amazônica e do nordeste se separaram dos cerrados centrais entre 3.000 e 9.000 AP, respectivamente, e possuem origem mais recente que os cerrados das regiões de endemismo MS, S e CS, utilizando por base o número de espécies endêmicas e o fato de que os terrenos amazônicos ocupados por cerrado datam do Pleistoceno e Holoceno. Os cerrados do centro-sul do Brasil teriam uma origem remota no Oligoceno (terrenos datando a maioria do Terciário) (Gottsberger; Gottsberger, 2006).

É importante salientar que a cronologia exposta aqui não significa que todas as áreas do cerrado possuem o mesmo ciclo de expansões e contrações, uma vez que os eventos de abertura da floresta e de outros tipos vegetacionais associados não são sincrônicos, como revelados por pesquisas em diversos sítios palinológicos (Behling, 2002; Ledru, 1993; Ledru, 1996; Ledru, 2002; Suguio, 2010). A cronologia aqui apresentada indica apenas que a vegetação dos cerrados das regiões de endemismo ADA, EO e NE foi primeiramente separada dos centros de endemismo dos cerrados centrais-sul (CS, MS, S).

As regiões de endemismo central-sudeste e sul foram reveladas nestas análises como centro de origem e dispersão do cerrado. Esse dado é sustentado não apenas pelo maior número

de espécies endêmicas encontradas em cada uma (CS com 29 espécies, e S com 26), mas igualmente por dados de modelagem climática. Estes dados revelam que áreas correspondentes à região central-sul da vegetação, possuem climas mais estáveis para ocorrência da vegetação de cerrado, tanto no último glacial máximo, quanto em modelos de mudanças climáticas futuros (Terribile *et al.*, 2012). Estas observações confirmam que as regiões de cerrado mais ao sudeste, correspondentes às regiões CS, S, são provavelmente mais antigas, estáveis e centro de dispersão das espécies.

### **Pequena revisão da história biogeográfica dos cerrados e de outras formações abertas do Brasil**

As formações modernas de cerrado possuem origem no Oligoceno, com aumento da sua distribuição e diversificação durante o Mioceno, com a expansão das gramíneas C4, evento esse associado à expansão e diversificação de todas as savanas do mundo (Beerling; Osborne, 2006; Cerling *et al.*, 1997, *para revisão* Edwards *et al.*, 2010), em diferentes períodos.

O estrato arbóreo analisado aqui demonstra esse aspecto. A origem recente do cerrado e a variação climática a que esteve submetido, apesar de ocasionar uma heterogeneidade na sua composição florística (em se tratando apenas de espécies arbóreas), resultou em um número baixo de espécies endêmicas. Isso é devido provavelmente à origem recente das linhagens de espécies arbóreas (Simon *et al.*, 2009), e às baixas taxas de especiação e diversificação em espécies de ciclo de vida longo.

No que se refere ao estrato arbóreo, é possível que o cenário encontrado para o cerrado seja encontrado nas florestas secas, com linhagens de espécies arbóreas com origem nas matrizes de florestas úmidas, que durante extremos climáticos expandiram sua distribuição e adaptaram-se à sazonalidade característica da região. A heterogeneidade florística das florestas secas é atribuída à rápida especiação, isolamento e dispersão limitada das espécies, segundo Linares-Palomino *et al.* (2011). Contudo, para espécies arbóreas, este pode não ser o cenário. Por exemplo, analisando espécies arbóreas utilizadas em trabalhos clássicos de biogeografia histórica para florestas secas, percebemos que muitas delas são coocorrentes nas áreas de cerrado e em florestas tropicais úmidas analisadas aqui (*e.g.* *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Griseb) Alschul., *Amburana cearensis* (Allemão) A.C., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., *Pterogyne nitens* Tul., *Machaerium acutifolium* Vogel., *Astronium fraxinifolium* Schott, *Aspidosperma cuspa* (Kunth) Blake, *Aspidosperma discolor* A. DC., *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg., *Aspidosperma*

*pyrifolium* Mart., *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin; Barneby) - (Prado; Gibbs, 1993; Prado, 2000; Pennington *et al.*, 2000). Isso pode ser um indicativo de que, com relação ao estrato arbóreo, as linhagens das espécies possuem origem nas florestas tropicais úmidas. Seria válida uma atualização quanto ao registro de espécies arbóreas consideradas endêmicas de florestas secas, mas cuja ocorrência também é documentada para cerrado ou florestas tropicais úmidas, além da utilização das espécies endêmicas confirmadas para trabalhos de biogeografia histórica no futuro.

As florestas secas sul-americanas e os cerrados possuem uma origem relativamente recente, com a diversificação das espécies ocorrendo entre o Oligoceno/Mioceno para os cerrados e Mioceno/Plioceno para as florestas secas (Simon *et al.*, 2009; Pennington *et al.*, 2004). As mudanças climáticas do Pleistoceno afetaram a distribuição das espécies de ambos os ecossistemas, com a distribuição desses variando ao longo do território e substituindo a floresta tropical úmida durante os extremos climáticos (Padro; Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2004; Prado, 2000; Prance, 2006; Werneck, 2011).

A expansão dos cerrados e das florestas secas está igualmente relacionada ao soerguimento da Cordilheira dos Andes e à elevação do Planalto Central. Com a orogenia da Cordilheira dos Andes, há cerca de 3 a 2 milhões de anos (Plioceno e Pleistoceno), houve uma mudança no relevo e clima em toda essa região, com o soerguimento do Planalto Central e o estabelecimento da região semiárida com baixa precipitação. Esse pode ter sido o período de maior expansão da formação moderna de ambos os ecossistemas abertos do Brasil, cerrado e caatinga (Lavina; Fauth, 2010; Zanella, 2010).

Esses eventos, expansão das gramíneas C4, elevação das Cordilheiras dos Andes associado com uma série de mudanças climáticas e pequenas idades do gelo, influenciaram a diversificação das linhagens das espécies e a distribuição desses tipos vegetacionais. Durante os picos glaciais, esses ambientes aumentaram sua distribuição e, atualmente, possuem diversas zonas de transição e ecótonos entre as duas formações. Levantamentos florísticos de espécies arbustivas-herbáceas em zonas ecotonais de caatinga-cerrado podem revelar espécies endêmicas que poderão ser utilizadas em trabalhos de filogeografia e análises filogenéticas datadas para elucidar padrões de origem e diversificação de ambos os ecossistemas.

Tabela 2 – Sítios palinológicos com datações para ocorrência de vegetação de cerrado. Legendas: SP (Sítio palinológico), Long (longitude), Lat (Latitude), MADOC (Mais antiga data de ocorrência de cerrado), DUEC (Data da última expansão de cerrado), DUEO (Data da última expansão de cerrado), DUEO (Data da última expansão de outra vegetação), VA (Vegetação atual), Ref (referência bibliográfica).

SP	Long	Lat	Região de Endemismo	MADOC	Período	DUEC	DUEO	VA	Ref
Botucatu	48,38	22,80	S	30.000 e 18.000 A.P	Pleistoceno tardio	30.000 e 18.000 A.P	-	Floresta Semi-Decídua	Behling 2002
Itapeva	45,53	22,78	S	35.000 e 17.000 A.P	-	-	-	Campos de altitude com Floresta Araucária	Behling 2002
Lagoa do Caco	43,42	25,13	S	25.000 A.P	-	-	-	Vegetação de cerrado se manteve presente	Ledru 2002
Lagoa dos Olhos	43,90	19,63	S	20.000 a 18.000 A.P	-	-	-	-	Ledru 2002
Cata Altas	43,37	20,08	CS	48000 e 18.000 A.P	Pleistoceno tardio	-	-	Floresta Semi-Decídua	Behling 2002
Lago do Pires	42,22	17,95	CS	5.500 A.P	Holoceno	-	1.000 A.P	Floresta Semi-Decídua	Behling 2002
Crominia	49,42	17,28	CS	32.000 A.P	-	-	25.000 A.P	Cerrado substituído por pantânos	Ledru 2002
Carajás	50,42	6,33	ADA	60.000 A.P	-	-	3.000 A.P	Floresta Tropical Úmida	Suguio 2010
Vale do Icatu	43,22	10,40	NO	-	-	-	9.000 A.P	Ocupação por Cerrado e Caatinga. Anterior a data ocupação por Floresta Tropical Úmida ou vegetação similar	Ledru 2002

Fonte: A autora (2015).

## **Conclusão**

Os cerrados são bastante heterogêneos no que diz respeito à composição florística, com regiões fitogeográficas e biogeográficas bem definidas. Contudo, a flora arbórea é, em sua maioria, composta por espécies também ocorrentes em florestas tropicais úmidas. A origem recente das linhagens modernas dos cerrados e a baixa taxa de especiação das espécies arbóreas explicam o reduzido número de espécies endêmicas encontradas. Apesar disso, as espécies arbóreas compartilhadas entre áreas de cerrado revelam regiões florísticas e de endemismo. Essas regiões possuem conexão histórica evidenciada por espécies endêmicas arbóreas compartilhadas. Essas conexões demonstram que machas de cerrado no nordeste e na região amazônica são áreas relictuais de um passado com maior dominância de formações vegetacionais abertas e que áreas de cerrados com latitudes entre 16° e 24° S, correspondentes aos estados de Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo, provavelmente são áreas cuja vegetação é mais antiga, estável e centro de origem das linhagens de espécies endêmicas.

## 4 ARTIGO 2 - CARACTERIZAÇÃO REPRODUTIVA E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ÁRVORES DAS REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO BRASILEIRO

### Introdução

O cerrado é um tipo vegetacional brasileiro classificado dentro do bioma savana, caracterizado em sentido *stricto* por um estrato herbáceo dominante, com árvores esparsas e a presença de fogo (Bridgewater *et al.*, 2004; Furley *et al.*, 1999; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a). É o segundo maior tipo vegetacional do Brasil, distribuído ao longo de 2 milhões de quilômetros quadrados (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a; MMA, 2002; Ratter *et al.*, 1997) e é composto por variadas fisionomias, classificados desde campo limpo, com total ausência de espécies arbóreas, até formações florestais, os cerradões (Coutinho, 1978; Eiten, 1972; Furley *et al.*, 1999).

A vegetação do cerrado é bastante heterogênea (Bridgewater *et al.*, 2004; Castro *et al.*, 1999; Ratter *et al.*, 1997; Ratter *et al.*, 2003; *para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a) e possui altos níveis de endemismo (Klink; Machado, 2005). Essas características são apontadas como consequências da ampla distribuição da vegetação, das variações ambientais e do histórico biogeográfico a que esteve submetida, como, por exemplo, as expansões e contrações da distribuição do ecossistema durante o quaternário (*para revisão* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a). Como consequência dessa heterogeneidade florística, o cerrado está dividido em oito regiões de endemismo, caracterizadas por seu próprio conjunto florístico e espécies arbóreas endêmicas: as Áreas Disjuntas Amazônicas (ADA), Extremo-Ocidental (EO), Nordeste (NE), São Francisco (SF), Tocantins (TO), Central-Sudeste (CS), Mato Grosso do Sul (MS) e Sul (S).

Considerando a variação na composição florística e de riqueza de espécies entre essas regiões de endemismo (Bridgewater *et al.*, 2004), o cerrado pode estar caracterizado também por uma grande diversidade de estratégias reprodutivas (*e.g.* atributos florais, síndromes de polinização e dispersão), além de variações nas composições desses caracteres entre suas regiões. A caracterização reprodutiva desse tipo vegetacional, considerando sua ampla distribuição geográfica e suas regiões de endemismo, pode fornecer dados sobre estrutura e manutenção desse ecossistema (Faegri; Pijl, 1979; Machado; Lopes, 2003, 2004), além de poder ser utilizada em estratégias de conservação.

Diversos ecossistemas têm sido caracterizados com relação a seus atributos reprodutivos (e.g. para florestas tropicais úmidas: Bawa, 1990; Chen; Li, 2008; Girão *et al.*, 2007; Ibarra-Manríquez; Oyama, 1992; Kang; Bawa, 2003; Lopes *et al.*, 2009; Seres; Ramírez, 1985; Sobrevilla; Arroyo, 1982; Vamosi, 2006; vegetação costeira: Caatinga: Machado; Lopes, 2003, 2004; Lemus-Jiménez; Ramírez, 2003; Machado *et al.*, 2006; Martins; Batalha, 2006; Oliveira; Gibbs, 2000; Ormond *et al.*, 1991; Savanas: Ramírez, 2004; floresta decíduas e semidecíduas: Bullock, 1985; Kinoshita *et al.*, 2006; Yamamoto *et al.*, 2007; Zapata; Arroyo, 1978; vegetação andina: Arroyo *et al.*, 1982). Caracterizações com base em atributos reprodutivos também podem fornecer informações relacionadas ao funcionamento das comunidades (Fontaine *et al.*, 2006; Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009) e podem ainda ser utilizadas para indicar, por exemplo, mudanças em processos ecossistêmicos, como variações na composição de atributos reprodutivos de acordo com os estágios sucessionais (Kang; Bawa, 2003) ou redução de diversidade funcional de estratégias de polinização em ecossistemas fragmentados (Girão *et al.*, 2007).

Assim, caracterizações com base em atributos florais e reprodutivos também podem fornecer informações relacionadas ao funcionamento das comunidades (Fontaine *et al.*, 2006; Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009). Para medir a funcionalidade podemos utilizar como medida os índices de diversidade funcional (Cianciaruso *et al.*, 2009). A diversidade funcional é definida como “um conjunto de caracteres das espécies e suas interações que possui efeito sobre os processos do ecossistema” (Díaz; Cabido, 2001; Tilman *et al.*, 1997). O cerrado possui distintas regiões de endemismo, com conjuntos florísticos próprios e histórias biogeográficas variada, uma comparação entre índices de diversidade funcional-reprodutiva indicará se estas regiões são também distintas do ponto de vista de serviços ecológicos de polinização.

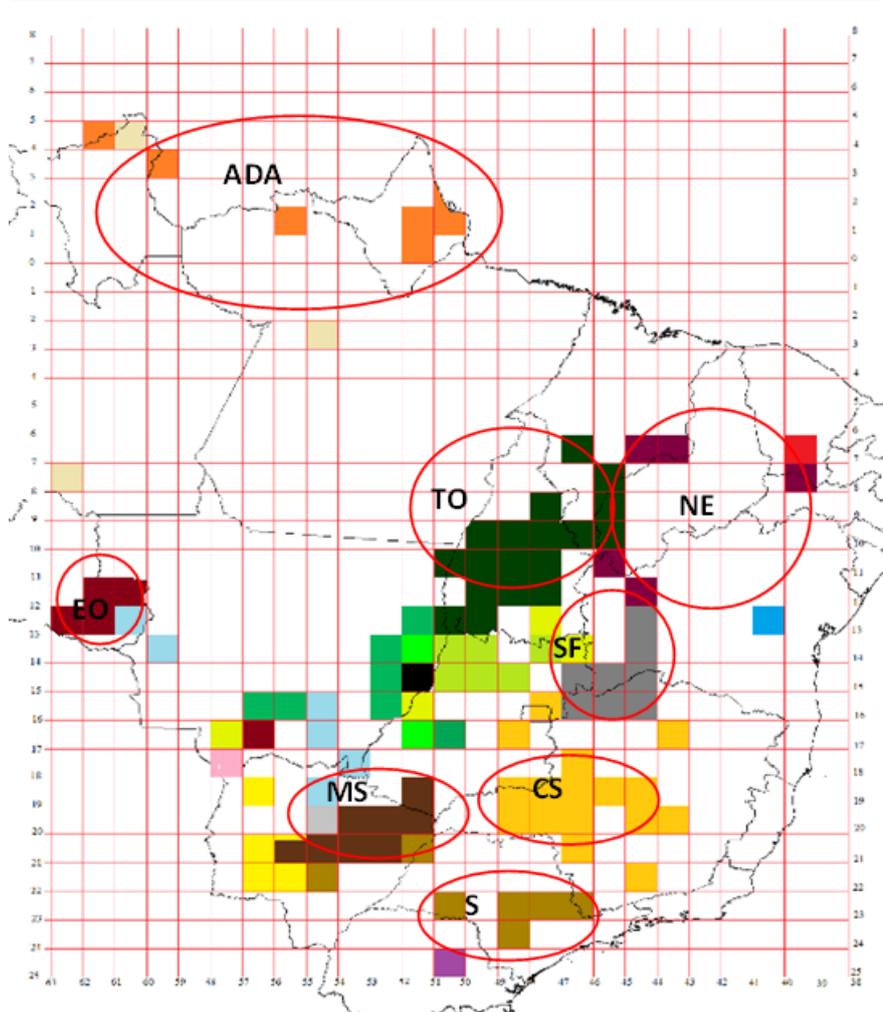
Assim, este trabalho teve como objetivos: 1) caracterizar a vegetação arbórea de cerrado quanto aos caracteres reprodutivos, comparando o padrão encontrado ao de outros ecossistemas tropicais e subtropicais, em seguida, 2) caracterizar e comparar as regiões de endemismo quanto à diversidade desses atributos, e por fim, 3) investigar se existem diferenças funcionais reprodutivas entre essas regiões, assumido que variações na composição de caracteres reprodutivos são esperadas como reflexo da composição florística distinta entre as regiões de endemismo da vegetação.

## **Material e métodos**

### ***Banco de dados***

Um banco de dados com 963 espécies arbóreas de cerrado, distribuídas em 121 quadrículas geográficas com intervalos de 1° de latitude e 1° de longitude, foi utilizado para o levantamento de caracteres reprodutivos da vegetação. Essas quadrículas englobaram áreas de cerrado que estão distribuídos desde 8° de latitude norte a 25° de latitude sul e de 32 ° longitude leste a 63° longitude oeste. Essa matriz binária “espécies x quadrículas” foi elaborada com base em 53 artigos florísticos (anexo 1) para a delimitação das regiões de endemismo do cerrado. Das 121 quadrículas geográficas, as 68 que delimitaram as oito regiões de endemismo da vegetação arbórea foram utilizadas para a caracterização reprodutiva de suas espécies, para os cálculos dos índices de diversidade funcional e para a comparação entre estas regiões quanto a estes índices. As oito regiões de endemismo e o número de quadrículas utilizadas para cada região foram: Áreas Disjuntas Amazônicas (ADA) - sete quadrículas, Extremo-ocidental (EO) – quatro, Central-sudeste (CS) - 10, Mato Grosso do Sul (MS) - oito, Nordeste (NE) - seis quadrículas, São Francisco (SF) – oito, Sul (S) – sete e Tocantins (TO) – 18 (Fig. 1).

Figura 1 - Mapa com as oito regiões de endemismo do cerrado delimitadas utilizando espécies arbóreas. Regiões de endemismo: (ADA) Áreas Disjuntas Amazônica, (EO) Extremo-ocidental, (CS) Central-sudeste, (MS) Mato Grosso do Sul, (NE) Nordeste, (SF) São Francisco, (S) Sul, (TO) Tocantins.



Fonte: A autora (2015).

Com base nesta listagem de espécies arbóreas do cerrado, foram compilados dados sobre os atributos reprodutivos (categorias descritas a seguir), através de: 1) literatura, 2) análise de exsicatas das espécies (Herbários UFU, PEUFR, e E.S.A e acesso ao site <http://www.splink.org.br>) e 3) coletas e observações em campo.

### ***Atributos reprodutivos avaliados***

Cinco classes de tamanho da flor foram adotadas (*sensu* Machado; Lopes, 2004): (1) inconspícua ( $\leq 4\text{mm}$ ), (2) pequena ( $\geq 5 < 10\text{mm}$ ), (3) média ( $\geq 10 < 20\text{ mm}$ ), (4) grande ( $\geq 20 < 30\text{ mm}$ ) e (5) muito grande ( $\geq 30\text{mm}$ ). Treze classes de cores foram consideradas: (1) amarela, (2) alaranjada, (3) azul, (4) branca, (5) creme, (6) esverdeada (incluindo flores em tons verdes com mistura de cores, na borda da pétala ou no cálice, de tonalidade vermelha e/ou creme), (7)

ferrugínea, (8) marrom, (9) vermelha, (10) vinho, (11) verde (flores totalmente em cor verde vivo), (12) lilás/violeta, (13) rosa (em tons claro e escuro). Dez tipos florais (*sensu* Faegri; Pijl, 1979) foram considerados: (1) aclamídea, (2) campânula, (3) câmara, (4) escova, (5) espiga (inflorescência com flores sésseis ao longo de uma ráquis, incluindo o tipo espádice), (6) estandarte ou goela, (7) inconspícuo (para flores  $\leq 4$  mm), (8) prato/disco, (9) sicônio e (10) tubo (incluímos infundibuliforme e hipocrateriforme dentro desse tipo).

Para os recursos florais, seis classes foram consideradas: (1) pólen; (2) néctar, (3) pólen e néctar (ambos recursos ofertados e com a mesma importância relativa; *sensu* Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006b), (4) óleo, (5) resina e (6) perfume.

As síndromes de polinização foram classificadas de acordo com Faegri e Pijl (1979) e Proctor *et al.* (1996), sendo considerados dez tipos: 1) anemofilia (vento), 2) cantarofilia (besouros), 3) diversos pequenos insetos (DPI), 4) esfingofilia/falenofilia (neste trabalho as duas categorias foram tratadas conjuntamente devido às semelhanças entre os caracteres florais), 5) melitofilia (abelhas), 6) miofilia (moscas), 7) ornitofilia (aves), 8) psicofilia (borboletas), 9) quiropterofilia (morcegos) e 10) vespas.

As espécies foram classificadas ainda quanto ao sistema sexual em: 1) monoica, 2) andromonoica, 3) ginomonoica, 4) dioica, 5) androdioica, 6) ginodioica, 7) poligamodioica e 8) hermafrodita (*sensu* Richards, 1997). Dados acerca do sistema reprodutivo das espécies também foram compilados, sendo utilizadas três classes: 1) apomixia, 2) autocompatível e 3) autoincompatível (*sensu* Richards, 1997).

As síndromes de dispersão foram baseadas nas proposições de Pijl (1982), utilizando-se três classes: (1) anemocoria, quando os diásporos apresentaram alas ou plumas, (2) zoocoria, quando os diásporos possuíam atrativos que permitem sua dispersão por animais, tais como frutos carnosos, a exemplo de baga e drupa, e frutos secos, mas dotados de sementes com arilos; e (3) autocoria, diásporos com dispersão balística ou explosiva.

### ***Caracterização reprodutiva do cerrado e de suas regiões de endemismo***

As frequências de cada classe/caractere de atributo reprodutivo descrito na seção anterior foram calculadas: 1) para o total de espécies arbóreas do cerrado, utilizando estes dados para a caracterização geral da vegetação e 2) para as 68 quadrículas pertencentes às oito regiões de endemismo (NO, TO, SF, CS, MS, S, EO e ADA), tanto para a caracterização dessas regiões, quanto aos aspectos reprodutivos, como para as análises de diversidade funcional descritas a seguir. Para verificar se existem diferenças entre as regiões de endemismo quanto às frequências

de cada classe/caractere, esses valores foram comparados utilizando o teste G, disponível no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

### ***Diversidade funcional***

Definimos como grupo funcional um conjunto de espécies que apresentam a mesma classe/caractere reprodutiva (proposto em Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009), assumindo que as espécies dentro desse grupo compartilham uma guilda semelhante (de polinizadores, por exemplo) e respondem conjuntamente a variações histórico-ecológicas que afetem essas interações. Para calcular os índices de diversidade funcional para as regiões de endemismo do cerrado utilizamos os índices de diversidade de Shannon (H) e de Simpson (C) (Krebs, 1989). A utilização de índices de diversidade como índices de diversidade funcional foi elaborada da seguinte maneira: foram contabilizados, para cada quadrícula de cada região de endemismo, o número de classes/caracteres funcionais reprodutivos existentes (para os atributos de tamanho floral, por exemplo, as classes/caracteres são **muito grande, grande, médio, pequeno e inconspícuo**) e o número de espécies arbóreas de cerrado dentro de cada grupo. O número de classes/caracteres funcionais dentro de cada atributo reprodutivo corresponde ao número de espécies nas análises usuais de diversidade biológica e o número de espécies arbóreas de cerrado dentro de cada classe/caractere seria o equivalente à abundância em uma análise de diversidade simples. Para uma melhor discussão essas classes/caracteres serão denominadas daqui em diante como grupos funcionais. Os índices calculados indicarão a diversidade de grupos funcionais reprodutivos das regiões de endemismo.

Os valores de diversidade funcional foram calculados para cada uma das 68 quadrículas das regiões de endemismo e para os seis atributos reprodutivos (Tamanho, cor, tipo e recurso floral, sistema sexual e síndromes de polinização) gerando 408 tabelas com índices de diversidade funcional-reprodutiva. Os atributos reprodutivos de tamanho, cor, tipo e recurso floral, síndromes de polinização, síndromes de polinização sem melitofilia (essa adequação foi necessária para uma comparação quanto à diversidade de síndromes mais especializadas, uma vez que melitofilia é a síndrome mais frequente em todos os ecossistemas tropicais e talvez possa mascarar diferenças funcionais entre a composição das demais síndromes) e sistema sexual, descritos anteriormente, foram os escolhidos para a caracterização funcional das regiões de endemismo do cerrado por duas razões: 1) quatro dessas atributos interferem diretamente na delimitação da síndrome de polinização, e 2) seis dessas atributos possuem mais do que cinco grupos funcionais registrados em todas as regiões de endemismo. Essa última medida foi

necessária, uma vez que os índices de diversidade utilizados nesse trabalho dependem da riqueza (número de grupos reprodutivos) para obter valores mais altos e mais sensíveis às pequenas variações em abundância de espécies dentro de cada grupo funcional.

Calculados os índices de diversidade funcional reprodutiva para as quadrículas pertencentes às oito regiões de endemismo, essas regiões foram comparadas para investigar a existência de diferenças entre esses valores.

### ***Diferenças na diversidade funcional entre regiões de endemismo (Análises estatísticas)***

As regiões de endemismo (NO, TO, SF, CS, MS, S, EO e ADA) foram comparadas quanto aos índices de diversidade funcional para as categorias florais e reprodutivas de tamanho, tipo, cor e recurso floral, sistema sexual e síndromes de polinização, visando detectar diferenças funcionais entre as regiões de endemismo. Para isso foi utilizada a análise de variância para dados não-paramétricos, o teste Kruskal-Wallis (equivalente não paramétrico de ANOVA *um fator*), e em seguida, em caso de significância, foi efetuado o teste de Dunn a posteriori (equivalente ao teste de Tukey) para verificar exatamente entre quais regiões de endemismo essas diferenças estatísticas foram detectadas. As análises foram realizadas no software STATISTICA 8.0 (Statsoft, 2006).

## **Resultados**

### ***Caracterização reprodutiva do cerrado***

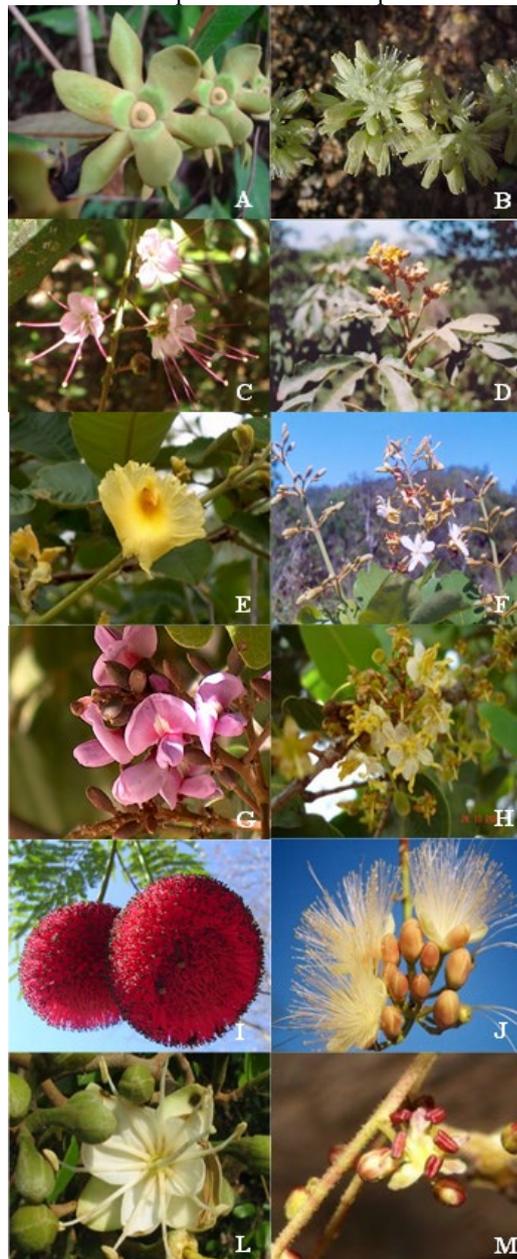
O estrato arbóreo do cerrado é composto por uma variedade de atributos florais e reprodutivos, síndromes de polinização e dispersão (Fig.2). Para as categorias de tamanho, cor, tipo e recurso floral foram encontradas cinco, treze, dez e seis caracteres florais, respectivamente (Figs.3 e4).

Os mais frequentes caracteres encontrados para os atributos florais foram o tamanho muito grande, a cor branca, o tipo floral disco e o recurso floral tipo néctar (Fig.3). Foram encontradas as dez síndromes de polinização estabelecidas na classificação para o cerrado, sendo as mais frequentes, melitofilia, diversos pequenos insetos e esfingofilia/falenofilia (Fig.4).

Os sistemas sexuais mais frequentes encontrados para as espécies de árvores do cerrado foram: hermafrodita, dioícia e monoícia; os sistemas reprodutivos mais frequentes encontrados foram autoincompatibilidade, autocompatibilidade e apomixia (3.91%) (Figs.4.A e. B). Para síndromes de dispersão, zoocoria foi a mais frequente (Fig.4.D).

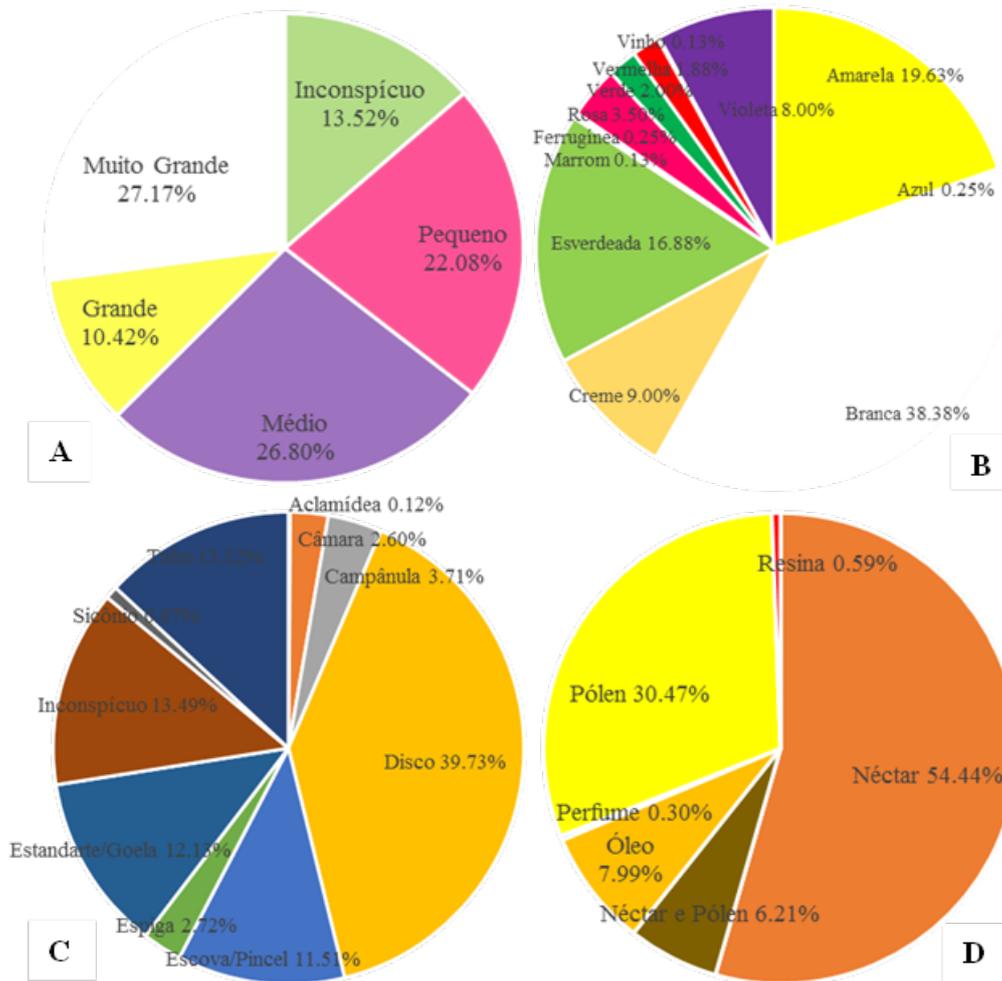
Figura 2 - Amostra de espécies arbóreas encontradas no cerrado com suas respectivas síndromes de polinização.

A) *Guatteria nigrescens* Mart; cantarofilia. B) *Casearia* sp.; miofilia. C) *Hirtella* sp.; psicofilia. D) *Zeyheria digitalis* (Vell.) Hoehne e Kuhl; ornitofilia. E) *Qualea grandiflora* Mart e F) *Salvertia convallariodora* A. St.-Hil; esfingofilia/falenofilia. G) *Andira* sp. e H) *Mouriri elliptica* Mart.; melitofilia. I) *Parkia platycephala* Benth, J) *Caryocar coriaceum* Wittm., e L) *Hymenaea courbaril* L.; quiropterofilia. M) *Myracrodruon urundeuva* Allemão; diversos pequenos insetos- Fotos pessoais e cedidas pelo Herbário TEPB-Graziela Barroso/PI.



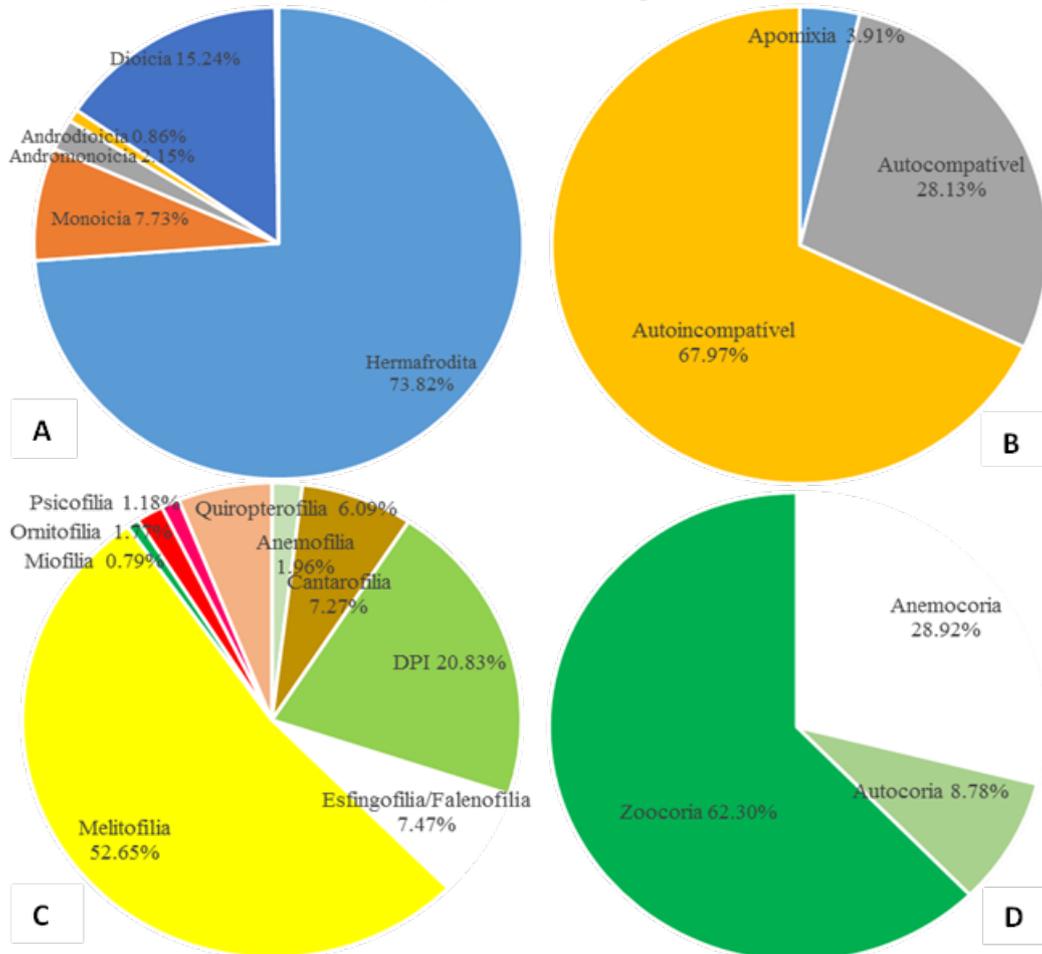
Fonte: A autora (2015).

Figura 3 - Frequências de caracteres florais encontrados para o estrato arbóreo da vegetação de cerrado. (A) tamanho floral; (B) cor floral; (C) tipo floral; (D) recurso floral.



Fonte: A autora (2015).

Figura 4 - Frequências de caracteres reprodutivos, síndromes polinização e dispersão encontradas para o estrato arbóreo da vegetação de cerrado. (A) sistema sexual; (B) sistemas reprodutivos; (C) síndromes de polinização; (D) síndromes de dispersão.



Fonte: A autora (2015).

### ***Caracterização reprodutiva das regiões de endemismo do cerrado***

Para tamanho floral, todas as regiões de endemismo apresentaram a mesma composição de classes, com frequências similares e não foram encontradas diferenças significativas entre as frequências de cada classe de tamanho entre as regiões de endemismo ( $p=1$ ; Para as frequências de todos os atributos e caracteres florais, reprodutivos, de síndromes de polinização e dispersão, ver Tabela 1.; Para os valores de G, graus de liberdade e do valor de  $p$  por classe de cada atributo ver material suplementar anexo 3).

Para o atributo cor floral houve diferenças quanto à composição e frequência dos caracteres encontrados (Tabela 1). Quanto a composição de classes de cores florais, as regiões SF, CS, MS e S possuem 10 classes de cores florais, com frequências variando de, respectivamente, 1% a 31%, de 2% a 34%, 1% a 31% e 1% a 38%. As regiões NO e TO tem nove classes de cores, com frequências variando de 1% a 29% na primeira e de 2% a 21% para

a segunda. Na região de endemismo EO também foram encontradas nove cores, com frequências de 1% a 30%, enquanto na região de endemismo ADA foram encontradas seis cores com frequências variando de 10% a 40%. Apesar dessas variações nas frequências dos caracteres, essas diferenças não foram significativas ( $p = 1$ ).

Para o atributo tipo floral também foi registrada variação na composição e frequência dos tipos encontrados. Nas regiões de endemismo CS e S foram encontrados dez tipos florais com frequências variando de 3% a de 37% na primeira região e de 3% a 43% na segunda. Nas regiões de endemismo NO, TO e SF foram encontrados nove tipos florais, com frequências variando de 1% a 38% na primeira região e de 1% a 36% na segunda e terceira. Para as regiões de endemismo MS e EO também foram encontrados nove tipos com frequências variando de 1% a 38% na primeira região e de 1% a 36% na segunda. Na região de endemismo ADA foram encontrados oito tipos florais, com frequências de 2% a 46%. Apesar dessas variações encontradas, as diferenças entre os percentuais de tipos florais entre as regiões de endemismo não foram significativas ( $p = 1$ ).

Para o atributo de recurso floral também encontramos variação na composição e frequências das classes ou caracteres encontrados. Para as regiões de endemismo TO e S foram encontradas cinco classes de recurso com as frequências variando de 1% a 59% na primeira região e de 1% a 54% na segunda. Para as regiões de endemismo NO e SF foram encontradas quatro classes de recurso floral, com frequências variando de mínima de 3% a máxima de 57% na primeira região e de 7% a 62% na segunda. Para as regiões de endemismo CS e MS também foram encontrados quatro tipos de recurso, com frequências variando de 7% a 65% na primeira região e de 5% a 63% na segunda. Finalmente, nas regiões de endemismo EO e ADA foram encontradas quatro classes de recurso florais, com frequências variando de 7% a 57% na primeira região e de 12% a 48% para segunda. Apesar disso, para esse atributo também não foram encontradas diferenças significativas entre as regiões de endemismo ( $p = 1$ ).

Houve também variação na composição e frequência das classes de sistemas sexuais encontrados nas regiões de endemismo. As regiões de endemismo TO e EO registram 5 classes de sistemas sexuais, com frequências que variam de 1% a 75% na primeira região e de 1 a 70% na segunda. Para as demais regiões foram registradas quatro classes de sistema sexual. Também não foram encontradas diferenças significativas entre as regiões de endemismo quanto as frequências de sistema sexual ( $p = 1$ ). Para sistema reprodutivo também houve variação na composição e frequência das classes encontradas, com as regiões TO e S com três classes e as demais regiões com duas. Para esse atributo também não foram encontradas diferenças significativas entre as frequências ( $p = 1$ ).

Para as síndromes de polinização também encontramos variação na composição e frequência dos caracteres encontrados. Para a região de endemismo S foram encontradas dez síndromes com frequência mínima de 1% e a máxima de 47%. Nas regiões de endemismo NO e TO foram encontradas nove tipos, com frequências variando de 1% a 15% na primeira região e 1% a 52% na segunda. Para a região de endemismo ADA também foram encontrados nove tipos de síndromes de polinização, com frequências que variam de 3% a 45%. Para a região de endemismo EO foram encontrados oito tipos, com frequências que variam de 1% a 52%. Nas regiões de endemismo CS e MS foram encontradas sete síndromes de polinização, com frequências que variam de 1% a 47% na primeira região e de 1% a 49% na segunda. Para a região de endemismo SF foram encontrados quatro tipos, com frequência mínima de 7% e a máxima de 55%. Também, apesar das variações encontradas, não foram significativas as diferenças das frequências de síndromes de polinização entre as regiões de endemismo ( $p = 1$ ).

Para os tipos de síndromes de dispersão houve variação na frequência dos caracteres encontrados, com o valor mais alto para síndrome de dispersão zoocórica com valor mínimo de 49% na região de endemismo EO e máxima de 78% na região de endemismo ADA. Não foram, contudo, encontradas diferenças significativas para as frequências dessa categoria entre as regiões de endemismo ( $p = 1$ ).

Tabela 1 – Caracteres florais, reprodutivos, síndromes de polinização e de dispersão de espécies arbóreas do cerrado brasileiro e suas respectivas frequências por região de endemismo da vegetação Regiões nordeste (NE), Tocantins (TO), São Francisco (SF), Central- sudeste (CS), Mato Grosso do Sul (MS), Sul (S), Extremo-ocidental (EO) e Áreas disjuntas amazônicas (ADA).

	NE	TO	SF	CS	MS	S	EO	ADA
<b>Tamanho floral</b>								
inconspícua ( $\leq 4\text{mm}$ )	8.421%	11.600%	12.000%	14.344%	14.789%	20.866%	14.737%	12.195%
pequena ( $\geq 5 < 10\text{mm}$ )	23.158%	20.000%	19.200%	19.672%	18.310%	23.228%	21.053%	26.829%
média ( $\geq 10 < 20 \text{ mm}$ )	18.947%	25.600%	21.600%	25.410%	22.535%	24.803%	20.000%	26.829%
grande ( $\geq 20 < 30 \text{ mm}$ )	15.789%	12.000%	14.400%	11.885%	14.789%	9.449%	12.632%	7.317%
muito grande ( $\geq 30\text{mm}$ )	33.684%	30.800%	32.800%	28.689%	29.577%	21.654%	31.579%	26.829%
<b>Cor floral</b>								
amarela	23.158%	20.543%	20.155%	19.200%	18.056%	16.601%	26.804%	21.429%
azul	-	0.388%	-	-	-	-	-	-
branca	29.474%	35.659%	31.008%	34.400%	31.250%	38.340%	29.897%	40.476%
creme	11.579%	8.527%	8.527%	13.600%	11.806%	8.300%	6.186%	4.762%
esverdeada	16.842%	18.605%	19.380%	16.000%	22.222%	21.739%	20.619%	19.048%
ferrugínea	-	0.388%	-	-	0.694%	0.791%	-	-
marrom	-	0.388%	0.775%	0.400%	-	-	-	-
vermelha	2.105%	1.550%	1.550%	2.400%	0.694%	1.581%	1.031%	-
vinho	1.053%	0.388%	0.775%	0.400%	0.694%	0.395%	1.031%	-



anemocoria	38.889%	34.025%	38.843%	36.726%	34.286%	26.749%	42.857%	21.622%
autocoria	11.111%	6.639%	9.091%	9.735%	9.286%	7.819%	7.692%	-
zoocoria	50.000%	59.336%	52.066%	53.540%	56.429%	65.432%	49.451%	78.378%

Fonte: A autora (2015).

### ***Diferenças de diversidade funcional de atributos reprodutivos entre as regiões de endemismo***

As pequenas variações quanto ao número de caracteres e frequências dos atributos florais e reprodutivos descritas na secção anterior resultaram em diferenças funcionais reprodutivas entre as regiões de endemismo. Para tamanho floral, para ambos os índices, Simpson ( $p=0.0193$ ) e Shannon ( $p=0.015$ ), foram encontradas diferenças significativas entre as regiões S e ADA. Para apenas o índice de Shannon, diferenças significativas foram encontradas entre as regiões TO e ADA ( $p<0.05$ ).

Para a categoria de tipo floral, para os dois índices ( $p<0.0001$ ), foram encontradas diferenças significativas quanto a diversidade funcional entre as regiões NO e CS, NO e MS, TO e ADA, CS e ADA, MS e ADA. Foi registrado apenas para o índice de Simpson diferenças significativas entre as regiões EO e ADA ( $p<0.05$ ) e apenas para o índice de Shannon entre as regiões SF e ADA ( $p<0.005$ ).

Para a categoria de cor floral diferenças funcionais significativas foram encontradas entre as regiões TO e ADA, SF e S, SF e ADA, CS e ADA, CS e ADA, MS e ADA ( $p<0.0001$ ). O índice de Simpson revelou ainda diferenças significativas entre as regiões TO e S ( $p<0.05$ ) e o de Shannon entre NO e S ( $p<0.05$ ).

Para a categoria de recurso floral, os dois índices de diversidade apontaram diferenças significativas funcionais entre as regiões TO e S e TO e EO ( $p<0.0001$ ). Apenas para o índice de Simpson foram encontradas diferenças significativas entre as regiões TO e CS ( $p<0.05$ ) e para apenas Shannon entre as regiões S e ADA ( $p<0.05$ ).

Para a categoria de sistema sexual, para os dois índices de diversidade funcional, Simpson ( $p<0.002$ ) e Shannon ( $p<0.0004$ ), foram encontradas diferenças significativas entre as regiões MS e S e S e ADA. Apenas para o índice de Shannon foram encontradas diferenças significativas entre CS e ADA.

Para síndrome de polinização, incluindo melitofilia, diferenças significativas foram encontradas apenas entre as regiões TO e CS, CS e MS e MS e EO para ambos os índices (Shannon  $p<0.0002$ ; Simpson  $p<0.0001$ ). Apenas para o índice de Shannon foram encontradas diferenças significativas entre as regiões TO e EO e apenas para os índices de Simpson entre as regiões CS e ADA ( $p<0.005$ ). Excluindo o grupo funcional de melitofilia, o índice de Shannon

( $p < 0.0001$ ) apenas revelou diferenças funcionais entre as regiões de endemismo TO e CS, TO e ADA, TO e EO, MS e ADA.

## Discussão

### *Caracterização reprodutiva do cerrado*

A flora arbórea do cerrado está caracterizada pela predominância de flores abertas, com cores claras, de tamanho médio e muito grande (Fig.2). As espécies ofertam um amplo espectro de recursos florais aos polinizadores, como néctar, pólen, resina e perfume, com menores frequências para os dois últimos tipos. A resina é um recurso floral ofertado às abelhas e documentado apenas para três gêneros de angiospermas *Clusiella*, *Clusia* (ambas Clusiaceae) e *Dalechampia* (Euphorbiaceae) (Lopes; Machado, 1998). O recurso perfume está relacionado apenas às interações mais especializadas, como em espécies de orquídeas das tribos Stanhopeinae e Catasetinae, que ofertam esse recurso exclusivamente a abelhas euglossines (Endress, 1994). Esses sistemas mais especializados, com recursos florais tipo resina e perfume, possuem menor frequência entre espécies arbóreas também em outros ecossistemas – ver Machado e Lopes (2004) para Caatinga e Girão *et al.* (2007) para espécies arbóreas da floresta atlântica –, o que também explica sua baixa frequência encontrada no cerrado.

A caracterização da vegetação de cerrado quanto às síndromes de polinização evidencia que a vegetação é rica em termos de dinâmica ecológica, possuindo todas as categorias de síndromes do tipo zoófilas, com exceção de terofilia exclusiva, uma vez que espécies com visitas de mamíferos-não-voadores são muitas vezes espécies com características quiropterófilas (*e.g. Mabea fistulifera* Mart.-Vieira, 1991) (Fig.2). A vegetação possui ainda uma baixa frequência de árvores com síndrome de polinização do tipo anemofilia, considerando tratar-se de um ecossistema aberto, do bioma savana. O índice de anemofilia entre as árvores do cerrado é semelhante ao encontrado para florestas tropicais úmidas (6,62%) (Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009), florestas semidecíduas (3%) (Yamamoto *et al.*, 2007) e igual ao da Caatinga (2%) (Machado; Lopes, 2004).

Quanto aos sistemas sexuais, o cerrado possui uma alta frequência de dioicéia, (hermafrodita com a maior frequência encontrada, como em todos os ecossistemas. Ver Renner; Ricklefs, 1995). A alta proporção do sistema sexual dioico em relação ao monoico provavelmente se deve a estreita relação desse sistema sexual com o hábito arbóreo (Bawa, 1980; Ibarra-Manríquez; Oyama, 1992; Soares *et al.*, 2013), em contrapartida ao sistema sexual

monoico, mais relacionado à forma de vida liana/trepadeira (Renner; Ricklefs, 1995). Quanto aos sistemas reprodutivos, a maioria das espécies arbóreas possuem sistema autoincompatível (Bawa, 1990), também relacionado a estratégias de vida longa e ao hábito arbóreo (Petit; Hampe, 2006).

Comparando os dados aqui apresentados para o cerrado distribuído da latitude 8° norte a 25° sul, com levantamentos efetuados em amostras da vegetação em Botucatu (Gottsberger; Silberbauer-Gotterber, 2006b; Ishara; Maimoni-Rodella, 2011), Mato Grosso, Alcinópolis (Mato Grosso do Sul), Mineiros (Goiás) (Martins; Batalha, 2006) e Brasília (Oliveira; Gibbs, 2000) que correspondem a regiões de cerrado centrais, verificamos que, apesar das variações nas metodologias utilizadas, as categorias e frequências de síndromes de polinização são semelhantes, com as espécies em sua maioria caracterizadas por flores abertas, cores claras, diurnas e com modos de polinização mais frequentes melitofilia, diversos pequenos insetos e falenofilia/esfingofilia.

Comparando o cerrado quanto à composição e frequência relativa de síndromes de polinização com outros ecossistemas tropicais, verificamos que estas são similares. Por exemplo, em uma floresta montana semidecídua em São Paulo, considerando árvores e arbustos, as síndromes mais frequentes foram melitofilia, seguida de síndromes não especializadas e falenofilia e miofilia (Yamamoto *et al.*, 2007). Para a floresta atlântica de Pernambuco, considerando a área controle dos fragmentos florestais como representativo da diversidade florística do ecossistema, as categorias e frequências encontradas de síndromes de polinização são similares às encontradas também para o cerrado, com maiores frequências para modos de polinização por abelhas, diversos pequenos insetos, morcegos e esfingídeos (Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009). A predominância de síndromes de polinização por abelhas e diversos pequenos insetos em florestas tropicais úmidas já foi abordado por Bawa *et al.* (1985) e Kress e Beach (1994) e são os tipos de polinização dominante também entre as espécies arbóreas do cerrado.

Para a caatinga também encontramos composição e frequências relativas de síndromes de polinização similares ao cerrado e às florestas tropicais úmidas. As maiores frequências encontradas foram abelhas, beija-flores, morcegos, pequenos insetos, esfingídeos e borboletas (Machado; Lopes, 2004). Podemos verificar que a síndrome ornitofilia e psicofilia são mais frequentes na caatinga que no cerrado, contudo essa maior frequência pode ser devido a inclusão no trabalho de Machado e Lopes (2004) de formas de vida arbustiva e herbáceas, mais relacionadas a estas estratégias de polinização (Arroyo *et al.*, 1982; Frankie *et al.*, 1980 *apud* Ramírez, 2004; Lemus-Jiménez; Ramírez, 2003).

Outra particularidade do cerrado é a baixa frequência da síndrome de polinização quiropterofilia em comparação à caatinga, outro ecossistema aberto classificado no mesmo bioma, em que essa síndrome é a terceira mais frequente. Na caatinga, o alto percentual encontrado é explicado pela riqueza de espécies em famílias com alta frequência dessa síndrome, como Capparaceae, Cactaceae e Leguminosae (Judd *et al.*, 2009; Machado; Lopes, 2004). Gottsberger e Silbebauer-Gottsberger (2006a) apontaram essa característica do cerrado e não conseguiram explicá-la. Neste trabalho, a reduzida frequência de espécies quiropterófilas no cerrado pode ser resultado da restrição das análises à forma de vida arbórea. Outras famílias não incluídas nessa caracterização, relacionadas ao estrato arbustivo-herbáceo, como Acanthaceae, Bromeliaceae, Convolvulaceae e Passifloraceae são famílias que também possuem maiores frequência de espécies quiropterófilas (Judd *et al.*, 2009; Machado; Lopes, 2004).

Apesar dessas pequenas diferenças encontradas entre as categorias e frequências de síndromes de polinização nos ecossistemas descritos acima, provavelmente, relacionadas mais aos tipos de metodologia utilizadas (formas de vida incluídas, categorias de síndromes de polinização estabelecidas e as limitações da própria utilização de síndromes, em contraponto à observação direta), os valores e categorias de síndromes de polinização são bastante similares entre o cerrado e outros ecossistemas brasileiros.

Isso pode ser reflexo da composição florística arbórea do cerrado, que por sua vez, está relacionada a história biogeográfica da vegetação. Cerca de 90% das espécies arbóreas do cerrado ocorrem em outros tipos vegetacionais. Desse percentual, 65% ocorrem em florestas tropicais úmidas. Esse dado reforça a hipótese de que o cerrado era originalmente um ambiente do tipo campo, sendo as linhagens de suas espécies arbóreas originárias de florestas tropicais úmidas (Ratter *et al.* 1997; Simon *et al.*, 2009; *para revisão* Gottsberger; Gottsberger, 2006a). As semelhanças entre as estratégias de polinização dessa vegetação e florestas tropicais úmidas também parece reforçar essa hipótese.

As síndromes de dispersão também evidenciam essa estreita relação entre as espécies arbóreas do cerrado e a floresta tropical úmida. A síndrome de dispersão zoocórica foi mais frequente entre as espécies arbóreas do cerrado, semelhante às frequências encontradas para florestas tropicais úmidas (Ferraz *et al.*, 2004; Spina *et al.*, 2001) e semidecíduas (Kinoshita *et al.*, 2006; Yamamoto *et al.*, 2007). A caatinga, classificada dentro do bioma savana, possui síndromes de polinização abióticas como as mais frequentes (67%), característica relacionada à forte sazonalidade e ao ambiente aberto (Griz; Machado, 2001). Seria esperado para o cerrado, com sua vegetação aberta e ambiente subúmido, que as frequências das síndromes de

anemocoria e autocoria fossem maiores ou similares à proporção de zoocoria, contudo, a frequência delas chega a apenas um pouco mais da metade de zoocoria (38%; Fig.2.H).

As semelhanças entre a composição e frequências das estratégias reprodutivas das espécies arbóreas do cerrado com as frequências encontradas em florestas tropicais úmidas reforçam a hipótese de que as linhagens de espécies arbóreas do cerrado possuem origem nessa vegetação (Ratter *et al.*, 1997; Silva; Bates, 2002; Simon *et al.*, 2009; *para revisão* Gottsberger; Gottsberger, 2006a; Guimarães, 2014).

### ***Caracterização reprodutiva das regiões de endemismo do Cerrado***

A despeito das áreas de cerrado serem conhecidas por sua heterogeneidade florística (Bridgewater *et al.*, 2004; Ratter *et al.*, 2003) com regiões de endemismo caracterizadas por seu próprio conjunto de espécies arbóreas e endêmicas, sob o ponto de vista ecológico-reprodutivo essas regiões são aparentemente similares. Isso pode ser resultado de dois fatores: 1) Cerca de 65% da vegetação arbórea do cerrado é coocorrente em outras formações vegetacionais brasileiras, em especial, a floresta tropical úmida. Como resultado, caso a mesma proporção de espécies de florestas úmidas estejam presentes em todas as regiões de endemismo, os caracteres florais e reprodutivos serão semelhantes aos das florestas tropicais úmidas e entre estas. 2) A vegetação analisada aqui não está, a priori, sofrendo pressões antrópicas como, por exemplo, desmatamento e fragmentação, que provocariam mudanças na composição de atributos florais e reprodutivos. Assim, as regiões de endemismo sob as mesmas condições de preservação não exibiriam diferenças com relação a esses atributos.

Considerando o primeiro cenário, o cerrado originalmente era uma vegetação campestre que na ausência de alguns elementos da megafauna, presença de fogo (Bond, 2004; Bond; Keeley, 2005; Guimarães, 2014) e proximidade com outros tipos vegetacionais florestais úmidos, foi “invadido” pelos elementos arbóreos, principalmente através das matas de galeria e ciliares. Essas vegetações associadas ao cerrado ainda funcionam como corredores florísticos e faunísticos para a vegetação (Silva; Bates, 2002). De fato, cerca de 65% das espécies arbóreas de cerrado (mais da metade das espécies) são coocorrentes em florestas tropicais úmidas e os padrões ecológicos da vegetação devem refletir isso. Descrevemos na secção anterior as semelhanças quanto à composição e frequência de síndromes de polinização entre vegetações úmidas (Bawa *et al.*, 1985; Girão *et al.*, 2007; Lopes *et al.*, 2009) e o cerrado, que confirma a afirmativa acima. Como as regiões de endemismo do cerrado possuem a mesma proporção de

elementos arbóreos das florestas tropicais úmidas, estas também não revelam diferenças marcantes quanto aos percentuais de atributos florais e reprodutivos.

Em resumo, as regiões de endemismo do cerrado estão caracterizadas pelas mesmas proporções de atributos florais e reprodutivos e, apesar de existir algumas variações na composição desses atributos, especialmente entre a região de endemismo ADA (áreas disjuntas amazônicas) e NO (áreas de cerrado no nordeste), todas elas estão caracterizadas em geral por flores de grandes, abertas, de cores claras, com síndromes de polinização mais frequentes melitofilia, DPI e esfingofilia/falenofilia.

Considerando o segundo cenário, na ausência de diferentes graus de perturbações e sob as mesmas condições ecológicas gerais, as regiões de endemismo do cerrado não exibiriam variações marcantes quanto a composição e percentuais de atributos florais e reprodutivos. Apesar destas regiões possuírem diferentes números de espécies endêmicas (maiores índices de diversidade nas regiões centrais de cerrado e as marginais. Ver Bridgewater *et al.*, 2004) e de ser esperado que um aumento na diversidade de espécies ocasione um aumento nos tipos de polinização (Vogel; Westerkamp, 1991 *apud* Ramírez *et al.*, 2004), as espécies não endêmicas, coocorrentes nas florestas tropicais úmidas, aparentemente neutralizam esse efeito no cerrado. Além disso, mesmo diferentes ecossistemas, quando comparados quanto os seus modos de polinização, exibem os mesmos padrões, se são ecossistemas próximos, ou com estrutura vegetacional semelhante ou se comparado a mesma forma de vida quanto a estes caracteres (Ramírez *et al.*, 2004). Assim, uma vez que a estrutura e a forma de vida analisadas aqui são as mesmas, poucas variações na composição e frequências desses atributos nas regiões de endemismo foram identificadas.

Provavelmente, para o cerrado, os dois cenários em conjunto explicam os resultados encontrados. A vegetação possui um conjunto de espécies com caracteres florais e reprodutivos semelhantes aos encontrados para florestas tropicais úmidas, devido ao grande número de espécies compartilhadas entre os dois ecossistemas, e também porque as regiões de endemismo foram comparadas quanto a esses caracteres utilizando uma única forma de vida e, em se tratando da mesma forma vegetacional, a mesma estrutura. Ainda assim, apesar das comparações das proporções de cada caractere floral, reprodutivo e de síndrome de polinização não terem revelados diferenças significativas, diferenças na diversidade funcional reprodutiva podem ser detectadas pelos índices de diversidade, uma vez que pequenas variações na quantidade de caracteres reprodutivos e na proporção destes são analisadas em conjunto.

Tabela 2 – Proporções de elementos arbóreos ocorrentes em formações vegetacionais brasileiras para cada região de endemismo do cerrado.

	<b>Floresta Tropical Úmida</b>	<b>Caatinga</b>	<b>Carrasco</b>	<b>Florestas Secas</b>	<b>Restinga</b>
NO	55.0%	36.0%	3.0%	3.0%	3.0%
TO	62.3%	25.0%	1.9%	7.7%	3.1%
SF	64.1%	25.6%	3.4%	2.6%	4.3%
CS	66.1%	24.1%	4.1%	1.4%	4.4%
MS	60.9%	27.1%	7.5%	0.8%	3.8%
S	74.0%	19.8%	2.6%	0.4%	3.3%
EO	63.3%	28.6%	7.1%	0.0%	1.0%
ADA	83.9%	12.9%	0.0%	0.8%	2.4%

Fonte: A autora (2015).

### ***Diferenças de diversidade funcional entre regiões de endemismo***

Apesar de não podermos identificar claramente um padrão de diferenças funcionais reprodutivas entre as regiões de endemismo, podemos perceber que a maior parte das destas foram entre as regiões centrais ou da chamada área *core* de cerrado (regiões de endemismo TO, CS e S) e as áreas marginais de cerrado na Amazônia, uma vez que as distinções mais frequentes encontradas foram entre as regiões S e ADA, TO e ADA, CS e ADA, além de TO e EO e TO e CS. As áreas que compõem a região de endemismo “áreas disjuntas amazônicas (ADA)” são machas de vegetação de cerrado imersas em uma matriz de florestas tropicais úmidas (Fig. 4 e Fig.5).

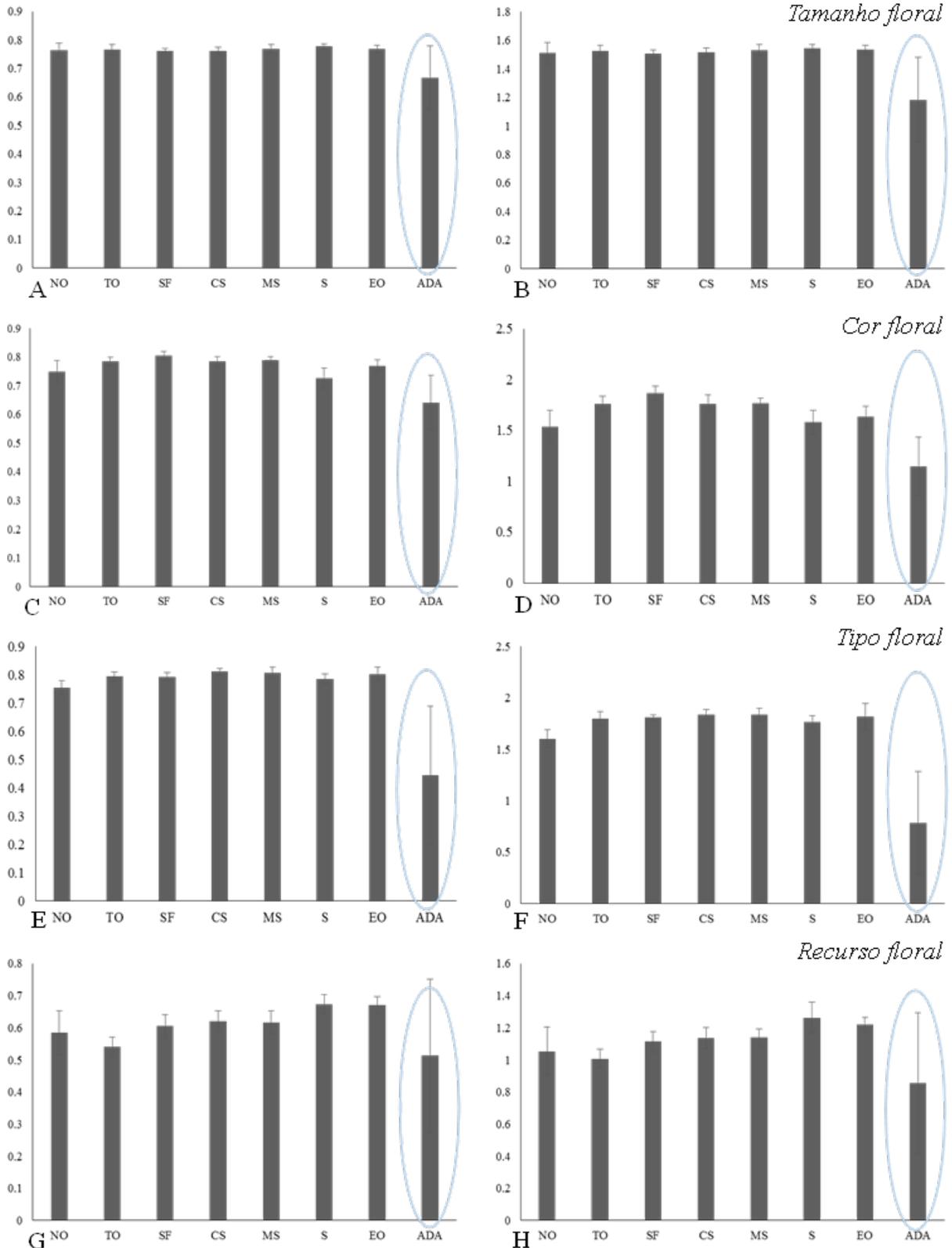
Essas áreas estão caracterizadas por uma 1) baixa riqueza de espécies (Gottsberger; Morawetz, 1986; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a; Miranda, 1998). Por exemplo, foram registradas apenas onze espécies lenhosas na maior área de savana da região norte, em Roraima (Miranda, 1998), 2) Baixo número de espécies endêmicas (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a), e 3) a despeito das características acima, essas áreas são floristicamente relacionadas às áreas de cerrado nas regiões de endemismo mais centrais-sul (Gottsberger; Morawetz, 1986; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a; Miranda, 1998).

As diferenças funcionais e padrões reprodutivos encontrados são consequência destas características da região, resultado da história biogeográfica da vegetação de cerrado. A vegetação da região de endemismo ADA (áreas disjuntas amazônicas) são áreas relictuais das expansões do cerrado durante os extremos climáticos, no período quaternário, quando a vegetação supostamente ocupou maiores extensões nessa região (Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a). Como prova, as conexões florísticas entre essa região e as áreas de cerrado

da área *core* são largamente documentadas (Gottsberger; Morawetz, 1986; Gottsberger; Silberbauer-Gottsberger, 2006a; Miranda, 1998; Ratter *et al.*, 2003). Essas oscilações na ocupação da vegetação de cerrado na região amazônica foi um evento biogeográfico recente e a menor riqueza de espécies, incluindo endêmicas (região de endemismo ADA com apenas 1 espécie endêmica do cerrado) é uma consequência do pouco tempo para diversificação e especiação de espécies durante essas expansões. Como reflexo, temos composição e frequência de alguns caracteres florais e reprodutivos um pouco mais diferenciada nesta região de endemismo comparadas às demais (Tabela 1; Fig. 4 e Fig. 5).

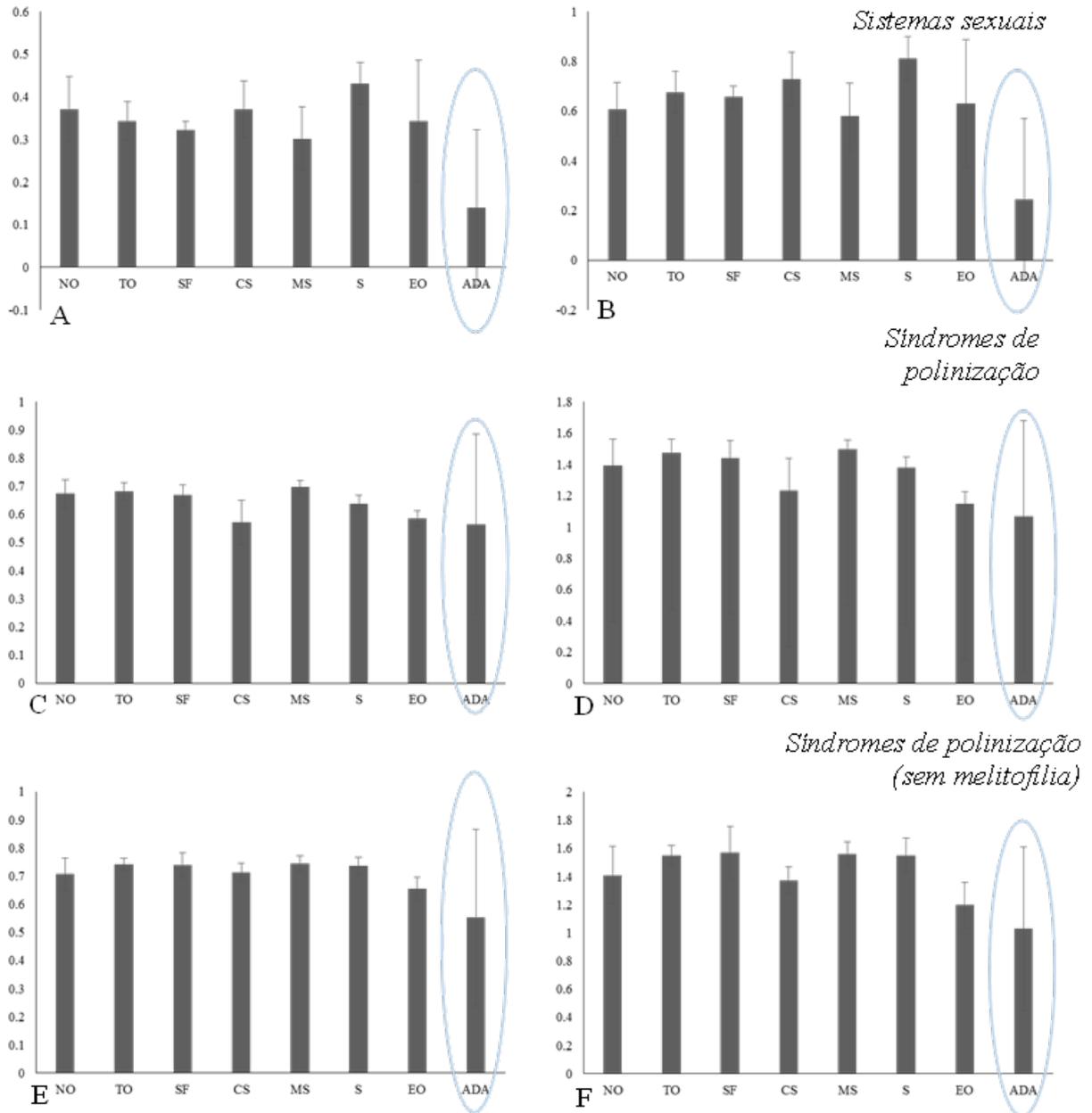
Apesar desse padrão relatado, todas as regiões de endemismo tiveram alguma diferença funcional reprodutiva entre as categorias levantadas, demonstrando que, a despeito das semelhanças quanto a composição e frequência de atributos reprodutivos relatadas na seção anterior, a abundância e equitabilidade desses atributos variam entre essas regiões, provavelmente variações relacionadas à composição de espécies endêmicas. Esse dado traz implicações para conservação da vegetação.

Figura 5 – Médias e desvios padrão dos índices de diversidade funcional do tipo Simpson (lado direito) e Shannon (lado esquerdo) para cada categoria floral do cerrado por região de endemismo. (A), (C), (E) e (G) médias e desvio padrões dos índices de diversidade de Simpson. (E), (D), (F) e (H) média e desvio padrão dos índices de diversidade de Shannon. Círculo em azul destaca a região de endemismo de ADA (áreas disjuntas amazônicas) com menores médias nos índices de diversidade funcional em todas as categorias florais.



Fonte: A autora (2015).

Figura 6 – Médias e desvios padrão dos índices de diversidade funcional do tipo Simpson (lado direito) e Shannon (lado esquerdo) para sistemas sexuais, síndromes de polinização com e sem melitofilia (E e F) do cerrado por região de endemismo. (A), (C), (E) e (G) médias e desvio padrões dos índices de diversidade de Simpson. (E), (D), (F) e (H) médias e desvio padrões dos índices de diversidade de Shannon. Círculo em azul destaca a região de endemismo de ADA (áreas disjuntas amazônicas) com menores médias nos índices de diversidade funcional em todas as categorias florais.



Fonte: A autora (2015).

## 5 CONCLUSÕES

A vegetação arbórea do cerrado é bastante heterogênea florísticamente, com oito regiões de endemismo identificadas. Contudo, mais da metade da composição florística arbórea da vegetação é coocorrente a outras formações vegetacionais brasileiras, especialmente florestas tropicais úmidas. Este dado corrobora a hipótese de que o cerrado seria originalmente uma vegetação campestre, com as linhagens de espécies arbóreas provenientes das florestas tropicais úmidas. A ausência de megafauna (herbivoria), associada aos picos interglaciais do quaternário, propiciaram a “invasão” dos elementos arbóreos no cerrado através das matas ciliares e de galeria. A recente expansão dos elementos arbóreos, resultou em linhagens recentes para as espécies, o que explica os baixos níveis de endemismo para o estrato. Ainda assim, as espécies arbóreas endêmicas compartilhadas entre as regiões de endemismo evidenciam que as áreas de cerrado mais ao sul do território de ocupação são o centro de endemismo das espécies e são as áreas mais estáveis de ocorrência da vegetação. Áreas de cerrado nas regiões amazônica e nordeste são as mais recentes e também foram as primeiras separadas da grande área core da vegetação.

A heterogeneidade florística do cerrado resultou em uma variada composição de atributos reprodutivos. Apesar disso, não existe diferenças nas frequências desses atributos entre as regiões de endemismo, sendo o cerrado, como ecossistema, caracterizado por flores abertas, de cores claras, com síndrome de polinização melitofilia, diversos pequenos insetos e esfingofilia/falenofilia. Contudo, variações na composição de alguns desses atributos conferem a regiões de cerrado distintos índices de diversidade funcional reprodutiva. Essas regiões são distintas funcionalmente, com os menores índices de diversidade funcional-reprodutiva encontradas para a região de endemismo ADA (áreas disjuntas amazônicas), enquanto os maiores índices caracterizaram as outras regiões de endemismo. Isso pode ser reflexo da variação na composição de endêmicas entre essas regiões, consequência da história biogeográfica. A região ADA é mais recente, menos estável ao longo das variações climáticas e com os menores índices de endemismo, o que se refletiu em uma menor média de diversidade funcional de atributos reprodutivos.

## REFERÊNCIAS

- ARROYO, M. T. K., PRIMACK, R., ARMESTO, J., Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. **American journal of botany**, v. 69, n. 1, p. 82-97, 1982. DOI [10.2307/2442833](https://doi.org/10.2307/2442833). Acesso em: 30 maio 2024.
- AYRES, M. *et al.* **Bio Estat. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências médicas**. 5. ed. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2007, 380 p.
- BAWA K. S; PERRY, D. R; BEACH, J. H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American journal of botany**, v. 72, n. 3, p. 331-345, 1985. DOI [10.2307/2443526](https://doi.org/10.2307/2443526). Acesso em: 30 maio 2024.
- BAWA, K. S. Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual review of ecology and systematics**, v. 11, n. 1, p. 15-39, 1980. DOI [10.1146/annurev.es.11.110180.000311](https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000311). Acesso em: 30 maio 2024.
- BAWA, K. S. Plant-pollinatorsinteractions in tropical rain forests. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 399-422, 1990. DOI [10.1146/annurev.ecolsys.21.1.399](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.21.1.399). Acesso em: 30 maio 2024.
- BEERLING, D. J.; OSBORNE, C. P. The origin of the savanna biome. **Global change biology**, v. 12, n. 11, p. 2023-2031, 2006. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x>. Acesso em: 30 maio 2024.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, n. 1-2, p. 19-27, 2002. [10.1016/S0031-0182\(01\)00349-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00349-2). Acesso em: 30 maio 2024.
- BELLO, F. *et al.* A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. **Biological Conservation**, v. 143, n. 1, p. 9–17, 2010. DOI [10.1016/j.biocon.2009.04.022](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.022). Acesso em: 29 maio 2024.
- BOND, W. J. What Limits Trees in c4 Grasslands and Savannas? **Annual Review Ecology Evolution and Systematics**, v. 39, p. 641-659, 2008. DOI [10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411). Acesso em: 30 maio 2024.
- BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in ecology & evolution**, v. 20, n. 7, p. 387-394, 2005. DOI [10.1016/j.tree.2005.04.025](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025). Acesso em: 30 maio 2024.
- BRIDGETWATER, S., RATTER, J. A., RIBEIRO, J. F. Biogeographic patterns,  $\beta$ -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. **Biodiversity & Conservation**, v. 13, p. 2295-2317, 2004. DOI <https://doi.org/10.1023/B: BIOC.0000047903.37608.4c>. Acesso em: 30 maio 2024.
- BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**. 2ªed, São Paulo: FUNPEC, 2006. 691 p.

- BULLOCK, A. H. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica**, p. 287-301, 1985. DOI <https://doi.org/10.2307/2388591>. Acesso em: 30 maio 2024.
- BULLOCK, S. H. Plant reproduction in neotropical dry forests. *In*: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. **Seasonally dry tropical forests**. New York: Cambridge University Press, 1995. p. 277-303.
- CARVALHO, C. J. B. Áreas de endemismo. *In*: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, A. A. B (Orgs.). **Biogeografia da América do Sul**. São Paulo: Rocca, 2010, p. 41-51.
- CASTRO, A. A. J. F. **Comparação florístico-geográfica (Brasil) e fitossociológica (Piauí - São Paulo) de amostras de cerrado**. 1994. 520 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1994.
- CASTRO, A. A. J. F. *et al.* How rich is the flora of Brazilian cerrados?. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 192-224, 1999. DOI [10.2307/2666220](https://doi.org/10.2307/2666220). Acesso em: 30 maio 2024.
- CASTRO; A. A. J. F. *et al.* How rich is the Flora of Brazilian Cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 86, n. 1, p. 192-224, 1999. DOI <https://doi.org/10.2307/2666220>. Acesso em: 29 maio 2024.
- CERLING, T. E. *et al.* 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. **Nature**, v. 389, n. 6647, p. 153-158, 1997. DOI [10.1038/38229](https://doi.org/10.1038/38229). Acesso em: 30 maio 2024.
- CERLING, T. E. *et al.* Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. **Nature**, v. 389, n. 6647, p. 153-158, 1997. DOI [10.1038/38229](https://doi.org/10.1038/38229). Acesso em: 29 maio 2024.
- CHEN, X. S; LI, Q. J. Sexual systems and ecological correlates in an azonal tropical forest, SW China. **Biotropica**, v. 40, n. 2, p. 160-167, 2008. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00364.x>. Acesso em: 29 maio 2024.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 93-103, 2009. DOI [10.1590/S1676-06032009000300008](https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000300008). Acesso em: 30 maio 2024.
- CORNELISSEN, J. H. C. *et al.* A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003. DOI [10.1071/BT02124](https://doi.org/10.1071/BT02124). Acesso em: 29 maio 2024.
- COUTINHO, L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, n. 1, p. 17-23, 1978. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002>. Acesso em: 29 maio 2024.
- COX, C. B.; MOORE, P. D. **Biogeography: na ecological and evolutionary approach**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1993.
- CRISCI, J. V. *et al.* **Historical Biogeography: an Introduction**. Harvard University Press, Cambridge MA, 2003. 264 p.

CRISCI, J. V. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 157-168, 2001. DOI <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00523.x>. Acesso em: 29 maio 2024.

DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive La difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001. DOI [10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2). Acesso em: 29 maio 2024.

EDWARDS, E. J. *et al.* The origins of C4 Grasslands: integrating evolution and ecosystem science. **Science**, v. 328, n. 5978, p. 587-591, 2010. DOI [10.2307/40655827](https://doi.org/10.2307/40655827). Acesso em: 30 maio 2024.

EITEN, G. The Cerrado Vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, p. 201-341, 1972. Disponível em: [http://lerf.eco.br/img/publicacoes/2002\\_12%20The%20Cerrados%20of%20Brazil.pdf](http://lerf.eco.br/img/publicacoes/2002_12%20The%20Cerrados%20of%20Brazil.pdf). Acesso em: 30 maio 2024.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. v. 11. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 528 p.

ESRI. ArcView GIS, Version 3. 1. **Environmental System Research Institute**, Redlands, CA. 1998

FAEGRI, K.; PIJL, L. VAN DER. **The Principles of Pollination Ecology**. 3. ed. New York: Pergamon Press, 1979.

FERRAZ, I. D. K. *et al.* Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 34, p. 621-633, 2004. DOI [10.1590/S0044-59672004000400014](https://doi.org/10.1590/S0044-59672004000400014). Acesso em: 30 maio 2024.

FONTAINE, C. *et al.* Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. **Plos One**, v. 4, n. 1, p. 129-135, 2006. DOI <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>. Acesso em: 29 maio 2024.

FORZZA, R. C. *et al.* Introdução. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010.

FURLEY, P. A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, n. 3, p. 223-241, 1999. DOI <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.1999.00142.x>. Acesso em: 29 maio 2024.

FURLEY, P. A., RATTER, J. A., GIFFORD, D. R. Observations on the vegetation of eastern Mato Grosso, Brazil. III. The woody vegetation and soils of the Morro de Fumaça, Torixoreu. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences**, v. 235, n. 1280, p. 259-280, 1988. DOI [10.1098/rspb.1988.0075](https://doi.org/10.1098/rspb.1988.0075). Acesso em: 30 maio 2024.

GARDEN, MOBOT–Missouri Botanical. **Electronic Database accessible** at <http://www.tropicos.org>. 2012

GIRÃO, L. C. *et al.* Changes in Tree Reproductive Traits reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape. **PloSOne**, v. 2, n. 9, e908, 2007. DOI <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000908>. Acesso em: 29 maio 2024.

GOLOBOFF, P. A. *et al.* TNT: Tree analysis using New Technology. Version 1. 0, version Beta test v. 0. 2. **Program and documentation available from the authors and at [www.zmuc.dk/public/phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny)**, 2003.

GOTTSBERGER, G., MORAWETZ, W. Floristic, structural and phytogeographical analysis of the savannas of Humaitá (Amazonas). **Flora**, v. 178, n. 1, p. 41-71, 1986. DOI [10.1016/S0367-2530\(17\)30203-7](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30203-7). Acesso em: 30 maio 2024.

GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the Cerrado: a South American tropical vegetation**, ed. 1. Reta Verlag, Ulm, 2006a.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the Cerrado: a South American tropical vegetation, pollination and seed dispersal**. ed. 2. Reta Verlag, Ulm. 2006b.

GRIZ, L. M. S., MACHADO, I. C. S., Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. **Journal of tropical Ecology**, v. 17, n. 2, p. 303-321, 2001. DOI [10.1017/S0266467401001201](https://doi.org/10.1017/S0266467401001201). Acesso em: 30 maio 2024.

GUIMARÃES, M. Origem do Cerrado - **Pesquisa Fapespi**, v. 219, p. 50-53, 2014. Disponível em: <https://revistapesquisa.fapesp.br/origem-cerrado/>. Acesso em: 30 maio 2024.

HIJMANS, R. J. *et al.* **Diva GIS**. 2005 <[www.diva-gis.org/](http://www.diva-gis.org/)>

IBARRA-MANRRIQUEZ, G.; OYAMA, K. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain Forest trees. **American Journal of Botany**, v. 79, n. 4, p. 383-394, 1992. DOI [10.2307/2445150](https://doi.org/10.2307/2445150). Acesso em: 29 maio 2024.

ISHARA, K. L., MAIMONI-RODELLA, R. C. S. Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in Southeastern Brazil. **Brazilian archives of biology and technology**, v. 54, p. 629-642, 2011. DOI [10.1590/S1516-89132011000300025](https://doi.org/10.1590/S1516-89132011000300025). Acesso em: 30 maio 2024.

JUDD, S. W. *et al.* **Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético**. 3. ed. Artmed Editora, 2009. 632 p.

KANG, H., BAWA, K. S. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 90, n. 6, p. 865-876, 2003. DOI [10.3732/ajb.90.6.865](https://doi.org/10.3732/ajb.90.6.865). Acesso em: 30 maio 2024.

KATO, M. Plant-pollinator interaction in the under story of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. **American Journal of Botany**, v. 83, n. 6, p. 732-743, 1996. Disponível em: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/2446404>. Acesso em: 29 maio 2024.

KINOSHITA, L. S. *et al.* Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, p. 313-327, 2006. DOI [10.1590/S0102-33062006000200007](https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000200007). Acesso em: 30 maio 2024.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrados. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 707-713, 2005. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>. Acesso em: 29 maio 2024.

KREBS, C. J. **Ecological Methodology**. New York, Harper & Hall, 1989. 654p.

KRESS W. J., BEACH J. H. Flowering and plant reproductive systems. *In*: MCDADE, L. A. *et al.* (Eds.), **La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rainforest**. The University of Chicago Press, Chicago, p. 161-182, 1994.

LANGEVELDE, F. V. *et al.* Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. **Ecology**, v. 84, n. 2, p. 337-350, 2003. DOI [10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0337:EOFAHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0337:EOFAHO]2.0.CO;2). Acesso em: 29 maio 2024.

LAVINA, E. L.; FAUTH, G. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. *In*: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, A. A. B. (Orgs.). **Biogeografia da América do Sul**. São Paulo: Roca, 2010, p. 3-13.

LEDRU *et al.* The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate - **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 123, n. 1-4, p. 239-257, 1996. DOI [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(96\)00105-8](https://doi.org/10.1016/0031-0182(96)00105-8). Acesso em: 30 maio 2024.

LEDRU, MARIA-PIERRE. Late quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. **Quaternary Research**, v. 39, n. 1, p. 90-98, 1993. DOI <https://doi.org/10.1006/qres.1993.1011>. Acesso em: 29 maio 2024.

LEDRU, MARIA-PIERRE. Late Quaternary history and evolution of the Cerrados as revealed by palynological records. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Orgs.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Columbia University Press, New York, 2002. p. 33-50.

LEHMANN, C. E. R. *et al.* Savanna vegetation fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, n. 31, p. 548-552, 2014. DOI [10.1126/science.1247355](https://doi.org/10.1126/science.1247355). Acesso em: 29 maio 2024.

LEITÃO FILHO, H. F. A flora arbórea do Estado de São Paulo. **Hoehnea**, v. 19, n. 1/2, p. 151-163, 1992. Disponível em: <https://www.infraestruturameioambiente.sp.gov.br/institutodebotanica/1992/01/a-flora-arborea-dos-cerrados-do-estado-de-sao-paulo/>. Acesso em: 30 maio 2024.

LEMUS-JIMÉNEZ, L. J., RAMÍREZ, N. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. **Acta Científica Venezolana**, v. 54, n. 2, p. 97-114, 2003. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/6874520\\_Pollination\\_and\\_pollinators\\_in\\_the\\_vegetation\\_of\\_the\\_coastal\\_plain\\_of\\_Paraguaná\\_state\\_Falcón\\_Venezuela](https://www.researchgate.net/publication/6874520_Pollination_and_pollinators_in_the_vegetation_of_the_coastal_plain_of_Paraguaná_state_Falcón_Venezuela)

ation of the coastal plain of Paraguana Falcon State Venezuela. Acesso em: 30 maio 2024.

LEVIN, D. A.; WILSON, ANDA C. Rates of evolution in seed plants: net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time. **Proceedings of the National Academy of sciences**, v. 73, n. 6, p. 2086-2090, 1976. DOI [10.1073/pnas.73.6.2086](https://doi.org/10.1073/pnas.73.6.2086). Acesso em: 30 maio 2024.

LINARES-PALOMINO *et al.* Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. **Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation**, p. 3-21, 2011. DOI [10.5822/978-1-61091-021-7\\_1](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7_1). Acesso em: 30 maio 2024.

LOPES, A. V. *et al.* Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1154-1165, 2009. DOI [10.1016/j.biocon.2009.01.007](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.007). Acesso em: 30 maio 2024.

LOPES, A. V., MACHADO, I. C. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 213, p. 71-90, 1998. DOI [10.1007/BF00988909](https://doi.org/10.1007/BF00988909). Acesso em: 30 maio 2024.

LOREAU, M. *et al.* Biodiversity and ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. **Science**, v. 294, n. 5543, p. 804-808, 2001. DOI [10.1126/science.1064088](https://doi.org/10.1126/science.1064088). Acesso em: 29 maio 2024.

MACHADO, I. C., LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, n. 3, p. 365-376, 2004. DOI [10.1093/aob/mch152](https://doi.org/10.1093/aob/mch152). Acesso em: 30 maio 2024.

MACHADO, I. C., LOPES, A. V., SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 277-287, 2006. DOI [10.1093/aob/mcj029](https://doi.org/10.1093/aob/mcj029). Acesso em: 30 maio 2024.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Orgs.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003, p. 543-593.

MARTINS, F. Q., BATALHA, M. A. Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the Upper Taquari region (central Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, p. 543-552, 2006. DOI [10.1590/S1519-69842006000300021](https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000300021). Acesso em: 30 maio 2024.

MCUNE, B.; MEFFORD, M. J. PC-ORD. **Multivariate analysis of ecological data**. ed. 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 1999.

MIRANDA, I. S. **Flora, fisionomia e estrutura das savanas de Roraima, Brasil**. 1998. 186 p. Tese Doutorado - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Universidade do Amazonas, Manaus, 1998.

MMA - **Ministério do Meio Ambiente**. Biodiversidade Brasileira: avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Editora do Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2002.

- MOKANY, K.; ASH, J.; ROXBURG, S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 5, p. 884-893, 2008. DOI [10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x). Acesso em: 29 maio 2024.
- MORRONE, J. J. Cladistic biogeography: identity and place. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 7, p. 1281–1286, 2005. DOI [10.1111/j.1365-2699.2005.01279.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01279.x). Acesso em: 29 maio 2024.
- MORRONE, J. J. On the Identification of Areas of Endemism. - **Systematic biology**, v. 43, n. 3, p. 438-441, 1994. DOI [10.1093/sysbio/43.3.438](https://doi.org/10.1093/sysbio/43.3.438). Acesso em: 30 maio 2024.
- MORRONE, J. J.; CRISCI, J. V. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual review of ecology and systematics**, v. 26, n. 1, p. 373-401, 1995. DOI [10.1146/annurev.es.26.110195.002105](https://doi.org/10.1146/annurev.es.26.110195.002105). Acesso em: 30 maio 2024.
- MYERS, N. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**, p. 853–858, 2000. DOI <https://doi.org/10.1038/35002501>. Acesso em: 30 maio 2024.
- NIHEI, S. S. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 12, p. 2099-2106, 2006. DOI [10.1111/j.1365-2699.2006.01619.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01619.x). Acesso em: 30 maio 2024.
- NIXON, K. C. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. **Cladistics**, v. 15, n. 4, p. 407-414, 1999. DOI [10.1111/j.1096-0031.1999.tb00277.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1999.tb00277.x). Acesso em: 30 maio 2024.
- OLIVEIRA, P. E., GIBBS, P. E. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. **Flora**, v. 195, n. 4, p. 311-329, 2000. DOI [10.1016/S0367-2530\(17\)30990-8](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30990-8). Acesso em: 30 maio 2024.
- ORMOND, W. T., PINHEIRO, M. C. B., LIMA, H. A. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Série Botânica**, v. 87, p. 1-24, 1991.
- PENNINGTON, R. T. *et al.* Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 515-538, 2004. DOI <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1435>. Acesso em: 30 maio 2024.
- PENNINGTON, T. R.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical season ally dry forest sand Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261-273, 2000. DOI [10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x). Acesso em: 29 maio 2024.
- PESSENDA, I. C. R. *et al.* <sup>14</sup>C dating and stable carbon isotopes of soil organic matter in forest–savanna boundary areas in the southern Brazilian Amazon region. **Radiocarbon**, v. 40, n. 2, p. 1013-1022, 1997. DOI [10.1017/S0033822200018981](https://doi.org/10.1017/S0033822200018981). Acesso em: 30 maio 2024.

PETERSON, A. T. Parsimony analysis of endemism (PAE) and studies of Mexican biogeography. **Revista mexicana de biodiversidad**, v. 79, n. 2, p. 541-542, 2008. Disponível em: [https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1870-34532008000200030](https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532008000200030). Acesso em: 30 maio 2024.

PETIT, R. J.; HAMPE, A. Some evolutionary consequences of being a tree. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 37, p. 187-214, 2006. DOI [10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110215](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110215). Acesso em: 30 maio 2024.

PIJL, L. VAN DER. **Principles of Dispersal in Higher Plants**. Springer Verlag, New York, 1982.

PORZECANSKI, A. L.; CRACRAFT, J. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 2, p. 261-275, 2005. DOI [10.1111/j.1365-2699.2004.01138.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01138.x). Acesso em: 30 maio 2024.

POSADAS, P. *et al.* Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. **Journal of Arid Environments**, v. 66, n. 3, p. 389-403, 2006. DOI [10.1016/j.jaridenv.2006.01.004](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.004). Acesso em: 30 maio 2024.

PRADO, D. E. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. **Edinburgh Journal of botany**, v. 57, n. 3, p. 437-461, 2000. DOI [10.1017/S096042860000041X](https://doi.org/10.1017/S096042860000041X). Acesso em: 30 maio 2024.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of species distributions in the dry sea sonal forests of South America. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v. 80, p. 902-927, 1993. DOI [10.2307/2399937](https://doi.org/10.2307/2399937). Acesso em: 29 maio 2024.

PRANCE, G. T. 2006. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 385-386, 2006. DOI [10.1111/j.1365-2699.2005.01471.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01471.x). Acesso em: 30 maio 2024.

PRANCE, G. T. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the neo tropics. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v. 69, p. 594-624, 1982. DOI <https://doi.org/10.2307/2399085>. Acesso em: 29 maio 2024.

PRANCE, G. T. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 594-624, 1982. DOI <https://doi.org/10.2307/2399085>. Acesso em: 30 maio 2024.

PROCTOR, M. YEO, P., LACK, A. **The natural history of pollination**. Harper Collins Publishers, London, 1996. 487 p.

RAMÍREZ, N. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. **Plant Ecology**, v. 173, p. 171-189, 2004. DOI [10.1023/B:VEGE.0000029320.34895.7d](https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029320.34895.7d). Acesso em: 30 maio 2024.

- RAMIREZ, N.; BRITO, Y. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. **American Journal of Botany**, v. 77, n. 10, p. 1260-1271, 1990. DOI [10.2307/2444587](https://doi.org/10.2307/2444587). Acesso em: 29 maio 2024.
- RATTER, J. A., BRIDGEWATER, S., RIBEIRO, J. F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh journal of botany**, v. 60, n. 1, p. 57-109, 2003. DOI [10.1017/S0960428603000064](https://doi.org/10.1017/S0960428603000064). Acesso em: 30 maio 2024.
- RATTER, J. A., RIBEIRO, J. F., BRIDGEWATER, S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of botany**, v. 80, n. 3, p. 223-230, 1997. DOI [10.1006/anbo.1997.0469](https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0469). Acesso em: 30 maio 2024.
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Espécies lenhosas da fitofisionomia do cerrado sentido amplo em 170 localidades do bioma Cerrado. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 7, p. 5–112, 2001. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/569568>. Acesso em: 30 maio 2024.
- RENNER, S. S., RICKLEFS, R. E. Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American journal of botany**, v. 82, n. 5, p. 596-606, 1995. DOI [10.1002/j.1537-2197.1995.tb11504.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb11504.x). Acesso em: 30 maio 2024.
- RICHARDS, A. J. **Plant Breeding Systems**. 2ed. Chapman & Hall, Cambridge, 1997. 529 p.
- RIESEBERG, L. H.; WILLIS, J. H. Plant Speciation. **Science** v. 317, n. 5840, p. 911-914, 2007. DOI [10.1126/science.1137729](https://doi.org/10.1126/science.1137729). Acesso em: 30 maio 2024.
- RIZZINI, C. T. A flora do cerrado: análise florística das savanas centrais. In: Ferri, M. G. (ed.) **SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO**, v. 3, p. 125–177. São Paulo, Brazil: Ed. Univ. São Paulo, 1963.
- ROMERO, E. J. South American paleofloras. In: GOLDBLATT, P (Ed). **Biological relationships between Africa and South America**. New Haven and London: Yale University Press, 1993, p. 62-85.
- ROSEN, B. R. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. In: MYERS, A; GILLER, P. S. (Eds.). **Analytical biogeography: an integrated approach the study of animal and plant distributions**. London: Chapman and Hall, 1988. P. 437- 481.
- SANTOS, A. M. *et al.* Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. **Journal of biogeography**, v. 34, n. 3, p. 437-446, 2007. DOI [10.1111/j.1365-2699.2006.01604.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01604.x). Acesso em: 30 maio 2024.
- SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. Tree-grass interactions in savanas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 517-544, 1997. DOI [10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517). Acesso em: 30 maio 2024.
- SERES, A., RAMÍREZ, N. Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado Venezolano. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 61-81, 1995. DOI [10.2307/2399981](https://doi.org/10.2307/2399981). Acesso em: 30 maio 2024.

SHEPHERD, G. J. Fitopac 2. 1. 2. 85. Manual do Usuário. **Depto de Biologia Vegetal, Univ. Estadual de Campinas, Campinas, SP, 2010.**

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G. A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 48, n. 4, p. 651-663, 1988. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/284727728\\_A\\_polinizacao\\_de\\_plantas\\_do\\_cerrado](https://www.researchgate.net/publication/284727728_A_polinizacao_de_plantas_do_cerrado). Acesso em: 30 maio 2024.

SILVA *et al.* Caracterização Climática do Bioma Cerrado. *In*: SANO, SM; ALMEIDA, SP; RIBEIRO, JF Cerrado: Ecologia e Flora. **Brasília-DF: Embrapa. 406p, 2008.**

SILVA, F. A. M., ASSAD, E. D., EVANGELISTA, B. A. Caracterização climática do bioma Cerrado. *In*: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (Eds.). **Cerrado Ecologia e Flora**. Embrapa Cerrados, Brasília, DF, 2008.

SILVA, J. M. C.; BATES, J. M. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. **BioScience**, v. 52, n. 3, p. 225-234, 2002. DOI [10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:BPACIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2). Acesso em: 30 maio 2024.

SIMON, M. *et al.* Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009. DOI [10.1073/pnas.0903410106](https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106). Acesso em: 30 maio 2024.

Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas: a Integração do SpeciesAnalyst e do SinBiota. **FAPESP**. Disponível em: <http://www.splink.org.br/>. Acesso em: 30 maio 2024.

SOARES, S. M. *et al.* Dioecy in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest: typical reproductive traits of a low frequent sexual system. **Plant systematics and evolution**, v. 300, p. 1299-1311, 2014. DOI [10.1007/s00606-013-0962-z](https://doi.org/10.1007/s00606-013-0962-z). Acesso em: 30 maio 2024.

SOBREVILA, C., ARROYO, M. T. K. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Plant Systematics and Evolution**, v. 140, p. 19-37, 1982. DOI [10.1007/BF02409895](https://doi.org/10.1007/BF02409895). Acesso em: 30 maio 2024.

SPECIES LINK. Site do Splink Cria, 2007. Disponível em: [http://splink.cria.org.br/centralized\\_search?criaLANG=pt](http://splink.cria.org.br/centralized_search?criaLANG=pt).

SPINA, A. P., FERREIRA, W. M., LEITÃO-FILHO, H. F. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, p. 349-368, 2001. DOI [10.1590/S0102-33062001000300006](https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000300006). Acesso em: 30 maio 2024.

SPJUT, R. W. **A Systematic Treatment of Fruit Types**. The New York Botanic Garden, New York, 1994.

Statistica Software Inc, **STATISTICA** (data analysis software system), version 8. 0, 2006.

SUGUIO, K. **Geologia do Quaternário e mudanças ambientais**. Oficina de textos, São Paulo, 2010. 408 p.

TERRIBILE, L. C. *et al.* Áreas of clima test ability of species ranges in the Brazilian Cerrado: disentangling uncertainties through time. **Nat. conserv.** v. 10, n. 2, p. 152-159, 2012.

Disponível em: <http://repositorio.bc.ufg.br/handle/ri/11014>. Acesso em: 30 maio 2024.

TILMAN, D. *et al.* The influence of functional diversity and composition on ecosystem process. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300-1302, 1997. DOI [10.1126/science.277.5330.1300](https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300). Acesso em: 30 maio 2024.

VAMOSI, S. M. A reconsideration of the reproductive biology of the Atlantic forest in the Volta Velha Reserve. **Biodiversity & Conservation**, v. 15, p. 1417-1424, 2006. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-005-0308-4>. Acesso em: 30 maio 2024.

VIEIRA, M. F. **Ecologia da polinização de *Mabeafistuligera* Mart.** 1991. (Dissertação em Botânica). Universidade de Campinas, São Paulo, 1991.

WEITHOFF, G.; WALZ, N.; GAEDKE, U. The intermediate disturbance hypothesis- species diversity or functional diversity? **Journal Plankton Research**, v. 23, n. 10, p. 1147-1155, 2001. DOI [10.1093/plankt/23.10.1147](https://doi.org/10.1093/plankt/23.10.1147). Acesso em: 30 maio 2024.

WERNECK, F. P. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 13-14, p. 1630-1648, 2011. DOI [10.1016/j.quascirev.2011.03.009](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009). Acesso em: 30 maio 2024.

YAMAMOTO, L. F., KINOSHITA, L. S., MARTINS, F. R. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, p. 553-573, 2007. DOI [10.1590/S0102-33062007000300005](https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300005). Acesso em: 30 maio 2024.

ZANELLA, F. C. V. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. *In*: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, A. A. B. (orgs). **Biogeografia da América do Sul**. Roca, São Paulo, 2010. p. 198-220.

ZAPATA, T. R., ARROYO, M. T. K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica**, p. 221-230, 1978. DOI [10.2307/2387907](https://doi.org/10.2307/2387907). Acesso em: 30 maio 2024.

**ANEXO 1 - REFERÊNCIAS UTILIZADAS NA CONFEÇÃO DA MATRIZ  
BINÁRIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS X QUADRÍCULAS GEOGRÁFICAS DO  
CERRADO (FORAM EXCLUÍDAS, TESES, DISSERTAÇÕES, LIVROS OU  
RESUMOS EM CONGRESSOS).**

- ANDRADE, L. A. Z. *et al.* Fitossociologia de uma área de cerrado denso na RECOR-IBGE, Brasília-DF. **Acta botânica brasílica**, v. 16, p. 225-240, 2002. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062002000200009>. Acesso em: 30 maio 2024.
- ARAÚJO, G. M. *et al.* Estrutura comunitária de vinte áreas de cerrados residuais no município de Uberlândia, MG. **Revista Daphne**, v.7, n. 2, p. 7–14, 1997.
- BASTOS, M. N. C. Levantamento florístico dos campos do Estado do Pará: Campo de Joanes (Ilha de Marajó) - Boletim Museu **Paraense Emílio Goeldi**, v. 1, p. 67–86, 1984.
- BATALHA, M. A; ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. Florística do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, p. 49-64, 1997. DOI <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v16i0p49-64>. Acesso em: 30 maio 2024.
- BRANCH, L. C.; SILVA, M. F. Folk medicine of Alter do chao, Para, Brazil. **Acta Amazonica**, v. 13, p. 737-797, 1983. DOI <https://doi.org/10.1590/1809-4392135737>. Acesso em: 30 maio 2024.
- BRANDÃO, M. *et al.* 1996. Cobertura vegetal do Município de Prudente de Moraes, MG. **Revista Daphne**, v. 6, n. 2, p 40–58, 1996.
- BRANDÃO, M. *et al.* Cobertura vegetal do Município de Montes Claros – MG formações vegetais e sua composição florística. **Revista Daphne**, v.3, n. 4, p. 46–48, 1993.
- BRANDÃO, M. *et al.* Cobertura vegetal do Município de Sete Lagoas – MG. **Revista Daphne**, v.3, n. 2, p. 21–38, 1993.
- BRANDÃO, M.; GAVILANES, M. L. 1992. Espécies arbóreas padronizadoras do cerrado mineiro e sua distribuição no estado. **Inf. Agropec**, v. 16, n. 173, p. 5–11, 1992. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/291983620\\_Especies\\_padronizadoras\\_do\\_cerrado\\_mineiro\\_e\\_sua\\_distribuicao\\_no\\_estado](https://www.researchgate.net/publication/291983620_Especies_padronizadoras_do_cerrado_mineiro_e_sua_distribuicao_no_estado). Acesso em: 30 maio 2024.
- BRANDÃO, M.; GAVILANES, M. L. Cobertura vegetal do Município de Pedro Leopoldo, MG. Formações vegetais e composição florístico. **Revista Daphne**, v. 7, n. 2, p. 32–50, 1997. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/332864187\\_Cobertura\\_Vegetal\\_do\\_Municipio\\_de\\_Pedro\\_Leopoldo\\_MG\\_-\\_Formacoes\\_Vegetais\\_e\\_Composicao\\_Floristica](https://www.researchgate.net/publication/332864187_Cobertura_Vegetal_do_Municipio_de_Pedro_Leopoldo_MG_-_Formacoes_Vegetais_e_Composicao_Floristica). Acesso em: 30 maio 2024.
- CARDOSO, E. *et al.* Estudo fitossociológico em área de cerrado sensu stricto na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental Galheiro-Perdizes, MG. **Caminhos de Geografia**, v. 3, n. 5, p. 30, 2002. DOI <https://doi.org/10.14393/RCG3515288>. Acesso em: 30 maio 2024

- CASTRO, A. A. J. F. *et al.* 1998. The woody flora of the cerrado vegetation in the state of Piauí, northeastern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 55, n. 3, p. 455-472, 1998. DOI [10.1017/S0960428600003292](https://doi.org/10.1017/S0960428600003292). Acesso em: 30 maio 2024.
- CASTRO, A. A. J. F. O cerrado e a composição florística vascular da Estação Ecológica de Uruçuí-Una, Piauí: resultados preliminares. **Unpublished manuscript**, 1986. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/303825469\\_Vegetacao\\_e\\_flora\\_da\\_Estacao\\_Ecologica\\_de\\_Urucui-Una\\_Resultados\\_preliminares](https://www.researchgate.net/publication/303825469_Vegetacao_e_flora_da_Estacao_Ecologica_de_Urucui-Una_Resultados_preliminares). Acesso em: 30 maio 2024.
- CÉSAR, O. *et al.* 1988. Estrutura fitossociológica do estrato arbóreo de uma área de vegetação de cerrado no município de Corumbataí (Estado de São Paulo). **Naturalia**, v. 13, p. 91-101, 1988.
- COSTA, A. A.; ARAÚJO, G. M. Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Acta botânica brasílica**, v. 15, p. 63-72, 2001. DOI [10.1590/S0102-33062001000100008](https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000100008). Acesso em: 30 maio 2024.
- DANTAS, M.; RODRIGUES, I. A.. Estudos fitoecológicos do trópico úmido brasileiro: IV – Levantamentos botânicos em campos do Rio Branco - **Bol. Pesquisa** v, 40, p 5–31, 1982.
- DURINGAN, G. *et al.* Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. **Hoehnea**, v. 26, n. 2, p. 149-172, 1999.
- DURINGAN, G. *et al.* Phytosociology and structure of a frequently burnt cerrado vegetation in SE-Brazil. **Flora**, v. 189, n. 2, p. 153-160, 1994.
- EGLER, W. A. Contribuições ao conhecimento dos campos de Amazônia 1 – os campos de Ariramba - **Bol. Mus. Paraense Emílio Goeldi**, n. 4, 1960.
- FELFILI, J. M. *et al.* Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa-MT. **Acta Botanica Brasílica**, v. 16, p. 103-112, 2002. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062002000100012>. Acesso em: 30 maio 2024.
- FELFILI, J. M.; SILVA JUNIOR, M. C. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. **Journal of tropical ecology**, v. 9, n. 3, p. 277-289, 1993. DOI <https://doi.org/10.1017/S0266467400007306>. Acesso em: 30 maio 2024.
- Felfili, J.M. *et al.* Changes in the floristic composition of cerrado *sensu stricto* in Brazil over a nine-year period. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 4, p. 579-590, 2000. DOI [10.1017/S0266467400001589](https://doi.org/10.1017/S0266467400001589). Acesso em: 30 maio 2024.
- FIGUEIRÊDO, M. A.; FERNANDES, A. Encraves de cerrado no interior do Ceará. **Ciência Agrônoma**, v. 18, n. 2, p. 103–106, 1987.
- FURLEY, P. A. *et al.* Observations on the vegetation of eastern Mato Grosso III. **The Woody vegetation and soils of the Morro de Fumaça, Torixoreu Proc. Roy. Soc.** n. 235, p. 259–280, 1978.

GIBBS, P. E. *et al.* Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. **Flora**, v. 173, n. 5-6, p. 433-449, 1983. DOI <https://doi.org/10.1016/S0367-2530%2817%2932022-4>. Acesso em: 30 maio 2024.

GOODLAND, R. J. A. Plants of the cerrado vegetation of Brazil. **Phytologia**, v. 20, p. 57–77, 1970.

Gottsberger, G.; Morawetz, W. Floristic, structural and phytogeographical analysis of the savannas of Humaitá (Amazonas). **Flora**, v. 178, n. 1, p. 41-71, 1986. DOI [10.1016/S0367-2530\(17\)30203-7](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30203-7). Acesso em: 30 maio 2024.

GUARIM, V. L. M. S. *et al.* Inventory of a mesotrophic Callisthene cerradão in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 57, n. 3, p. 429-436, 2000. DOI <https://doi.org/10.1017/S0960428600000408>. Acesso em: 30 maio 2024.

MACEDO, M. **Aspectos biológicos de um cerradão mesotrófico nas cercanias de Cuiabá, Mato Grosso**. 1992. Tese de doutorado - Instituto de Pesquisas da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas, 1992.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. Florística do cerrado na reserva biológica de Moji Guaçu, SP. **Acta Botanica Brasilica**, v. 7, p. 33-60, 1993. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33061993000100003>. Acesso em: 30 maio 2024.

MARIMON, B. S. *et al.* 1998. Fitossociologia de uma área de cerrado de encosta em Nova Xavantina, Mato Grosso. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 3, 1998.

MARIMON, B. S.; LIMA, E. S. Caracterização fitofisionômica e levantamento florístico preliminar no pantanal dos rios Mortes-Araguaia, Cocalinho, Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, p. 213-229, 2001. DOI [10.1590/S0102-33062001000200008](https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000200008). Acesso em: 30 maio 2024.

MARIMON-JUNIOR, B. H.; HARIDASAN, M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta botânica brasileira**, v. 19, p. 913-926, 2005. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026>. Acesso em: 30 maio 2024.

NASCIMENTO, M. T.; SADDI, N. Structure and floristic composition in an area of cerrado in Cuiabá-MT, Brazil. **Revista brasileira de botânica**, v. 15, n. 1, p. 47-55, 1992.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. **Estudo florístico e fitossociológico em um cerrado na Chapada dos Guimarães-Mato Grosso: uma análise de gradientes**. 1984. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, SP, Brazil, 1984. Disponível em: <https://hdl.handle.net/20.500.12733/1577707>. Acesso em: 30 maio 2024.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MARTINS, F. R. A comparative study of five cerrado areas in southern Mato Grosso, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 48, n. 3, p. 307-332, 1991. DOI <https://doi.org/10.1017/S0960428600003036>. Acesso em: 30 maio 2024.

PAGANO, S. N. *et al.* Estrutura fitossociológica do estrato arbustivo-arbóreo da vegetação de cerrado da Área de Proteção Ambiental (APA) de Corumbataí-Estado de São Paulo. **Revista brasileira de biologia**, v. 49, n. 1, p. 49-59, 1989.

POTT, V. J. *et al.* Flora da Fazenda Nhumirim, Nhecolândia, Pantanal. Relação preliminar. **Pesquisa em Andamento (EMBRAPA CPAP)**, 1986. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/787749/flora-dafazenda-nhumirim-nhecolandia-pantanal-relacao-preliminar>. Acesso em: 30 maio 2024.

PRANCE, G. T.; SCHALLER, G. B. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. **Brittonia**, p. 228-251, 1982. DOI [10.2307/2806383](https://doi.org/10.2307/2806383). Acesso em: 30 maio 2024.

RATTER, J. A. *et al.* Espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido amplo em 170 localidades do bioma Cerrado. **Boletim Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 7, p.5-112, 2001. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/569568/1/AP27174.pdf>. Acesso em: 30 maio 2024.

RATTER, J. A. *et al.* Floristic composition and community structure of a southern cerrado area in Brazil **Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh**, v. 45, p. 137–151, 1988.

RATTER, J. A. *et al.* Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition area. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences**, v. 266, n. 880, p. 449-492, 1973. DOI <https://doi.org/10.1098/rstb.1973.0053>. Acesso em: 30 maio 2024.

RATTER, J. A. *et al.* Observations on woody vegetation types in the Pantanal and at Corumbá, Brazil. **Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh**, v. 45, p. 503–525, 1988

RATTER, J. A. Notes on the vegetation of the Parque Nacional do Araguaia (Brazil). **Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh**, v. 44, p. 311–342, 1987.

RIBEIRO, J. F. *et al.* Fitossociologia de tipos fisionômicos de cerrado em Planaltina, DF. **Revista brasileira de Botânica**, v. 8, n. 2, p. 131-142, 1985.

ROSSI, C. V. *et al.* Fitossociologia do estrato arbóreo do cerrado (sensu stricto) no Parque Ecológico Norte, Brasília-DF. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 2, 1998.

SANAIOTTI, T. *et al.* A floristic study of the savanna vegetation of the state of Amapá, Brazil, and suggestions for its conservation. **Museu Paraense Emilio Goeldi**, v.13, p. 3–29, 1997.

SANTOS, R. M.; VIEIRA, F. A. Análise estrutural do componente arbóreo de três áreas de cerrado em diferentes estádios de conservação no município de Três Marias, Minas Gerais, Brasil. **Cerne**, v. 11, n. 4, p. 399-408, 2005.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; EITEN, G. Fitossociologia de um hectare de cerrado. **Brasil florestal**, v. 54, p. 55-70, 1983.

THIBAU, C. E. *et al.*. Inventário preliminar expedito da Estação Florestal de experimentação de Paraopeba em Minas Gerais. **Brasil Florestal**, v. 6, n. 21, p. 34–71, 1975.

TOLEDO-FILHO, D. V. *et al.*. Estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado em Moji-Mirim (SP). **Revista do Instituto Florestal**, v. 1, n. 2, p. 1-12, 1989. DOI [10.24278/2178-5031.198912118](https://doi.org/10.24278/2178-5031.198912118). Acesso em: 30 maio 2024.

UHLMANN, A. *et al.*. Análise da estrutura de duas unidades fitofisionômicas de savana (cerrado) no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 12, p. 231-247, 1998. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000300005>. Acesso em: 30 maio 2024.

## ANEXO 2 - REFERÊNCIAS UTILIZADAS NA ELABORAÇÃO DO BANCO DE DADOS COM ESPÉCIES ARBÓREAS DA CAATINGA.

- ALCOFORADO-FILHO, F.G. *et al.* Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta botânica brasileira**, v. 17, p. 287-303, 2003. DOI [10.1590/S0102-33062003000200011](https://doi.org/10.1590/S0102-33062003000200011). Acesso em: 30 maio 2024.
- AMORIM, I.L. *et al.* Flora e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de caatinga do Seridó, RN, Brasil. **Acta botânica brasileira**, v. 19, p. 615-623, 2005. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000300023>. Acesso em: 30 maio 2024.
- ANDRADE, L.A. *et al.* Análise da cobertura de duas fitofisionomias de caatinga, com diferentes históricos de uso, no município de São João do Cariri, Estado da Paraíba. **Cerne**, v. 11, n. 3, p. 253-262, 2005. Disponível em: <http://repositorio.ufla.br/jspui/handle/1/14450>. Acesso em: 30 maio 2024.
- ARAÚJO, E.L. *et al.* Composição florística e fitossociologia de três áreas de caatinga de Pernambuco. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 55, n. 4, p. 595-607, 1995.
- BARBOSA, M.R.V. *et al.* Vegetação e flora no Cariri Paraibano. **Oecologia brasiliensis**, v. 11, n. 3, p. 313-322, 2007.
- DRUMOND, M.A. *et al.* Inventário e sociabilidade de espécies arbóreas e arbustivas da Caatinga na região de Petrolina, Pernambuco. **Brasil Florestal** v. 74, p. 37-43, 2002.
- FABRICANTE, J.R.; ANDRADE, L.A. Análise estrutural de um remanescente de caatinga no Seridó Paraibano. **Oecologia brasiliensis**, v. 11, n. 3, p. 341-349, 2007. DOI [10.4257/oeco.2007.1103.04](https://doi.org/10.4257/oeco.2007.1103.04). Acesso em: 30 maio 2024.
- FERRAZ, E.M.N. *et al.* Composição florística em trechos de vegetação de caatinga e brejo de altitude na região do Vale do Pajeú, Pernambuco. **Brazilian Journal of Botany**, v. 21, p. 7-15, 1998. DOI <https://doi.org/10.1590/S0100-84041998000100002>. Acesso em: 30 maio 2024.
- FERRAZ, E.M.N. *et al.* Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, p. 71-92, 2003. DOI [10.1127/0340-269X/2003/0033-0071](https://doi.org/10.1127/0340-269X/2003/0033-0071). Acesso em: 30 maio 2024.
- FIGUÊIREDO, L.S. *et al.* Florística e fitossociologia de uma área de vegetação arbustiva caducifólia espinhosa no município de Buíque-Pernambuco. **Naturalia**, v. 25, p. 205-224, 2000.
- GIULIETTI, A.M. *et al.* Espécies endêmicas da Caatinga. In: SAMPAIO, E.V.S.B. *et al.* Orgs. **Vegetação & Flora da Caatinga, Associação Plantas Do Nordeste-APNE**. Recife: Centro Nordestino De Informações Sobre Plantas-CNIP, p. 03-115. 2002.
- GOMES A. P. S. *et al.* Florística e fitogeografia da vegetação arbustiva subcaducifólia da Chapada de São José, Buíque, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasileira**, v. 20, p. 37-48, 2006. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100005>. Acesso em: 30 maio 2024.

LEMOS, J.R.; RODAL, M.J.M. Fitossociologia do componente lenhoso de um trecho da vegetação de caatinga no Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, p. 23-42, 2002. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062002000100005>. Acesso em: 30 maio 2024.

LIMA, P.C.F.; LIMA, J.L.S. Composição florística e fitossociologia de uma área de Caatinga em Contendas do Sincorá, Bahia, microrregião homogênea da Chapada Diamantina. **Acta botânica brasileira**, v. 12, p. 441-450, 1998. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000400013>. Acesso em: 30 maio 2024.

MACHADO, I. C *et al.* Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 277-287, 2006. DOI [10.1093/aob/mcj029](https://doi.org/10.1093/aob/mcj029). Acesso em: 30 maio 2024.

OLIVEIRA, M. E. A. *et al.* Flora e fitossociologia de uma área de transição carrasco-caatinga de areia em Padre Marcos, Piauí. **Naturalia, São Paulo**, v. 22, p. 131-150, 1997.

PEREIRA, I.M. *et al.* Use-history effects on structure and flora of Caatinga. **Biotropica**, v. 35, n. 2, p. 154-165, 2003.

PEREIRA, I.N. *et al.* Composição florística e análise fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de um remanescente florestal no agreste paraibano. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, p. 357-369, 2002. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062002000300009>. Acesso em: 30 maio 2024.

PEREIRA, I.N. *et al.* Regeneração natural em um remanescente de caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste paraibano. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, p. 413-426, 2001. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000300010>. Acesso em: 30 maio 2024.

RODAL, M.J.N. *et al.* Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 517-526, 1998. DOI <https://doi.org/10.1590/S0034-71081998000300017>. Acesso em: 30 maio 2024.

RODAL, M.J.N. *et al.* Levantamento quantitativo das plantas lenhosas em trechos de vegetação de caatinga em Pernambuco. **Revista Caatinga**, v. 21, n. 3, p. 192-205, 2008.

RODAL, M.J.N.; Melo, A.L. Levantamento preliminar das espécies lenhosas da Caatinga de Pernambuco. In: ARAÚJO, F.D. DE.; PRENDERGAST, H.D.V.; MAYO S.J. Eds. Plantas do Nordeste, **Anais [...]** do I Workshop Geral. Kew: Royal Botanic Gardens, 199. P. 53-62

RODAL, M.J.N. *et al.* Composição florística de um trecho de vegetação arbustiva caducifólia, no município de Ibimirim, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 13, p. 15-28, 1999. DOI <https://doi.org/10.1590/S0102-33061999000100003>. Acesso em: 30 maio 2024.

SANTANA, J.A.S; SOUTO, J.S. Diversidade e Estrutura Fitossociológica da Caatinga na Estação Ecológica do Seridó-RN. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 6, n. 2, p. 232-242, 2006.

**SIQUEIRA-FILHO, J.A. Flora das Caatingas do Rio São Francisco: História natural e conservação.** 1. ed. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson, 2012. 552p.

**ANEXO 3 - VALORES FORNECIDOS PELO TEST G DISPONÍVEL NO PROGRAMA BIOSTAT 5.0. TESTE UTILIZADO PARA VERIFICAR DIFERENÇAS NOS PERCENTUAIS DOS CARACTERES FLORAIS, REPRODUTIVOS, SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO E SÍNDROMES DE DISPERSÃO ENTRE AS REGIÕES DE ENDEMISMO DO CERRADO.**

	Graus de Liberdade	Valor do Teste G	Valor de Significância (p)
<b>Tamanho Floral</b>			
Inconspícuo	7	0.06	1
Pequeno	7	0.02	1
Médio	7	0.0252	1
Grande	7	0.0536	1
Muito Grande	7	0.0292	1
<b>Tipo Floral</b>			
Aclamídea	7	0.0292	1
Câmara	7	-0.07	
Campânula	7	0.0092	1
Disco	7	0.03	1
Escova/Pincel	7	0.04	1
Espiga	7	0.0163	1
Estandarte/Goela	7	0.10	1
Inconspícuo	7	0.44	1
Tube	7	0.01	1
<b>Cores</b>			
Amarela	7	0.0319	1
Azul	-	-	-
Branca	7	0.0243	1
Creme	7	0.0756	1
Esverdeada	7	0.0267	1
Ferrugínea	-	-	-
Marrom	-	-	-
Rosa	7	0.0472	1
Verde	6	0.0651	1
Vermelha	6	0.0411	1
Vinho	6	0.0152	1
Violeta	7	0.1132	1
<b>Recurso Floral</b>			
Néctar	7	0.0454	1
Néctar e Polén	7	0.0919	1
Óleo	7	0.0692	1
Polén	7	0.0258	1
Perfume	-	-	-
Resina	-	-	-

<b>Síndromes de Polinização</b>			
Anemofilia	7	0.0346	1
Cantarofilia	7	0.0199	1
DPI	7	0.1063	1
Esfingofilia/Falenofilia	7	0.0428	1
Melitofilia	7	0.0182	1
Miofilia	6	0.1156	1
Ornitofilia	4	0.1029	0.9987
Psicofilia	6	0.0622	1
Quiropterofilia	7	0.0436	1
Vespas	-	-	-
<b>Sistema Sexual</b>			
Hermafrodita	7	0.23	1
Monoícia	6	0.23	1
Andromonoícia	7	0.33	1
Androdioícia	2	0.12	1
Dioícia	7	0.36	1
<b>Sistema Reprodutivo</b>			
apomixia	1	0.49	0
autocompatível	7	0.21	1
autoincompatível	7	0.15	1
<b>Síndrome de Dispersão</b>			
Anemocoria	7	0.105	1
Autocoria	6	0.1867	0.9999
Zoocoria	7	0.1016	1

Legenda: (-) Dados insuficientes para o teste utilizado.

Fonte: A autora (2015).