http://doi.org/10.17648/heringeriana.v17i1.918014

Heringeriana 17: e918014. 2023.
http://revistas.jardimbotanico.ibict.br/
Jardim Botânico de Brasília

ISSN 1983-6996 Versão impressa
Heringeriana
ISSN 2359-165X Versão *on-line*

Artigo de revisão

Fitogeografia das savanas sul-americanas

Fabian Borghetti [1*], Eduardo Barbosa [1], Leandro Ribeiro [2], José Felipe Ribeiro [3], Everton Maciel [4] & Bruno Machado Teles Walter [5]

RESUMO: As savanas da América do Sul representam entre 8 e 10% da cobertura das savanas globais. De forma dispersa, elas cobrem pouco mais de 2,29 milhões de quilômetros quadrados no continente, e representam o espectro mais úmido e mais biodiverso das savanas globais. As savanas sul-americanas apresentam considerável grau de endemismo e suas características climáticas e composição em espécies são bastante influenciadas por biomas florestais vizinhos, como a Amazônia e a Mata Atlântica. Savanas sul-americanas ocorrem sobre solos que variam de arenosos a argilosos, em altitudes desde cerca de 150 metros até em torno de 2.000 metros acima do nível do mar, e em enclaves tão pequenos quanto 50 km² até extensões imensas como aquelas ocorrentes no planalto central brasileiro. Muitas destas savanas são sujeitas a alagamento periódico o que as tornam únicas na sua dinâmica. Este artigo apresenta a revisão de um conjunto de informações sobre as savanas ocorrentes no continente sul-americano, analisando conceitos e abordando desde suas principais características climáticas, até particularidades da vegetação e da flora, espécies mais comuns e atributos funcionais. Muitas destas informações estão organizadas em tabelas, facilitando o acesso a dados pontuais. Assuntos correlatos, como a toxicidade imposta pelo alumínio presente nos solos de muitas delas e a presença de formações florestais e campestres ocorrendo na paisagem junto às formações savânicas são apresentados de forma complementar. Este artigo cobre uma lacuna acerca das formações savânicas na América do Sul e vem contribuir para a divulgação do conhecimento deste importante, complexo, mal compreendido e ameaçado ecossistema.

Palavras-chave: biogeografia, Cerrado, Chaco, Pantanal, Llanos, vegetação, savanas meridionais, savanas setentrionais.

ABSTRACT (*Phytogeography of South American savannas*): South American savannas represent between 8 to 10% of the global savanna cover. In South America they disjointly cover more than 2,29 million square kilometres and represent the wettest and most biodiverse spectrum of global savannas. South American savannas have a considerable degree of endemism. Its climatic characteristics and species composition are strongly influenced by neighbouring biomes, in particular the Amazon and Atlantic Forest. South American savannas occur on soils that vary from sandy to clayey, at altitudes from almost sea level to above 2,000 meters, and in fragments as small as 50 km² to immense extensions such as those occurring in the central Brazilian plateau. Many of these savannas are subject to periodic flooding, which makes them particularly unique in their dynamics. This review presents a wide set of information about the savannas occurring in the South American continent, from their main climatic characteristics, soil types, most common plant species and functional attributes. Much of this information is organized in tables, facilitating the access to specific set of data. Related issues, such as the toxicity imposed by aluminium present in soils and the occurrence of forest and grassland formations within savanna areas are presented in a complementary way. This review seeks to cover a gap in the knowledge of savanna formations in South America and contributes to a better understanding of this important, complex, misunderstood and threatened ecosystem.

Keywords: biogeography, Cerrado, Chaco, Pantanal, Llanos, vegetation, southern savannas, northern savannas.

[1] Universidade de Brasília, Departamento de Botânica, Brasília, DF, Brasil.
[2] Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Urutaí, GO, Brasil.
[3] Núcleo de Recursos Naturais, Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, Brasil.
[4] Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brasil.
[5] Herbário CEN, Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF, Brasil.
* Autor para correspondência: bruno.walter@embrapa.br

1. INTRODUÇÃO

As savanas representam uma significativa parcela da cobertura vegetal e da diversidade global (Olson *et al*. 2001), e cobrem cerca de um quinto da superfície terrestre (Baudena *et al*. 2015, Nakanyala *et al*. 2017). Savanas possuem numerosas e diferenciadas acepções, conceitos e definições mundo afora, com uma vastíssima literatura – uma revisão abrangente sobre isso é encontrada em Walter *et al*. (2008). É interessante destacar que o termo savana possui origem sul-americana, tendo sido registrado em 1526 pelo cronista espanhol Gonzalo Fernández Oviedo y Valdéz para designar terras sem árvores, mas com muita erva alta e baixa, imputando a origem do termo ("sabana") a nativos locais da Venezuela. Uma vez que a diversidade conceitual afeta diretamente qualquer proposta de análise sobre as savanas do mundo, e do continente sul-americano em particular, já de início é fundamental circunscrever o que tratamos neste artigo. Seguindo a maioria dos autores mundo afora, adotamos o conceito fitofisionômico mais comum, amplamente difundido por sua fácil compreensão pelo público em geral, que define savanas como *vegetações não florestais que contém árvores e arbustos (um estrato ou componente arbóreo-arbustivo), contendo também um estrato subarbustivo-herbáceo igualmente significativo e importante, que pode ser contínuo ou não*. Trata-se, portanto, da vegetação intermediária entre o que geralmente se entende por floresta (que é um trecho de vegetação com domínio de árvores) e o que se entende por campo (um trecho sem árvores, dominado por ervas e graminóides). Acepções contemporâneas sobre savanas, com forte peso ecológico, além da necessária coexistência dos componentes arbóreo e arbustivo-herbáceo, dão bastante destaque à necessária presença de árvores C_3 e, especialmente, de gramíneas C_4 (p.ex. Mistry 2000a, Sankaran *et al*. 2004, Beerling & Osborne 2006, Accatino *et al*. 2010, Romero-Ruiz *et al*. 2010, Lehmann *et al*. 2011, Ratnam *et al*. 2011, Baudena *et al*. 2015, Nakanyala *et al*. 2017), ou até gramíneas C_3, no caso do Cerrado (p.ex. Lloyd *et al*. 2008). Entretanto, sob o ponto de vista fitogeográfico clássico, estritamente fisionômico, para muitos autores as gramíneas, conceitualmente, podem não ter tanto destaque no trecho (p.ex. Cole 1960, 1986). Apenas como registro das variações nos conceitos adotados para o termo savana, no Brasil o IBGE (2012) separa Savana ("caracterizada pela dominância compartilhada das sinúsias arbórea e herbácea"), de Savana-estépica ("fisionomia tropical na qual árvores, arbustos e ervas estão presentes de forma relevante, sem ... dominância fisionômica das árvores"), registrando ainda que Parque "é sinônimo de 'savana arborizada', ... caracterizada pela presença de árvores ... em meio a um estrato herbáceo contínuo" e que Campinarana apresenta fitofisionomia "bastante variada, desde formações campestres até florestais, com árvores finas". Portanto, as definições de Campinarana, Parque, Savana e Savana-estépica do IBGE (2012) podem gerar interpretações conflitantes, pois se sobrepõem, o que não é uma característica ou dificuldade exclusiva do IBGE (2012), uma vez que as vegetações se apresentam na natureza de forma contínua (não discreta), possibilitando diferentes interpretações. Nesta revisão todas elas estão circunscritas no conceito fitofisionômico de savana acima definido.

Para efeito das vegetações que aqui tratamos, é importante destacar que savana é um conceito que possui sombreamentos e sobreposições naturais e muito fortes com o conceito de campo ("*grasslands*" em inglês - ver ACIESP 1997, Dixon *et al*. 2014, Veldman *et al.* 2015), os quais são sombreamentos

menores e "menos importantes" com o conceito de floresta (trecho de árvores com dossel fechado), e essa particularidade tem sido um grande obstáculo para políticas de conservação de áreas abertas naturais (savanas e campos) em todo o mundo. O influente autor Heinrich Walter (1986), definiu savana como "sistemas ecológicos formados por pradarias tropicais, nas quais algumas espécies isoladas de lenhosas vivem em competição com gramíneas e outras herbáceas". Pradaria é um termo usado por Walter (1986) no sentido estrito de formação campestre e a presença de árvores não está explícita neste conceito. Um exemplo brasileiro, no importante glossário de ecologia (ACIESP 1997), savana foi definida como "formação aberta com predomínio de gramíneas, normalmente intercaladas de árvores e/ou arbustos, que ocorre em áreas de clima tropical". Por esta definição indicou-se que savanas estariam restritas ao mundo tropical (assim como para Walter 1986) e admitiu-se que formações sem "árvores e/ou arbustos" poderiam ser incluídas; neste caso, uma vegetação que aqui tratamos sob o conceito de campo. Campo, em ACIESP (1997), é "toda vegetação destituída de formas arbóreas e arbustivas, sendo constituída ... por formas herbáceas e/ou subarbustivas" ou, mais grave, "qualquer forma de cerrado, exceto o cerradão". Portanto, a clássica savana cerrado *sensu stricto* (Coutinho 1978, Ribeiro & Walter 2008) pode ser incluída neste conceito de campo. Estes são exemplos diretos de definições com óbvias sobreposições de circunscrição entre savana e campo, sob o ponto de vista fisionômico, o que, infelizmente, é muito comum. Nas sobreposições com floresta, um exemplo sutil é encontrado em Dubs (1992), que usou como sinônimo direto de "savanna forest" o termo cerradão [uma vegetação florestal no sentido de Ribeiro & Walter (2008) e de praticamente todos os autores]. Dubs (1992) utilizou a palavra savana na expressão "savanna forest", cuja tradução literal para o Português seria "floresta savânica" ou "savana florestada", embora a descrição da vegetação mostre que se trata de um "tipo de floresta". Não se justifica este emprego abusivo do termo savana, mas isso remonta ao clássico sistemata e fitogeógrafo prussiano Adolf Engler, que dentro de suas formações xerófilas, indicou "florestas das savanas" entre as fitofisionomias dos países tropicais e subtropicais. Ratnam et al. (2011), por sua vez, discutiram diretamente o sombreamento de conceitos entre savana e floresta, e sugeriram algumas características morfológicas, fisiológicas e de história de vida para separá-los, pois essa diferenciação afeta práticas de manejo e de conservação.

As savanas sul-americanas estão distribuídas em solos que variam de rasos e arenosos, a profundos e argilosos. Apesar da imensa variação quanto distribuição e características abióticas, em geral tais savanas são caracterizadas pela combinação, em diferentes níveis de proporção, de um componente herbáceo usualmente contínuo, com um componente arbustivo-arbóreo de variada densidade (Ratnam *et al*. 2011). Eventualmente, este componente se torna tão denso que o componente herbáceo se reduz bastante, ou mesmo desaparece, dando espaço às formações florestais (Sankaran *et al*. 2004). Neste cenário encontramos o Cerrado, bioma cuja vegetação predominante é savânica, mas que, por condições do solo, topografia e hidrologia também engloba formações tão abertas quanto os campos e tão fechadas quanto as florestas. Sob a visão fisionômica, savanas são formações que foram moldadas pelo fogo e outros condicionantes há pelo menos quatro milhões de anos antes do presente (AP) (Beerling & Osborne 2006, Simon *et al*. 2009, Kuhlmann *et al*. 2016), em particular a partir do

Mioceno tardio e do Plioceno (Azevedo *et al*. 2020), entre quatro e 1,8 a 1,6 milhões de anos AP. Durante o estabelecimento das savanas, como estão distribuídas nos dias de hoje, houve expansões e retrações florestais, substituídas por retrações e expansões de savanas e campos (Behling & Hooghiemstra 2001), a exemplo do ecótono floresta-savana localizado no sul e sudeste da Amazônia (Baker *et al*. 2020). Assim, no período Quaternário (dividido em Pleistoceno e Holoceno), os eventos climáticos de glaciações e interglaciais ocorridos nos últimos 1,6 milhões AP têm relação direta com a distribuição atual das savanas na América do Sul, onde várias delas ficaram imersas como ilhas disjuntas em biomas florestais do continente, em particular na Amazônia (Baker *et al*. 2020). Dados biológicos e paleoclimáticos suportam que variações climáticas do Quaternário tiveram importante função na diversificação evolucionária da América do Sul (Baker *et al*. 2020). O final do Pleistoceno e todo o Holoceno (época relativa aos últimos 10 mil anos) têm fornecido os mais sólidos dados geológicos e biológicos que possibilitam o entendimento do histórico-evolutivo das savanas sul-americanas (Ledru 2002). Com base nesses dados tem sido possível inferir que os grandes tipos de cobertura vegetal do final do Pleistoceno são essencialmente os mesmos de hoje na América do Sul (Bigarella *et al*. 1994). Savanas constituem a segunda maior formação vegetal da América do Sul, seguindo-se às florestas tropicais úmidas (Daly & Mitchell 2000, Ratter *et al.* 2003).

A flora das áreas não florestais, em particular das savanas, foi se diversificando e se adaptando à característica sazonal do clima (Werneck 2011, Bueno *et al*. 2017), processo esse determinado em muitas áreas por particularidades bióticas, como a diversidade e traços funcionais de gramíneas (Beerling & Osborne 2006, Simpson *et al*. 2022), e processos abióticos como o regime de queimadas e de precipitação (Accatino *et al*. 2010, Lehmann *et al*. 2014). Nas últimas décadas os ecossistemas savânicos vêm sofrendo com os diversos impactos ocasionados por atividades antrópicas como, por exemplo, pecuária, agricultura e expansões urbanas (Mittermeier *et al*. 1998, Guilherme *et al*. 2022). Por outro lado, embora entre os estudiosos as savanas e os campos venham recebendo cada vez mais reconhecimento por seus inúmeros e essenciais serviços ecossistêmicos (Klink & Machado 2005, Overbeck *et al*. 2015, 2022, Resende *et al*. 2019), entre o público leigo somente as florestas e as árvores são efetivamente reconhecidas e consideradas por sua importância ambiental (ver p.ex. Veldman *et al.* 2015, 2015a, 2015b), o que também não auxilia políticas e práticas de conservação. Entre esses serviços, incluem-se a recarga do lençol freático (Oliveira *et al*. 2005, Koschke *et al*. 2014), que provavelmente é o mais importante deles, como acontece no bioma Cerrado (Honda & Durigan 2016, 2017); o estoque de carbono, principalmente abaixo do solo (Grace *et al*. 2006); a proteção do solo (Souza *et al*. 2019), impedindo erosões e assoreamento; a estabilidade climática da própria savana e de outros biomas como a Amazônia (Malhado *et al*. 2010); a manutenção da biodiversidade e, consequentemente, do bem-estar humano (Overbeck *et al.* 2015). Diante de um inevitável quadro de aquecimento global (Enríquez-de-Salamanca *et al*. 2017) e contaminação de mananciais, com consequente ameaça à segurança hídrica (du Plessis 2017), as savanas ganharam crescente importância na sua conservação não apenas em escala local, mas em escala regional e global.

Em comparação às demais savanas do mundo, as savanas sul-americanas possuem a mais

alta diversidade em espécies vegetais e são principalmente mésicas, ou mesofíticas, isto é, ocorrem em ambientes não essencialmente secos (que são xéricos ou xerofíticos), nem muito úmidos (hídricos ou hidrofíticos), embora haja savanas tanto em áreas xéricas e, especialmente, em muitas áreas úmidas do continente (Ratnam *et al.* 2011). Nesse sentido, as savanas da América do Sul representam o espectro mais úmido (Lehmann *et al*. 2011) e mais biodiverso (Silva & Bates 2002) das savanas globais.

A presente revisão reúne informações antes dispersas sobre as savanas essencialmente tropicais do continente sul-americano, incluindo enclaves ocorrentes em biomas tipicamente florestais, como a Amazônia, e em biomas mistos, como a Caatinga e o Chaco (no subtrópico). Trata-se de uma contribuição que veio a público originalmente no capítulo de Borghetti *et al*. (2019), mas que ainda faltava em língua portuguesa. Nesse sentido, em grande medida nossa abordagem pode ser encontrada em Borghetti *et al*. (2019), mas fizemos atualizações, acréscimos e explicações diretamente afeitas ao público do Brasil. Assim, foi dada atenção especial ao bioma Cerrado, palco da maior área de savana contínua da América do Sul. Uma vez mais, cabe ressaltar que tratamos "savana" como formação distinta de "campo" por seu sentido estrutural, no qual elementos arbóreos estão ausentes ou são irrelevantes. Esse alerta ainda se faz necessário, pois há muitos autores que incluem campos no conceito de savana, o que tem relação direta com a origem do termo no século XVI (ver Walter 2006, Walter *et al*. 2008), e que explica boa parte do sombreamento de conceitos já comentado. Por esse motivo, não descartamos que em nossa delimitação constem trechos essencialmente campestres, especialmente em savanas de outros países que não o Brasil, pois ficamos dependentes dos artigos citados e das descrições e circunscrições (muitas vezes dúbias) apresentadas por seus autores. Artigos que utilizaram o termo savana, mas com uma indicação ou descrição essencialmente campestre não foram considerados e, ao longo do texto, fornecemos mais detalhes pontuais sobre isso.

Reiteramos que esse artigo foi motivado pela falta de um material em língua portuguesa que abordasse a diversidade e a distribuição das savanas da América do Sul, com foco na sua delimitação em escala continental, aliado à necessidade de tal material poder guiar estratégias de conservação e políticas públicas. De fato, alguns estudos anteriores trataram dos limites das savanas da América do Sul em escala geopolítica, mas frequentemente estes ficaram limitados a um único país (Blydenstein 1967, Ramia 1967, Huber *et al*. 2006, Sano *et al*. 2019, Overbeck *et al*. 2022). Embora tais abordagens sejam úteis para tomada de decisões em escala nacional, elas falham em captar os processos evolutivos que vão além das fronteiras nacionais, ressaltados como elementos-chave para a delimitação mais acurada das savanas da América do Sul (Werneck *et al*. 2012). Baseados em dados disponíveis na literatura, com essa revisão pretendemos evidenciar aspectos da flora típica das savanas sul-americanas e sua distribuição geográfica. Abordamos a diversidade das savanas no continente focando elementos florísticos particulares, e a variação ambiental, as quais caracterizam suas expressões fitofisionômicas que, em função da flora, são diferenciadas entre regiões e países. Em seguida, usamos a diversidade florística e os estudos empíricos da vegetação para traçar um panorama macro das diferentes savanas sul-americanas que, juntas, floristicamente são as mais ricas do planeta.

2. DISTRIBUIÇÃO E DIVERSIDADE FLORÍSTICA DAS SAVANAS SUL-AMERICANAS

A atual distribuição das savanas sul-americanas decorre de seus processos de expansão e retração no tempo geológico e, em particular, da sua ocupação em parte do continente nas latitudes baixas, desde enclaves menores que 50 quilômetros quadrados (km^2), como aqueles localizados em Alter-do-Chão (no Pará, Brasil), passando por enclaves cobrindo áreas maiores, entre 10.000 e 13.000 km^2, como as savanas do Amapá (Brasil). Entretanto, savanas sul-americanas também ocupam áreas bem maiores, como os Llanos de Mojos (na Bolívia), com cerca de 84.000 km^2, até áreas grandes e contínuas, como os Llanos Orientais (na Colômbia e Venezuela) e os Llanos do Orinoco (na Venezuela), com cerca de 170.000 km^2 e 240.000 km^2, respectivamente. Finalmente, ainda ocupam imensos trechos contínuos em latitudes medianas, como o Cerrado no Brasil central, que cobre mais de um milhão de km^2 (Figura 1).

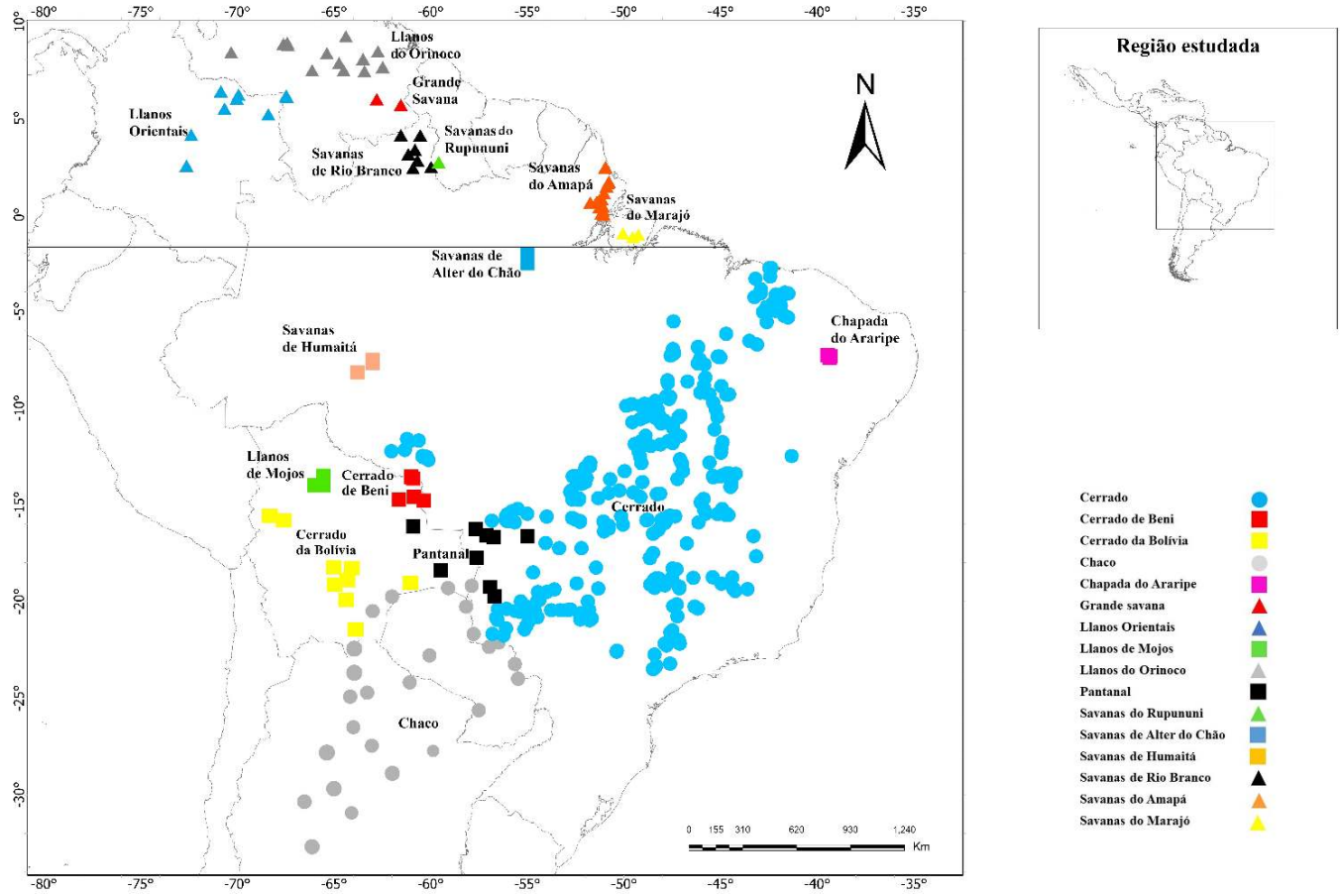

Figura 1. Distribuição de savanas na América do Sul, baseada em 492 pontos amostrais ao longo da área de abrangência no continente. Os pontos compreendem levantamentos florísticos e de vegetação compilados de artigos publicados entre 1986-2022. (Referências das coordenadas dos pontos amostrais apresentados, aqui no material suplementar *online*).

Savanas sul-americanas ocorrem tanto em altitudes baixas, ocupando áreas em torno de 150 metros acima do nível do mar, como aquelas em Humaitá (no Amazonas, Brasil) ou no rio Branco (em Roraima, Brasil); em altitudes maiores que 1.600 metros, como no Cerrado do Brasil central (em Goiás); alcançando até em torno de 2.000 metros, no Cerrado subandino da Bolívia. Ademais, savanas podem ocorrer desde solos rasos e arenosos, até solos profundos e argilosos, como aqui já foi mencionado.

Estudos anteriores apontavam que savanas cobririam aproximadamente 2,69 milhões de km² na América do Sul, o que representaria entre 8 a 10% das savanas globais (ver Romero-Ruiz *et al*. 2010 e suas referências). Em levantamento recente, Borghetti *et al*. (2019) compilaram dados da literatura e acrescentaram mais duas áreas que apresentam fitofisionomias savânicas. Uma delas corresponde ao Pantanal, bioma que abrange cerca de 160.000 km², sendo coberto consideravelmente por campos e savanas inundáveis (Junk *et al*. 2006). Levantamento realizado por Silva *et al*. (2000) na porção brasileira do Pantanal, que ocupa a maior parte da área do bioma, com cerca de 140.000 km², indicou que entre 45 e 47% de sua superfície seria coberta por formações savânicas e campestres. Baseado no trabalho de Silva *et al.* (2000), Nunes da Cunha & Junk (2015) estimaram que savanas cobririam cerca de 60% da porção brasileira do Pantanal. Assim, considerando a área total do Pantanal e tirando uma média entre as duas estimativas, podemos inferir que aproximadamente 53% do Pantanal seja coberto por fitofisionomias savânicas e campestres. Esse valor é também similar ao estimado por Nunes da Cunha *et al.* (2006) para a cobertura savânica em uma área de estudo no norte do Pantanal brasileiro. Com base nestes estudos, podemos então estimar que aproximadamente 84.800 km² do bioma Pantanal seriam cobertos por fitofisionomias savânicas e campestres.

A segunda área incluída nesta revisão se refere ao Chaco, bioma meridional que cobre aproximadamente 1 milhão de km², no qual estima-se que cerca de 130.000 km² de sua superfície sejam cobertos por fitofisionomias savânicas (Grau *et al*. 2015, Walter *et al*. 2018). Correções de área ocupada também foram necessárias quanto a cobertura essencialmente savânica do Cerrado. Praticamente todas as publicações até então incluíram em suas estimativas toda a área do bioma Cerrado, com cerca de 2 milhões de km² (p.ex. Sarmiento 1983, Mistry 2000a, 2000b, Mistry & Beradi 2000[6]). Entretanto, além das savanas, este bioma também comporta florestas e campos (Eiten 1972, Ab'Sáber 2003, Ribeiro & Walter 1998, 2008). Se considerarmos que em torno de 60 a 70% do bioma eram originalmente cobertos por savanas (Eiten 1984, Sano et al. 2007), então esse valor corrigido se encontraria em torno de 1.400.000 km². Entretanto, tal porcentagem nunca pôde ser acuradamente circunscrita ou mapeada, e se baseia em mapeamentos com limitações naturais devidas aos sombreamentos conceituais aqui aludidos e às restrições geotecnológicas (Sano et al. 2007, 2010). Ademais, em um cenário de alterações ambientais contemporâneas afetando a paisagem e, principalmente, por se basear em estimativas empíricas ancoradas na possível ocupação do bioma por outras fisionomias, como as matas de galeria (p.ex. Felfili 2000) e outras florestas, tais valores percentuais representam uma estimativa apoiada nesses critérios. Além dessa necessária correção, no presente artigo ainda foram incluídas áreas de savanas ocorrentes no bioma Caatinga, particularmente na Chapada do Araripe, cobrindo em torno de 39.000 km² (Ribeiro-Silva *et al.* 2012, Vieira *et al*. 2022), e na faixa centro-leste da Bolívia, com 30.180 km² (Villarroel 2017). Assim, com esses ajustes, no tempo presente estimamos que as savanas cobririam[7] originalmente cerca de 2,29 milhões de km² do continente sul-americano (Tabela 1).

6 Na literatura os números sobre a área do bioma ou domínio do Cerrado variam desde 1,7 milhões de km² (Ab'Sáber 2003) até 2,5 milhões de km² (Silva *et al.* 2006). Em geral, a maioria das publicações registra entre 1,8 e 2,0 milhões de km².

7 Registramos o termo cobrir no passado ("cobririam"), pois incontáveis áreas originais de savana atualmente estão completamente descaracterizadas pelas atividades humanas, em

Portanto, apesar do aumento das áreas e locais com savanas consideradas nos cálculos, a soma ajustada de cobertura total para o continente diminuiu dos antes estimados 2,69 (Romero-Ruiz *et al*. 2010 e outras fontes), ou 2,89 (Borghetti *et al*. 2019), para 2,29 milhões de km². É imperioso registrar que esses números merecem novas análises, acréscimo de áreas, eliminação de áreas estritamente campestres e de uma futura atualização.

Tabela 1. Áreas cobertas por savanas na América do Sul.

Savanas Setentrionais			
Llanos Colombiano-Venezuelanos	Llanos do Orinoco	Colômbia, Venezuela	240.000
	Llanos Orientais	Colômbia	170.000
	Grande Savana	Venezuela	18.000
Rio Branco-Rupununi	Savanas do Rio Branco	Brasil	41.000
	Savanas do Rupununi	Brasil, Guiana	13.000
	Savanas do Amapá	Brasil	10.000
Savanas Meridionais			
Savanas do Pará	Savanas de Humaitá	Brasil	3.418
	Alter do Chão	Brasil	50
Savanas de Beni	Llanos de Mojos	Bolívia	84.000
	Cerrado de Beni	Bolívia	27.000
Savanas da Bolívia		Bolívia	30.180
	Chapada do Araripe	Brasil	39.000
Cerrado *		Brasil, Bolívia	1.400.000
Pantanal *		Brasil, Paraguai	84.800
Chaco *		Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai	130.000
		Total	**2.290.448**

* Área estimada de savana dentro do bioma.

As consideráveis variações na delimitação que as savanas sul-americanas apresentam, que geram essas diferenças na sua distribuição e proporção exatas, são influenciadas ou decorrentes da definição ou do conceito de savana adotado (Eiten 1983, 1986, Walter 1986, Furley 1999, Mistry 2000, Ratter *et al*. 2003, Walter 2006, Walter *et al*. 2008, Werneck *et al*. 2012, Borghetti *et al*. 2019). As savanas sul-americanas posicionam-se na porção mais úmida do espectro global de savanas, contendo o maior conjunto de savanas úmidas do planeta (Lehmann *et al.* 2011, Borghetti *et al*. 2019) e uma riqueza única de espécies de plantas (Ratter *et al*. 2003, Walter *et al*. 2008, Amaral *et al*. 2017, Françoso *et al*. 2020). Sua diversidade e importância têm sido apontadas há décadas por numerosos pesquisadores

especial tomadas por agricultura, como vem acontecendo agressivamente no Cerrado nos últimos 50 anos (Klink & Machado 2005; Silva *et al.* 2006; Sano *et al.* 2010; Beuchle *et al.* 2015).

(ver Heringer *et al*. 1977, Mendonça *et al*. 1998, 2008, Mittermeier *et al*. 1998, 2004, 2011, Françoso *et al*. 2020), mas apenas recentemente vêm se tornando mais divulgadas fora dos meios acadêmicos (Lahsen *et al*. 2016, Vieira *et al.* 2022). Por todo o continente, os trechos savânicos estão intimamente relacionados às diversas formações vegetais adjacentes, especialmente às florestas tropicais sempre-verdes, semidecíduas e decíduas e às formações campestres que cobrem áreas úmidas (Hueck 1972, Walter 1986, Furley 1999, Méio *et al*. 2003, Ratter *et al*. 2003, Galán-de-Mera & Linares-Perea 2008, Ribeiro & Walter 2008, Françoso *et al.* 2016, Devecchi *et al*. 2020, Durigan *et al*. 2022).

A maior savana contínua na América do Sul está localizada no bioma Cerrado, ocupando grande parte da região central do Brasil e áreas adjacentes no Paraguai e na Bolívia (Cole 1960, 1986, Furley 2010, Villarroel *et al*. 2016, Villarroel 2017). Savanas neotropicais são áreas nucleares de biodiversidade (Hughes *et al*. 2013) e o Cerrado, em particular, é coberto pela mais rica savana do planeta (Silva & Bates 2002, Klink & Machado 2005, Borghetti *et al*. 2019), estando incluído entre os 35 *hotspots*[8] mundiais para a conservação da biodiversidade (Mittermeier *et al*. 1998, 2004, 2011, Myers *et al*. 2000). A segunda maior região dominada por savanas são os Llanos da Colômbia e Venezuela, localizados no norte do continente (Medina & Silva 1990, Sarmiento *et al*. 2004). Várias pequenas e medianas disjunções de savana ocorrem no bioma Amazônia (Beard 1953, Eiten 1972, 1983, Lleras & Kirkbride Jr. 1978, Pires & Prance 1985, Salgado-Labouriau 1997, Ratter *et al*. 2003, Ribeiro & Walter 2008, Devecchi *et al*. 2020), e no Brasil elas têm sido tratadas como "savanas amazônicas". Outras áreas de savana incluem as Savanas de Beni, na Bolívia, a Grande Savana, na Venezuela e as savanas do Rio Branco-Rupununi (Silva & Bates 2002), estas distribuídas em áreas entre o norte do Brasil (em Roraima, onde são conhecidas pelo termo "lavrado" – ver Barbosa *et al*. 2007) e o sul da Guiana. Savanas também são encontradas na região do Chaco (Kunst *et al*. 2014), um bioma predominantemente Argentino-Paraguaio-Boliviano, que adentra uma pequena porção do território brasileiro pela região de Porto Murtinho, no Mato Grosso do Sul (Prado *et al*. 1992, Walter *et al*. 2018). No bioma Caatinga, pequenas manchas disjuntas são encontradas em meio a vegetação típica da Caatinga (Cole 1960, 1986, Giulietti *et al*. 2004, Ribeiro-Silva *et al*. 2012, Coe & Sousa 2014).

A composição em espécies varia acentuadamente ao longo da ampla distribuição latitudinal e longitudinal das savanas pelo continente sul-americano (ver Ratter *et al*. 2003, Amaral *et al*. 2017, Françoso *et al*. 2016, 2020), mas existe um considerável número de espécies lenhosas comuns a todas elas. Notavelmente, destacam-se as espécies arbóreas amplamente distribuídas *Curatella americana* e *Byrsonima crassifolia* (Lenthall *et al*. 1999, Ratter *et al*. 2003). Com base em amostragens realizadas ao longo do bioma Cerrado e em savanas da bacia Amazônica, Ratter *et al.* (2003) identificaram para o Brasil 38 espécies com ampla distribuição, que foram designadas espécies oligárquicas, entre as quais *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Casearia sylvestris*, *Curatella americana*, *Connarus suberosus*, *Dimorphandra mollis*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Kielmeyera coriacea*, *Lafoensia pacari*, *Qualea grandiflora*, *Qualea parviflora* e *Tabebuia aurea*.

8 *Hotspots* de biodiversidade são áreas prioritárias para conservação da biodiversidade no planeta devido ao seu grau de ameaça, perda de habitats e alta riqueza e endemismos.

Destas, *Q. grandiflora* e *Q. parviflora* foram as mais amplamente distribuídas, ocorrendo na maior parte das áreas analisadas por Ratter *et al*. (2003). As savanas sul-americanas apresentam um grande número de espécies raras, a maioria endêmica do continente. Um estudo de arbustos e árvores, que considerou tanto as grandes savanas contínuas (Cerrado e Llanos), quanto as savanas disjuntas que ocorrem em biomas florestais, não savânicos, como a Mata Atlântica e a Amazônia, demonstrou que 49,25%, de 2.203 espécies analisadas, eram raras devido à restrita amplitude geográfica, preferência por determinada região, ou população com baixa densidade natural (Maciel & Martins 2021).

No que diz respeito à sazonalidade, pode-se considerar que a América do Sul possui três tipos de savanas (Sarmiento 1983): (i) *sazonal*, o tipo mais comum, que apresenta uma estação seca marcada por um longo período de estiagem e fogo, representada pelo Cerrado e pelos Llanos Colombiano-Venezuelanos, (ii) *hipersazonal*, também caracterizada pela longa estação seca e por fogo, mas que ocorre em áreas sujeitas a inundações durante a estação chuvosa, como as terras baixas e mal drenadas do bioma Pantanal, dos Llanos de Mojos e em parte dos Llanos venezuelanos e das savanas do Rio Branco-Rupununi; e (iii) *semi-sazonal*, formações cercadas por florestas tropicais submetidas a um clima mais úmido, menos afetadas pelo fogo frequente, com uma ou duas estações curtas e secas por ano, a exemplo das savanas disjuntas que ocorrem no bioma Amazônia.

3. DISTRIBUIÇÃO BIOGEOGRÁFICA DAS SAVANAS NO CONTINENTE

Para descrever as savanas sul-americanas e sua amplitude geográfica, adiante apresentamos as mais importantes porções dessa formação sob uma divisão norte-sul. Ressaltamos que nosso levantamento não teve o objetivo de criar um banco de dados exaustivo, com todas as áreas de savana porventura existentes, ou já amostradas no continente, razão pela qual certamente há inúmeros levantamentos que não estão aqui incluídos. Em alguns casos, quando a coordenada precisa da área estudada não estava disponível, consideramos coordenadas geográficas aproximadas na delimitação. Na ausência dessas coordenadas geográficas precisas, estimamos a distribuição das savanas de forma comparativa com mapas regionais disponíveis em instituições ou agências governamentais, e também baseando-nos em informações dos artigos publicados. Estes foram os critérios básicos adotados para preparar o mapa de distribuição das savanas na América do Sul, apresentado na Figura 1.

Com esta abordagem, não houve preocupação em alcançarmos todos os estudos ecológicos ou descritivos já publicados, fossem eles clássicos ou recentes, contendo observações, descrições e dados fitogeográficos analisando savanas e campos, separadamente ou em conjunto. Exemplos disso são trabalhos importantes, que aqui não foram diretamente utilizados como Beard (1953), Ducke & Black (1953, 1954), Heyligers (1963), van Donselaar (1968, 1969), ou mesmo Werneck (2011). No Suriname, por exemplo, o que artigos clássicos daquele país tratam como savana são essencialmente campos, como o de van Donselaar (1969), que descreveu a vegetação tratada em detalhes, inclusive citando termos em português: “Este tipo de savana é geralmente conhecido pelo nome brasileiro de ‘campo sujo’. Trechos sem árvores e cerrados (‘campo limpo’ e ‘campo cerrado’, respectivamente) são menos comuns”. No Brasil, por outro lado, áreas campestres bem descritas, como os campos do

Ariramba, afluente do rio Trombetas no Pará (Egler 1960), também ficaram de fora. Embora pareça óbvio, este exemplo é bastante relevante uma vez que Pires & Prance (1985) registraram que na Amazônia brasileira o termo geral para tratar vegetações não florestais é campo, o que obviamente inclui savanas. Com essa informação esses autores fizeram comentários e descrições sobre muitas vegetações savânicas, mencionando nomes regionais como "caatinga ou campina", e apresentaram descrições onde há claros sombreamentos entre savana e campo (*grasslands*).

Formações abertas como as savanas e os campos, incluindo trechos com afloramentos de rocha e áreas de cangas (que são lajedos ou substrato de formações lateríticas, ferruginosas, com pouca ou ausência de vegetação sobre eles), ocupam menos de 5% da Amazônia e são tratados sob as já denominadas "savanas amazônicas" ou, em uma perspectiva recente, parte delas como campos rupestres (Zappi *et al*. 2019, Overbeck *et al*. 2022). Estas savanas são encontradas de forma isolada dentro de uma imensa matriz florestal e com uma estrutura e composição florística bastante distinta da matriz circundante (Devecchi *et al.* 2020), mas similar tanto à vegetação savânica do Cerrado no Brasil central (Lleras & Kirkbride Jr. 1978, Pires & Prance 1985, Miranda & Carneiro-Filho 1994, Miranda & Absy 1997, Miranda *et al*. 2002, 2006, Amaral *et al*. 2019), quanto às savanas contínuas (Llanos) do norte do continente. Entretanto, essas savanas disjuntas no bioma Amazônia diferem estruturalmente e floristicamente entre si e, como característica, apresentam menor riqueza em relação às grandes savanas contínuas (Miranda & Carneiro-Filho 1994, Miranda & Absy 1997, Miranda et al. 2002, 2006). Com relação a essas savanas, na presente revisão nosso foco foram as formações encontradas na bacia amazônica.

Estudos conduzidos nessas savanas disjuntas sugerem que aquelas presentes ao norte dos rios Solimões-Amazonas possuem maior afinidade florística com as savanas contínuas dos Llanos Colombiano-Venezuelanos e com aquelas do Rio Branco-Rupununi, enquanto as manchas de savana que ocorrem ao sul do Solimões-Amazonas possuem maior afinidade florística com as savanas do Cerrado (Sanaiotti 1996, Ratter *et al*. 2003, Miranda *et al*. 2006). Entretanto, também há evidências de que as savanas da Amazônia se assemelham mais entre si do que com outras savanas extra-amazônicas (Miranda & Carneiro-Filho 1994, Devecchi *et al*. 2020) e análises genéticas recentes sugerem que as conexões florísticas entre savanas amazônicas e o Cerrado podem ser ainda menores do que se supunha (Resende-Moreira *et al*. 2019, Devecchi *et al*. 2020). Esses estudos mantêm aceso o debate em torno da hipótese de que o rio Amazonas e as densas florestas associadas ao bioma tenham atuado como uma determinante barreira fitogeográfica para espécies savânicas do norte (setentrionais) e do sul (meridionais) da Amazônia (Furley 1999, Lenthall *et al*. 1999). Nesse sentido, para efeitos de simplificação, nessa revisão as savanas da América do Sul foram organizadas em dois grupos principais: (i) savanas setentrionais (ao norte) e (ii) savanas meridionais (ao sul) em relação ao eixo dos rios Solimões e Amazonas. As savanas que ocorrem dentro na bacia Amazônica foram inseridas nesses grupos de acordo com suas posições em relação a esse eixo hidrográfico (Tabela 2). Devido à sua dimensão continental, os biomas Cerrado, Pantanal e Chaco foram tratados como seções à parte, lembrando que os três incluem-se nas savanas meridionais do continente.

3.1. SAVANAS SETENTRIONAIS

Llanos Colombiano-Venezuelanos

Llanos, um termo castelhano que significa planos ou planícies, é usado nos países de colonização hispânica do norte da América do Sul, em particular na Colômbia e na Venezuela, para tratar de amplas e importantes vegetações savânicas e campestres de seus territórios. Mantivemos a grafia original neste artigo para tratar dos Llanos, que pode ser lido em português como "Lhanos". As savanas dos Llanos Colombiano-Venezuelanos estão principalmente distribuídas entre os chamados Llanos do Orinoco (exclusivos da Venezuela) e os Llanos Orientais (na Colômbia e parte da Venezuela) (Sarmiento *et al*. 2004, Romero-Ruiz *et al*. 2010, Montoya *et al*. 2011a), representando as maiores áreas contínuas de savanas setentrionais do continente. Os Llanos Orientais, na Colômbia, recebem este nome por se posicionarem basicamente na faixa leste daquele país, embora estejam geograficamente posicionados à oeste (portanto numa posição ocidental) em relação aos Llanos do Orinoco. As savanas dos Llanos do Orinoco, na sua parte sudoeste, são permeadas por matas de galeria que margeiam riachos e pequenos rios e são sujeitas a alagamento sazonal (Sarmiento & Pinillos 2001, Sarmiento *et al*. 2004). Walter (1986) registrou sobre os Llanos do Orinoco que em "... lugar das florestas decíduas esperadas nessa zona climática, de repente ocorrem pradarias pontilhadas por pequenos bosques ou árvores isoladas", paisagem a que o autor conclui serem essas "as verdadeiras pradarias ou savanas". A não ser por pequenos bosques espalhados e pelas matas de galeria, para Walter (1986) os Llanos do Orinoco "são pura pradaria"; o que releva mais um registro que sobrepõe os conceitos de savana e campo.

Llanos do Orinoco

Os Llanos do Orinoco ("*Llanos del Orinoco*"), também referidos como Llanos da Venezuela (Huber *et al*. 2006), são savanas que ocupam aproximadamente 240.000 km^2 (7-10° N e 62-72° W), o que representa cerca de 25% do território venezuelano (Huber *et al*. 1998) e, individualmente, a maior porção setentrional de savanas da América do Sul. Essas extensas planícies (terras baixas) são constituídas principalmente de sedimentos aluviais cobertos por um mosaico de savanas, matas de galeria e matas decíduas e semidecíduas (Huber *et al*. 2006). São limitadas ao norte e a oeste pelo sistema montanhoso da cordilheira costeira e pela cordilheira andina, respectivamente, pela placa da Guiana ao sul, e pelos depósitos aluviais do delta do Orinoco, a leste (Huber *et al*. 2006).

Os Llanos do Orinoco são marcados por clima sazonal, com uma estação seca que se estende de novembro a abril/maio (Tabela 2), e uma estação chuvosa que concentra mais de 80% da pluviosidade anual e cujas chuvas intensas promovem alagamentos em suas porções mais baixas (Sarmiento *et al*. 2004). Os Llanos do Orinoco, incluindo florestas, savanas e campos, contém aproximadamente 20% da flora vascular da Venezuela, que compreende mais de 15 mil espécies (Huber *et al*. 1998), embora com um grau de endemismo baixo, em torno de 1,1% (Huber *et al*. 2006). Em seu levantamento, Huber *et al*. (2006) listaram 3.219 espécies, incluídas em 1.117 gêneros e 190 famílias. Leguminosae (Fabaceae) foi a família mais rica, com cerca de 350 espécies, mas Poaceae e Cyperaceae juntas (famílias "graminóides", típicas de áreas abertas) foram as mais diversas, com cerca de 450 espécies (Huber *et al*. 2006). Floristicamente, os tipos savânicos mais abertos nos Llanos representam

comunidades dominadas por espécies de *Trachypogon* (San José *et al*. 1985).

Um gradiente crescente de precipitação se verifica do leste a oeste dos Llanos do Orinoco. A precipitação média anual varia de aproximadamente 1.300mm, em San Fernando de Apure, até mais de 2.700mm, em El Nula, a cerca de 500 km em direção oeste, onde se observa um aumento considerável da precipitação com a proximidade da cadeia andina (Sarmiento & Pinillos 2001). As savanas sazonalmente inundáveis do estado de Apure mostram características de transição com uma savana hipersazonal, devido às distintas condições ambientais que ocorrem ao longo do ano (Sarmiento *et al*. 2004, Sarmiento & Pinillos 2001). Essas savanas apresentam trechos largos tipicamente campestres, onde só ocorrem graminóides (Poaceae, Cyperaceae), entremeados às áreas típicas de savana, com arvoretas e arbustos nas áreas mais bem drenadas. Nesses casos, algumas poucas espécies lenhosas formam uma camada aberta e, assim como em outras regiões sul-americanas onde savanas inundáveis ocorrem, gramíneas perenes como *Axonopus purpusii* e *Steinchisma laxum* são espécies comuns.

Llanos Orientais

Os Llanos Orientais ("*Llanos Orientales*") cobrem aproximadamente 170.000 km^2 no nordeste da Colômbia, estando a oeste da bacia do Orinoco (2°30′ - 7°0′ N e 74°0′ - 67°24′ W), numa altitude entre 200 e 400m (Romero-Ruiz *et al*. 2010). Com clima fortemente sazonal, a precipitação varia entre 1.200 e 2.000mm por ano na região mais próxima à Venezuela, até um intervalo maior, entre 2.000 e 2.500mm por ano, na transição das savanas para florestas semidecíduas mais ao sul (Behling & Hooghiemstra 1999). Os diversos rios e riachos que cruzam os Llanos Orientais drenam dos Andes, adentrando o rio Orinoco (Behling & Hooghiemstra 1998). As queimadas se concentram na estação seca do hemisfério norte, com pico em fevereiro (Armenteras *et al*. 2005, Romero-Ruiz *et al*. 2010). As temperaturas médias anuais variam entre 27 e 30°C durante a estação seca, e entre 23 e 26°C durante a chuvosa (Etter 1998).

Nos Llanos Orientais, as formações savânicas são heterogêneas e incluem diversos tipos fitofisionômicos cuja composição e distribuição resultam de diversos fatores como solo, clima e frequência de queimadas (Cole 1986, Medina & Silva 1990, Romero-Ruiz *et al*. 2010). Entre os tipos fitofisionômicos, são encontradas savanas arenosas, savanas de altiplanos e savanas aluviais. A vegetação savânica dos Llanos Orientais é predominantemente herbácea e composta por gramíneas e ciperáceas em associação com espécies lenhosas arbóreas típicas como *Curatella americana* e *Byrsonima crassifolia* (Tabela 2). Ao longo dos cursos de água podem ser encontrados agrupamentos densos da palmeira *Mauritia flexuosa* formando um ecossistema pantanoso, localmente conhecido Morichal/is ("*Morichales*"). A palmeira *Mauritiella* cresce nos terrenos com águas rasas das bordas e margeiam diversos lagos e outras áreas úmidas dos Llanos Orientais (Behling & Hooghiemstra 1998, 1999).

Tabela 2. Características ambientais e florísticas gerais das savanas setentrionais e meridionais sul-americanas (exceto Cerrado e Pantanal)

Savanas Setentrionais								
Savana	**Clima**	**Estação chuvosa**	**Precipitação média anual (mm)**	**Temperatura média anual (°C)**	**Intervalo entre queimadas (anos)**	**Período de alagamento**	**Elementos comuns do componente graminoso-herbáceo**	**Elementos comuns do componente lenhoso (arbóreo não lenhoso*)**
Llanos do Orinoco (Estado de Apure, Sudeste da Venezuela)	Am / Hiper-sazonal	Abril a Novembro	1300 – 2760	26 – 27	1	Julho a Setembro	*Axonopus purpusii, Leersia hexandra, Panicum laxum, Paspalum chaffanjonii*	*Mauritia flexuosa**
Llanos do Orinoco (Norte da Venezuela)	Aw / Sazonal	Maio a Outubro	850 – 1800	26 – 28	0,5 – 1	Não alaga	*Axonopus*, *Borreria aristeguietaeana*, *Chomelia ramiae, Eleocharis venezuelensis*, *Panicum, Rhynchospora papillosa, Trachypogon*	*Bowdichia virgilioides, Byrsonima coccolobifolia, B. crassifolia, Curatella americana, Roupala montana*
Llanos Orientais (Nordeste da Colombia)	Am / Sazonal	Abril a Outubro	1500 – 2500	26 – 27	1 – 2	Não alaga	*Axonopus, Andropogon, Bulbostylis, Paspalum, Panicum, Trachypogon*	*Byrsonima crassifolia, Curatella americana, Mauritia flexuosa**
Grande Savana (Sudeste da Venezuela)	Aw / Sazonal	Abril a Novembro	1600 – 2000	18 – 22	2 – 4	Não alaga	*Axonopus, Bulbostylis, Echinolaena, Rhynchospora, Scleria, Trachypogon*	*Byrsonima crassifolia, Mauritia flexuosa*, Roupala montana, Ternstroemia pungens*
Savanas do Rio Branco/Lavrado (Norte do Brasil)	Aw / Sazonal	Abril a Setembro	1200 – 2000	26 – 29	2.5	Não alaga	*Andropogon leucostachyus, Axonopus conduplicatus, Bulbostylis conifera, B. lanata, Rhynchospora nervosa, R. subplumosa, Trachypogon spicatus*	*Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima coccolobifolia, B. crassifolia*, *Curatella americana, Mauritia flexuosa*, Himatanthus articulatus*, *Roupala montana*, *Xylopia aromatica*
Savanas do Rupununi (Sudeste da Guiana)	Aw / Sazonal	Maio a Agosto	1500 – 2000	27.5	1	Junho a Setembro	*Andropogon*, *Axonopus, Bulbostylis, Paspalum, Rhynchospora, Trachypogon*	*Byrsonima coccolobifolia, B. crassifolia, Curatella americana, Himatanhus articulatus, Palicourea rigida*
Savanas do Amapá e savanas setetrionais do Pará (Norte do Brasil)	Am / Sazonal	Dezembro a Agosto	*c.* 2500	25 – 27	1	Não alaga	*Bulbostylis conifera, B. paradoxa, Trachypogon plumosus*	*Bowdichia virgilioides, Byrsonima coccolobifolia, B. crassifolia, Casearia sylvestris, Himatanthus articulatus, Hirtella ciliata*, *Ouratea hexasperma, Roupala montana, Salvertia convallariodora, Vismia guianensis*

Savanas Meridionais								
Savana	**Clima**	**Estação chuvosa**	**Precipitação média anual (mm)**	**Temperatura média anual (ºC)**	**Intervalo entre queimadas (anos)**	**Período de alagamento**	**Elementos comuns do componente graminoso-herbáceo**	**Elementos comuns do componente lenhoso (arbóreo não lenhoso*)**
Savanas de Humaitá/Rio Madeira (Sudeste Estado do Amazonas, Brasil)	Am / Sazonal	Outubro a Maio	2250 – 2750	24 – 26	1	Não alaga	*Andropogon, Bulbostylis, Cyperus, Panicum, Paspalum, Rhynchospora*	*Byrsonima crassifolia*, *Caraipa savannarum*, *Curatella americana Himatanthus sucuuba*, *Tachigali subvelutina*
Savanas do Pará (Norte do Brasil)	Am / Sazonal	Dezembro a junho	*c.* 1950	27 – 28	1	Não alaga	*Axonopus aureus, Paspalum carinatum, Rhyncospora hirsuta, Trachypogon spicatus*	*Byrsonima coccolobifolia, B. crassifolia*, *Lafoensia pacari*, *Qualea grandiflora, Pouteria ramiflora*, *Salvertia convallariodora*
Llanos de Mojos (Centro-Sul da Bolivia)	Am / Hiper-sazonal	Setembro a Maio	1300 – 2000	26 – 27	_____	Março a Abril	*Cyperus giganteus, Eichhornia, Eleocharis, Hymenachne, Leersia, Nymphaea, Paspalum, Rhynchospora*	*Cecropia, Copernicia alba*, Genipa americana,Vitex cymosa*
Cerrado de Beni (Norte da Bolivia)	Am / Hiper-sazonal	Setembro a Maio	1300 – 2000	26 – 27	_____	Não alaga	*Anthaenantia lanata, Trachypogon spicatus*	*Bowdichia, Byrsonima, Callisthene, Caryocar, Curatella, Qualea, Salvertia, Vochysia*
Cerrado na Bolívia (Centro-leste da Bolívia)	Aw / Sazonal	Outubro a Maio	800 – 1600	18 – 24	_____	Não alaga	*Axonopus, Paspalum, Rhynchospora*	*Byrsonima, Chamaecrista, Chromolaena, Desmodium, Erythroxylum, Qualea*
Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil)	Aw / Sazonal	Janeiro a Maio	950 – 1050	24 – 26	_____	Não alaga	*Alternanthera, Aristida longifolia, Croton, Eragrostis maypurensis, Rhynchospora exaltata, Scleria secans, Sida, Trachypogon*	*Annona, Byrsonima, Hancornia speciosa, Handroanthus, Miconia albicans, Ouratea hexasperma, Roupala montana, Qualea*
Chaco	Bsh, Cwa, Cfa / sazonal	Novembro a Abril	450 – 1200	19 – 24	3 – 5	Não alaga	*Digitaria, Elionurus, Heteropogon, Pennisetum, Setaria, Spartina, Trichloris*	*Aspidosperma, Cereus, Copernicia*, Elionurus, Prosopis, Schinopsis, Tabebuia, Trithrinax*

Grande Savana

A Grande Savana ("*La Gran Sabana*"), localizada dentro da extensa floresta Orinoco-Amazônica (Rull *et al*. 2016), cobre cerca de 18.000 km² no sudeste da Venezuela (4°36′ - 6°37′ N e 61°04′ - 74°02′ W) ao longo das cabeceiras do rio Caroní, importante tributário do rio Orinoco (Rull 2007, Montoya *et al*. 2011a). A Grande Savana está distribuída ao longo de um gradiente norte-sul, em altitudes entre 750 e 1.450 metros (Briceño & Schubert 1990, Huber 1995a); seu clima é classificado como Aw (tropical com invernos secos e verões chuvosos) de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel *et al*. 2007; Tabela 2). Ocorre sobre solos predominantemente Ultisolos e Oxisolos, tipicamente ácidos, oligotróficos e pobres em matéria orgânica. A Grande Savana representa uma ilha de savana dentro de uma matriz florestal, em um clima considerado favorável para ocorrência de floresta tropical (Montoya *et al*. 2011b, Staver *et al*. 2011). Ao longo da sua extensão, a Grande Savana eventualmente é permeada por florestas de galeria associadas aos cursos d'água e por formações arbustivas, ocorrentes predominantemente sobre substratos rochosos ou sobre solos arenosos aluviais (Huber 1995b). Existem diversas e controversas hipóteses para explicar a ocorrência dessas formações na região, incluindo a presença de solo pobre em nutrientes (Fölster *et al*. 2001), desmatamento seguido de queimadas (Dezzeo *et al*. 2004) e expansão de enclaves anteriores de savanas favorecidos pelo clima e pelo fogo (Huber *et al*. 1984, Huber 2006, Rull 2007).

São comuns três diferentes tipos de savanas: (i) savana aberta (sem árvores), o tipo mais comum (Huber 1995b), e que sob nosso critério se enquadra melhor como formação campestre; (ii) savana com morichais, com substrato herbáceo predominante, mas apresentando *stands* monoespecíficos de *Mauritia flexuosa* associados a solos com baixa drenagem e periodicamente inundáveis, em altitudes abaixo dos 1.000m (Huber 1995b, Rull 2007); e (iii) savanas arbustivas, que se desenvolvem sobre solos ácidos e pobres em nutrientes, normalmente presentes em elevações rochosas e marcados pela dominância de ciperáceas sobrepondo-se às gramíneas (Huber 1995b). Rull & Montoya (2014) sugerem como plantas lenhosas comuns na grande bacia do rio Caroní *Byrsonima crassifolia*, *Roupala montana* e *Ternstroemia pungens*.

Savanas do Rio Branco–Rupununi

Em conjunto, as savanas do Rio Branco-Rupununi cobrem uma área de quase 54.000 km² no extremo norte do Brasil e sudoeste da Guiana (Eden 1970, 1973, Pires & Prance 1985, Barbosa *et al*. 2005, 2007, Robbins *et al*. 2004), representando a terceira maior área contínua de savanas setentrionais da América do Sul (Rull *et al*. 2016). Essas savanas podem ser divididas entre savanas do Rio Branco, no Brasil, e savanas do Rupununi, na Guiana. Essa divisão é interessante tanto por questões geográficas quanto geopolíticas, uma vez que tais savanas vinculam-se aos rios Branco e Rupununi, que se posicionam no Brasil e na Guiana, respectivamente.

Savanas do Rio Branco

As savanas do Rio Branco, também conhecidas como savanas de Roraima, são parte das savanas amazônicas que cobrem área de aproximadamente 41.000 km² (2°30′ N - 5°00′ N e 59°30′ W - 61°30′ W) e que se estendem na porção nordeste do estado de Roraima (Pires & Prance 1985, Miranda & Absy 2000, Barbosa *et al*. 2005, 2007, Barbosa & Fearnside 2005, Meneses *et al*. 2013, Carvalho & Morais 2020) até o contato com as

savanas do Rupununi, pelo sudoeste da Guiana. Alguns autores sugerem área maior, com cerca de 43.000 km^2 (Carvalho & Morais 2020), diferença que se relaciona aos critérios e conceitos adotados (o aumento inclui campos). Regionalmente conhecidas em Roraima como "lavrados" (Barbosa *et al*. 2007), elas são principalmente distribuídas a partir da depressão amazônica com altitude variando entre 80 e 160m até o platô Amazônia-Orinoco, entre 400 e 800 metros de altitude (Franco *et al*. 1975). As savanas do Rio Branco ocorrem ao longo de um gradiente topográfico que se eleva em direção sudoeste para nordeste atingindo os altiplanos de Roraima, cujos picos de até 2.770 metros são encontrados no monte Roraima. Essa variação altitudinal gera um gradiente de pluviosidade (Barbosa *et al*. 2007), cuja precipitação anual fica abaixo de 1.100mm nas regiões mais secas (Barbosa 1997). Com clima Aw (Peel *et al*. 2007), a estação chuvosa se estende de abril a agosto/setembro, com temperaturas médias mínimas e máximas de 22 e 30°C, respectivamente (INMET 2014) (Tabela 2). No Brasil, cabe alertar para que não se confunda o rio Branco, do estado de Roraima, que passa pela capital do estado (Boa Vista) e é afluente da margem esquerda do rio Negro, com Rio Branco, no Acre, capital deste estado e que leva este nome em homenagem ao Barão do Rio Branco, mas que é cortada pelo rio Acre.

As savanas do Rio Branco podem ser divididas sob dois tipos de ambientes de acordo com a altitude, pedologia e geomorfologia (IBGE 1992): (i) savanas localizadas em relevos abaixo de 600 metros, predominantemente sobre Latossolos e solos podzólicos (Oxisolos e Ultisolos); e (ii) savanas "tipo estepe" (ver IBGE 2012), localizadas em relevos acima de 600 metros e estabelecidas sobre solos arenosos a rochosos (Barbosa *et al*. 2005). Nos dois casos os solos são predominantemente ácidos (pH<5) e pobres em nutrientes e matéria orgânica (Miranda *et al*. 2002, Vale & Souza 2005).

As savanas do Rio Branco apresentam, relativamente, baixa diversidade na cobertura lenhosa (Miranda *et al*. 2002, Barbosa *et al*. 2005) tendo como espécies mais comuns *Byrsonima crassifolia*, *B. coccolobifolia* e *C. americana* (Miranda & Absy 1997) que, juntas, representam até 70% dos indivíduos lenhosos e 80% da biomassa aérea total (Barbosa *et al*. 2007). Barbosa *et al*. (2005) ainda registraram como espécies abundantes *B. verbascifolia*, *Mimosa microcephala* e *Randia armata* (citada como *R. formosa*). Essa vegetação é frequentemente permeada por pequenas ilhas e corredores com matas de galeria. Formações pantanosas dominadas pela palmeira *Mauritia flexuosa* podem ocorrer nos vales, formando sistemas similares às veredas (veja abaixo). As savanas do Rio Branco estão sujeitas ao fogo em média a cada 2,5 anos (Barbosa & Fearnside 2005).

Savanas do Rupununi

As savanas do Rupununi podem ser divididas em duas regiões de tamanho similar pelas Montanhas Kanuku, quais sejam Rupununi do norte e Rupununi do sul (Jansen-Jacobs & ter Steege 2000), cobrindo uma área de aproximadamente 13.000 km^2 (2°40′ N - 4°50′ N e 59°02′ W - 60°00′ W). Distribuem-se por um platô entre 100 e 200 metros de altitude localizado no sudoeste da Guiana (Hills 1976). Seu clima é Aw (Peel *et al*. 2007) com a estação chuvosa recebendo mais de 80% de precipitação anual (Tabela 2), quando a baixa drenagem da região resulta em transbordamento dos rios e alagamentos que se concentram principalmente de junho a setembro (Robbins *et al*. 2004). As queimadas são mais frequentes na estação seca.

As savanas do Rupununi são caracterizadas por um componente herbáceo dominado por gramíneas e ciperáceas (Jansen-Jacobs & ter Steege 2000), com destaque para *Bulbostylis paradoxa* (citada como *B. spadicea*; van Donselaar 1969), e um componente lenhoso dominado por *Byrsonima crassifolia* e *Curatella americana* (Eden 1973, Huber 2006, Tabela 2). Matas de galeria (Huber 2006), assim como manchas com *Mauritia flexuosa* (Eden 1973) também podem ser encontrados nessas savanas. Formações graníticas isoladas podem ser cobertas por vegetação semi-úmida nas porções mais baixas, mas chegam a atingir altitudes consideráveis, nos afloramentos (Jansen-Jacobs & ter Steege 2000).

Savanas do Amapá (e savanas setentrionais do Pará)

As savanas do Amapá ocorrem ao longo de uma faixa estreita de quase 10.000 km^2 (0°01′ N - 2°57′ N e 51°30′ W - 50°30′ W) ao longo da costa atlântica, no leste do Estado, desde a bacia do rio Jari até as formações mais elevadas do rio Uaçá (Rabelo 2008). Amaral *et al*. (2019) registraram área de ocorrência um pouco menor, em torno de 8.600 km^2, representando cerca de 6% do Estado. Porém, independentemente dessas diferenças, essas relevantes savanas têm sido muito antropizadas e carecem de áreas de conservação (Mustin *et al*. 2017). O clima é classificado como Am (Peel *et al*. 2007), com precipitação média anual de até 2.500mm (IBGE 2002). Os solos são essencialmente arenosos (contendo até 80% de areia), geralmente ácidos e com baixo conteúdo de nutrientes (Sanaiotti *et al*. 1997, 2002, Rocha & Miranda 2014) (Tabela 2).

A vegetação compreende um mosaico de savanas secas e savanas inundáveis, frequentemente associadas com matas de galeria e porções de florestas secas ou mesmo florestas secundárias. Amaral *et al*. (2019), adotando conceitos do IBGE (2012), registraram quatro subtipos de savanas ocorrendo no Estado: florestada, arborizada, parque e gramíneo-lenhosa. As savanas florestadas se distribuem, pontualmente, próximas à calha do rio Araguari e, em maiores extensões, no norte do Estado. Ocupam cerca de 6,4% das savanas do Estado. Savanas arborizadas são caracterizadas pela dominância da flora lenhosa, mas com porte mais baixo das árvores, e ocorrem associadas às savanas florestadas do norte do estado. Ocupam cerca de 9,6% das savanas do Estado. A savana parque é caracterizada pela presença de espécies lenhosas (árvores e arbustos) de porte baixo, espaçadas (isoladas), que ocorrem em meio ao estrato herbáceo contínuo. É a fitofisionomia que ocupa as maiores extensões, ocupando cerca de 74% das savanas do Estado. Por fim, há trechos com as denominadas savanas gramíneo-lenhosas, que ocupam cerca de 11% do Estado (Amaral *et al.* 2019), mas sua descrição ("Este subtipo é caracterizado pela paisagem campestre, com domínio absoluto da flora herbácea...") as coloca como formações campestres, no sentido aqui definido, e isso é suportado por outros artigos (p.ex. Rocha & Miranda 2014, Mustin *et al*. 2017).

Com relação às vegetações associadas as savanas, matas de galeria e formações pantanosas são também comuns ao longo das linhas de drenagem, que apresentam pequenos rios e riachos regionalmente conhecidos como igarapés (Toledo & Bush 2008). As savanas secas se estendem ao longo de um terreno ondulado e compreendem um componente arbóreo baixo e esparso distribuído sobre uma cobertura herbácea, constituída principalmente por *Bulbostylis conifera*, *B. paradoxa* e *Trachypogon spicatus* (citada como *T. plumosus*) (Silva *et al*. 1997). Na camada herbácea, gêneros de

gramíneas importantes são *Axonopus* e *Paspalum*, que juntamente com savanas próximas, no Estado do Pará, são as mais ricas da região (Rocha & Miranda 2014).

Sobre as savanas setentrionais do Pará, há um número de pequenas savanas disjuntas ocorrendo no norte desse Estado (p.ex. Rocha & Miranda 2014), em baixas latitudes entre 0° a 1° S. Os maiores trechos ocorrem na porção sul da Ilha de Marajó e, em conjunto, cobrem cerca de 300 km^2. Apesar das formações abertas da ilha de Marajó serem essencialmente campestres, Bastos (1984) registrou que "o campo em estudo apresenta uma vegetação arbórea vivendo em consorciação com a vegetação rasteira", numa clara acepção de savana, a que designou como "um típico campo coberto da Amazônia". Na vegetação arbórea registrou plantas como *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Hancornia speciosa* e *Salvertia convallariodora*.

3.2. SAVANAS MERIDIONAIS

Savanas de Humaitá e outras savanas do médio rio Madeira

As savanas de Humaitá se distribuem numa área essencialmente plana entre 80 e 150 metros de altitude (7°30′ - 8°10′ S e 63°01′ - 63°51′ W), na junção entre os estados do Amazonas e de Rondônia (Cohen *et al*. 2014), no médio rio Madeira. Regionalmente conhecidas como *Campos naturais de Humaitá-Puciaria* ou apenas *Campos de Humaitá*, elas cobrem cerca de 3.418 km^2 (Gottsberger & Morawetz 1986, Vidotto *et al*. 2007). As savanas de Humaitá pertencem a um complexo vegetacional maior que inclui trechos com campos graminosos com elementos lenhosos virtualmente ausentes, passando por formações savânicas com a típica presença de elementos lenhosos e contando também com a eventual presença de formações florestais associadas (Gottsberger & Morawetz 1986). De acordo com Gottsberger & Morawetz (1986), estas savanas poderiam ser também definidas como uma formação arbórea aberta, visto não serem nem florística nem ecologicamente relacionadas ao Cerrado. Entretanto, assim como em outras áreas do bioma Amazônia, há muitos autores que fazem essa relação direta com o Cerrado e tratam tais vegetações sob este termo (p.ex. Barbosa *et al*. 2005, Martins *et al*. 2006, Miranda *et al*. 2006), ou diretamente sinonimizam savana e cerrado (Araújo *et al*. 1986). Por exemplo, Martins *et al*. (2006) lembram que essas savanas (que trataram por "campos de cerrados") não estão restritas ao município de Humaitá, alcançando no Amazonas trechos disjuntos em Lábrea e Canutama, entre os rios Madeira e Purus. Mais acima, ainda ao longo do médio rio Madeira, em Rondônia, Perigolo *et al*. (2017) registraram a presença pontual de savanas que, no entanto, trataram sob o termo Campinarana.

No geral, o clima nessa região é classificado como Am, com pluviosidade média anual chegando a 2.650mm (Cohen *et al*. 2014; Tabela 2). Os solos são geralmente argilosos e sujeitos a alagamento (Pessenda *et al*. 2001). Nessas savanas, a camada herbácea é composta principalmente por gramíneas e ciperáceas e a camada lenhosa por espécies típicas de savanas, com destaque para *Apeiba tibourbou*, *Cordia bicolor*, *Curatella americana* e *Physocalymma scaberrimum* (Gottsberger & Morawetz 1986, Vidotto *et al*. 2007).

Savanas do Pará

O estado do Pará possui numerosos enclaves de savanas imersos em uma matriz dominada por florestas. Tais savanas (excetuando as savanas setentrionais do Estado) apresentam riqueza em espécies lenhosas um pouco maior do que as savanas

do Rio Branco, do Amapá e de Humaitá, compartilhando numerosas espécies com o Cerrado do Brasil central (Lleras & Kirjbride 1978, Eiten 1983, 1984, Pires & Prance 1985, Miranda 1993). Sanaiotti (1996) reportou que o número de espécies presentes nas savanas da Amazônia decresce à medida que se aumenta a distância da região central do Cerrado. Ervas são representadas por gramíneas como *Axonopus aureus*, *Paspalum carinatum* e *Trachypogon spicatus*, ciperáceas como *Rhynchospora hirsuta* e elementos lenhosos como *Anacardium*, *Byrsonima*, *Lafoensia*, *Pouteria* e *Qualea* (Magnusson *et al*. 2008) (Tabela 2). Entretanto, estudos mais recentes considerando espécies lenhosas e herbáceas apontam que as savanas do Pará (em Alter do Chão, por exemplo), apresentam maior afinidade florística com as savanas de Roraima que com as savanas do Cerrado (Devecchi *et al.* 2020).

As savanas de Alter do Chão, em particular, ocupam cerca de 50 km² (2°25′ - 2°38′ S e 54°44′ - 55°01′ W) ao longo das proximidades do rio Tapajós, um importantíssimo tributário do rio Amazonas (Sanaiotti 1996). O clima é igualmente classificado como Am, com a estação seca de julho a novembro, pluviosidade anual em torno de 1.950mm e temperatura média anual entre 27 e 28°C (Magnusson *et al*. 2008). Os solos são arenosos e ácidos, com altos níveis de alumínio e baixo conteúdo de nutrientes (Miranda 1993, Magnusson *et al*. 2002, 2008).

Savanas de Beni

Essas savanas representam enclaves de formações abertas – áreas úmidas, campos e savanas, incluindo matas isoladas (arvoredos ou, em inglês, "*woodlands*") – cercadas por florestas, que estão localizadas nas terras baixas do norte/nordeste da Bolívia (Plotkin & Riding 2011). As savanas de Beni cobrem uma área de 111.000 km² e são compostas por dois blocos adjacentes: os Llanos de Mojos (que, individualmente, também são conhecidos como "Savanas de Beni" – Hanagarth & Beck 1996, Navarro 2002, Plotkin & Riding 2011, Dixon *et al*. 2014), localizados geograficamente mais ao norte, e o Cerrado de Beni, mais ao sul/sudeste (Hanagarth & Szwagrzak 1998, Navarro 2002, Ibisch *et al*. 2003, Larrea-Alcázar *et al*. 2010, 2011, Beck 2015), divisão esta resultante de uma interpretação mais recente, cuja denominação foi criticada por Villarroel *et al*. (2016) e Villarroel (2017). Para este autor, na Bolívia, o termo Cerrado não deveria ser usado na região dos Llanos de Mojos (ou Savanas de Beni). Não obstante, seguindo esta divisão, os dois blocos são determinados por ciclos regulares de secas e alagamentos (Hamilton *et al*. 2004, Larrea-Alcázar *et al*. 2010, 2011), possuem diferenças florísticas (Hanagarth & Beck 1996, Beck & Moraes 2004, Beck 2015), em que as savanas de Mojos são mais ricas que o Cerrado de Beni (Larrea-Alcázar *et al*. 2011), e compartilham muitas espécies com savanas dos biomas Amazônia, Cerrado e Chaco, embora possuam suas especificidades e endemismos (Larrea-Alcázar *et al*. 2010, Villarroel *et al*. 2016, Villarroel 2017) (Tabela 2).

Llanos de Mojos

Os Llanos de Mojos (ou Moxos, veja Larrea-Alcázar *et al*. 2010, 2011, Plotkin & Riding 2011, Villarroel 2017) são tratados por seus estudiosos como uma savana hipersazonal que cobre uma área de planície de 84.000 km² na região da Amazônia boliviana, localizada nas cabeceiras do rio Madeira, no norte da Bolívia, entre os rios Beni, Mamoré e Guaporé (Hamilton *et al*. 2002, 2004). A pluviosidade anual varia entre 1.300 e 2.000mm, com a maior

parte das chuvas ocorrendo entre setembro e maio, ocasionando grandes flutuações nos níveis dos rios (Hamilton *et al*. 2004; Tabela 2). Os picos de alagamento por cheia dos rios tendem a ocorrer entre março e abril, após os períodos de máxima pluviosidade entre dezembro e fevereiro (Hanagarth 1993). Essa formação ocorre sobre solos aluviais de textura fina e pouca infiltração (Campbell *et al*. 1985, Haase 1992, Langstroth 1996).

Além de savanas, os Llanos de Mojos apresentam enclaves isolados de florestas perenifólias (Hanagarth 1993), exibindo um mosaico de ecótonos entre florestas, savanas e também campos (Larrea-Alcázar *et al*. 2011), que resultam em uma gama considerável de condições ecológicas (Ibisch *et al*. 2003, Beck & Moraes 2004, Larrea-Alcázar *et al*. 2011, Plotkin & Riding 2011). Topografia e drenagem influenciam o arranjo espacial das comunidades vegetais (Hanagarth 1993, Walker 2008). Enquanto as florestas perenifólias predominam nos locais não sujeitos a alagamentos, as savanas e campos ocorrem nas áreas sujeitas a alagamento sazonal (Langstroth 1996, Larrea-Alcázar *et al*. 2011). As savanas são dominadas por gramíneas, ciperáceas e algumas macrófitas aquáticas (Langstroth 1996). Formações abertas com palmeiras são abundantes nas savanas localizadas entre os rios Beni e Mamoré, particularmente caracterizadas pela presença de *Copernicia alba* e ausência de *Mauritia flexuosa* (Beck & Moraes 1997).

Cerrado de Beni

O Cerrado de Beni ocorre sobre solos bem drenados, em maior altitude e com maior declividade, o que não possibilita o alagamento dos solos (Larrea-Alcázar *et al*. 2010), como ocorre nos Llanos de Mojos acima descritos. Ocupa uma área de aproximadamente 27.000 km^2 (Ibisch *et al*. 2003) e está localizado a leste do rio Mamoré, em uma região cortada por riachos e pequenos rios, sendo eventualmente alagada nos interflúvios mais planos. O cerrado de Beni é caracterizado pela presença de comunidades lenhosas, comunidades de gramíneas de touceiras sazonalmente alagadas e por cupinzeiros (Hanagarth & Beck 1996), como ocorre nas savanas de Humaitá (Martins *et al*. 2006). Os gêneros de gramíneas mais comuns são *Trachypogon* e *Anthaenantia* (Larrea-Alcázar *et al*. 2010). Pelas suas porções leste, o Cerrado de Beni é geograficamente muito próximo do bioma Cerrado no Brasil, em Rondônia e Mato Grosso (Figura 1).
Como acima comentado, o uso do termo "Cerrado" para os Llanos de Mojos foi criticado por Villarroel (2017) e o que este e outros autores conceituam e classificam como Cerrado, na Bolívia, é apresentado adiante.

Cerrado na Bolívia

Focando campos e savanas com os mesmos conceitos e circunscrições adotadas no presente artigo, e tendo forte influência da classificação de Ribeiro & Walter (2008), Villarroel (2017) tratou como Cerrado na Bolívia somente a região do subandino e áreas disjuntas localizadas no centro-leste e leste do país em maiores altitudes (ocupa trechos disjuntos entre ~13° - ~19° S e ~58° - ~63° W); que ocorrem nas províncias Chiquitanas a leste e norte do Departamento de Santa Cruz (Wood 2011). Sob esta visão fitogeográfica, o "Cerrado" neste país abarcaria cerca de 30.180 km^2, distribuídos desde áreas grandes, com 15.110 km^2 na província Velasco, até áreas pequenas, com 410 km^2 na província de Guarayos, todos muito condicionados pela posição topográfica e pela profundidade dos solos. Para o Cerrado na Bolívia, Villarroel (2017) descreveu três tipos de campo (sendo dois secos e um úmido) e três

tipos de savanas, a saber: "do subandino norte-sul", em altitudes de 1.000 a 2.000 metros; "do subandino central" e "do preandino central", ambas em altitudes de 650 a 1.800 metros. Excluiu as Savanas de Beni do conceito de Cerrado e interpretou que o "Cerrado de Beni", como aqui tratado, estaria mais bem classificado sob os Llanos de Mojos. Neste sentido, o que este autor considerou como grandes áreas de savanas e campos na Bolívia (do norte para o sul) são os "Llanos de Moxos" (*sic*), o Cerrado e o Pantanal (os dois últimos compartilhados com o Brasil). Por fim, registrou para o Cerrado boliviano 939 táxons, pertencentes a 446 gêneros e 111 famílias, destacando sua riqueza, endemismos e particularidades fitogeográficas em relação às formações vegetais que o circundam. Entre as árvores compartilhadas com o Cerrado no Brasil há plantas muito conhecidas dos brasileiros como *Bowdichia virgilioides*, *Brosimum gaudichaudii*, *Byrsonima* spp., *Casearia sylvestris*, *Davilla elliptica*, *Dimorphandra gardneriana*, *Erythroxylum* spp, *Himatanthus obovatus*, *Kielmeyera coriacea*, *Machaerium acutifolium*, *Miconia albicans*, *Pouteria ramiflora* e *Qualea multiflora*, dentre muitas outras (ver Villarroel 2017).

Chapada do Araripe (e outras savanas no bioma Caatinga)

No nordeste brasileiro os limites do bioma Cerrado avançam de forma quase contínua em direção ao bioma Caatinga, formando ecótonos nos estados da Bahia (porção oeste do estado; leste do Cerrado), Piauí (porções sudoeste e centro-norte do estado) e Maranhão (porções centro-sul e nordeste do estado) (Ratter *et al*. 2003, Castro *et al*. 2007). Além dessas interfaces, manchas isoladas (ou enclaves) de Cerrado estão imersas no bioma Caatinga em quase todos os estados da região Nordeste (p.ex. Figueiredo 1989, Nepomuceno *et al*. 2021), como se verifica na Chapada do Araripe (Costa *et al.* 2004, Costa & Araújo 2007, IBAMA 2004). Nesta região, localizada no sul do Ceará, e que alcança os estados de Pernambuco e Piauí, essa disjunção de vegetações do Cerrado forma um complexo paisagístico em grande parte protegido pela Floresta Nacional do Araripe/FNA (IBAMA 2004).

A FNA está localizada basicamente no platô da Chapada do Araripe, cobrindo uma área de cerca de 39 mil hectares (Ribeiro-Silva *et al*. 2012) e constitui-se em um relevo tabular de origem sedimentar, com altitudes oscilando entre 800 e 900 metros (Costa *et al.* 2004). Essa unidade está sob influência de clima do tipo Aw pelo sistema de Köppen-Geiger (Peel *et al.* 2007). As médias mensais de temperatura variam entre 24 e 26°C (INMET 2018), a precipitação anual gira em torno de 978mm (INMET 2018), sendo que aproximadamente 70% das chuvas ocorrem entre janeiro e maio (INMET 2018). A umidade relativa do ar é mais baixa durante a estação seca, variando entre 45 e 65%, e mais alta durante a estação chuvosa, com valores acima de 80% (INMET 2018). Na Chapada do Araripe, características climáticas locais, especialmente a precipitação anual média, permitiram significativos processos de pedogênese e o desenvolvimento de solos medianamente profundos e bem drenados, cuja fertilidade diminui do topo para as encostas (Pereira & Silva 2005, Menezes *et al.* 2012). Os solos da Chapada são classificados como Latossolos Vermelho-Amarelos, apresentando textura argilosa (Nobre *et al.* 2015), tais como aqueles encontrados nas fitofisionomias savânicas do Cerrado no Brasil central (Reatto *et al.* 2008). Por essas características, a vegetação da Chapada do Araripe compreende

algumas fitofisionomias encontradas no bioma Cerrado, tais como o cerrado sentido restrito e cerradão (Costa *et al.* 2004, Costa & Araújo 2007, Ribeiro-Silva *et al.* 2012), com a flora típica destas, além de florestas estacionais semideciduais (Moro *et al.* 2015). Além disso, na Chapada também é encontrado o denominado Carrasco, fitofisionomia caracterizada pela presença de uma vegetação decídua e não espinhosa, dominada por arbustos, arvoretas e lianas (Araújo & Martins 1999, Moro *et al.* 2015). O Carrasco é também encontrado em outras áreas altas do Ceará e outros estados, como no planalto da Ibiapaba, entre o Ceará e o Piauí (Araújo & Martins 1999). Trata-se de uma vegetação característica dos ecótonos Caatinga-Cerrado no Brasil.

Levantamentos florísticos e fitossociológicos realizados nas fitofisionomias savânicas na FNA mostraram a ocorrência de espécies comuns e amplamente distribuídas no Cerrado entre as quais *Annona coriacea, Byrsonima coccolobifolia, Bowdichia virgilioides, Hancornia speciosa, Handroanthus ochraceus, H. serratifolius, Lafoensia pacari, Magonia pubescens, Miconia albicans, Ouratea hexasperma, Roupala montana* e *Qualea parviflora* (Costa *et al*. 2004, Ribeiro-Silva *et al*. 2012). Por outro lado, outras espécies da FNA como *Caryocar coriaceum, Himatanthus drasticus, Hirtella ciliata* e *Platonia insignis*, dentre outras, possuem distribuição mais restrita e são típicas das porções norte/nordeste do bioma (Ratter *et al*. 2003, Françoso *et al*. 2016). Já nos remanescentes de floresta estacional da FNA, ocorrem *Anadenathera colubrina, Jacaranda brasiliana, Byrsonima sericea, H. gracilipes, Myrcia guianensis, Simarouba amara* e *Vismia guianensis*, espécies comumente encontradas em fitofisionomias florestais do Cerrado central (Ribeiro-Silva *et al*. 2012). Herbáceas ocorrentes na FNA (Costa et al. 2004) pertencem a famílias como Cyperaceae (*Cyperus*, *Rhynchospora*, *Scleria*) e Poaceae (*Aristida*, *Eragrostis*, *Trachypogon*), além de Amaranthaceae (*Alternanthera*, *Gomphrena*), Bromeliaceae (*Aechmea*), Euphorbiaceae (*Croton*, *Manihot*), Malvaceae (*Pavonia*, *Sida*) e Polygalaceae (*Polygala*), dentre muitas outras.

Adicionalmente, há no bioma Caatinga numerosos enclaves em áreas reduzidas com claras fitofisionomias savânicas e flora típica do bioma Cerrado. Além da Chapada do Araripe, talvez os mais importantes deles estejam localizados na Chapada Diamantina, na Bahia (p.ex. Stannard 1995, Rapini *et al*. 2008, Costa *et al*. 2009, Funch *et al*. 2009, Nepomuceno *et al*. 2021), onde historicamente os estudiosos registram ligações florísticas das porções centro e norte da cadeia do Espinhaço com o bioma Cerrado (ver Harley 1995). Esses enclaves são muito dispersos por toda a Caatinga e ocupam áreas muito pequenas, em relação à escala do presente artigo. Nesse sentido, apenas como exemplo, pode-se citar uma área de 400ha no Rio Grande do Norte, no município de Rio Negro (Oliveira *et al*. 2012), onde os autores concluíram que a área pode ser classificada como parte do domínio do Cerrado.

3.3. CERRADO

O Cerrado é o segundo maior bioma da América do Sul em extensão, superado em área apenas pela Amazônia. Caracteriza-se por conter a savana mais biodiversa do mundo e elevado grau de endemismos (Lenthall *et al*. 1999, Ribeiro & Walter 1998, 2008). Distribuindo-se originalmente por mais de 2 milhões de km^2 essencialmente no território

brasileiro (cerca de 23% do país), o Cerrado se estende também por dois países vizinhos, alcançando áreas no leste da Bolívia e no norte-noroeste do Paraguai. Atualmente, menos de 1,1 milhão de km^2 ainda é coberto por vegetação nativa, grande parte dela com variados graus de antropismo, sendo a maior parte disso em más condições de conservação, enquanto mais de 925.000 km^2 foram transformados em áreas de agricultura intensiva e outras atividades, tais como pecuária e monocultivos florestais (ver Sano *et al*. 2010, Lahsen *et al*. 2016, Scaramuzza *et al*. 2017, Velazco *et al.* 2019). Devido a isso, a vegetação nativa do Cerrado encontra-se entre as mais modificadas e ameaçadas por ações antrópicas, o que, há mais de um quarto de século, levou o bioma como um todo a ser considerado como um *hotspot* mundial para conservação da biodiversidade (Mittermeier *et al*. 1998, 2004, 2011, Myers *et al*. 2000).

O Cerrado ocupa a posição central na América do Sul, ocorrendo desde 2° até 24° de latitude Sul e de 41° a 60° de longitude Oeste, ocupando assim uma amplitude geográfica de cerca de 22° de latitude e 19° de longitude. Com isso, interage consideravelmente com biomas vizinhos e com eles compartilha espécies sujeitas à condições climáticas regionais distintas. Assim, o Cerrado avizinha-se com a úmida Amazônia pelo norte, noroeste e oeste e com a também úmida Mata Atlântica em parte do leste, sul e sudeste. Nas bordas da depressão pantaneira, ao sul e sudoeste, o contato se dá com o Pantanal e, também pelo leste e nordeste, o contato se dá com as formações secas da Caatinga. Com altitudes variando entre menos de 300 metros a mais de 1.600 metros, a distribuição do Cerrado é altamente coincidente com o planalto central brasileiro e reúne importantes tributários das três maiores bacias da América do Sul: Amazônica, Prata/Paraguai e São Francisco. Das 12 grandes bacias hidrográficas brasileiras (Amazônica, Tocantins-Araguaia, Atlântico-Nordeste-Ocidental, Parnaíba, São Francisco, Atlântico-Leste, Paraná, Paraguai ("Prata/Paraguai"), Atlântico-Nordeste-Oriental, Atlântico-Sudeste, Uruguai e Atlântico-Sul), o bioma contribui com recursos hídricos superficiais para oito delas - não fazem contato direto com o bioma apenas as quatro últimas (Lima & Silva 2007, 2008).

Ao longo de um eixo imaginário cruzando o Cerrado em um sentido nordeste-sudoeste ocorrem enclaves disjuntos de florestas estacionais (Hueck 1972, Prado & Gibbs 1993, Pennington *et al*. 2000, Caetano *et al*. 2008, Werneck *et al.* 2011, Mogni *et al*. 2015). Esses enclaves de matas semideciduais e deciduais, regionalmente conhecidas como matas secas, têm sido considerados relíquias de um corredor florestal que, em outros tempos geológicos, foi ocupado por estes e por outros tipos de vegetação florestal, conectando as florestas do bioma Caatinga com as florestas do Chaco (Prado & Gibbs 1993, Caetano *et al*. 2008, Werneck *et al*. 2011). Em outro eixo imaginário, no sentido noroeste-sudeste o Cerrado é ocupado por florestas ribeirinhas, as quais conectam as florestas úmidas dos biomas Amazônia e Mata Atlântica (Hueck 1972, Oliveira-Filho & Ratter 1995, Méio *et al*. 2003). Parte da flora dessas duas regiões penetra o bioma através de formações florestais, como as matas ciliares e matas de galeria e contribuem com muitos táxons para a enorme riqueza de sua flora (Ribeiro & Walter 2008, Mendonça *et al*. 2008, BFG 2015, Flora e Funga do Brasil 2022).

Quadro 1. O bioma Cerrado

*O **Cerrado** se caracteriza por suas savanas e campos, mas também possui formações florestais úmidas e secas. O fato deste bioma conter tão diferentes formações vegetais tem sido fonte de permanente confusão e de interpretações controversas, no Brasil e fora dele, sobre a ocupação de savanas, de campos e de florestas no bioma. Por conseguinte, devemos destacar que o conceito de bioma aqui adotado é o ortodoxo, qual seja, o conceito ecológico original que foi pensado e proposto pelo ecólogo norte-americano Frederic Edward Clements (Clements 1936) e que foi conceituado formalmente em Clements & Shelfford (1939), isto é: um grande biossistema regional ou subcontinental, onde coexistem fauna e flora, que se caracteriza por um tipo principal de vegetação e que é submetido a um clima determinante. Portanto, considerando o bioma em particular, coexistem diferentes tipos e formas de vegetação, embora savanas predominem de modo inconteste.*

Assim, não seguimos interpretações reducionistas posteriores, academicamente aceitáveis pela dificuldade de se estudar Biologia na escala holística do bioma Clementsiano (ver Whittaker 1975, Walter 1986, Walter 2006), especialmente algumas interpretações bastante heterodoxas como a sugerida por Coutinho (2006, 2016) e outros autores, cujo conceito de bioma praticamente se confunde com o clássico conceito vegetacional "formação", definido pelo naturalista alemão August Grisebach em 1872, ou mesmo outras interpretações diversas, algumas recentes, cujo foco do conceito recai na geomorfologia (Navarro et al. 2023). Sobre o reducionismo, ele se revela quando, além da uniformidade do clima (fator que define o conceito Clementsiano clássico onde coexistem flora e fauna específicos, e mesmo endêmicos), se insere uma inexata e desnecessária uniformidade fitofisionômica e até edáfica. Não foi o que Clements ecologicamente preconizou. Ao reduzir sua amplitude original, o termo bioma deixa de ser ecológico e se transforma em mais um confuso termo vegetacional ou até fitogeográfico. Para ficar claro, tratamos aqui do que Coutinho (2016) e outros autores geralmente interpretam sob o termo domínio (p.ex. Ab'Sáber 2003), enquanto outros sob província (vegetacional, biogeográfica) (p.ex. Eiten 1972, Cabrera & Willink 1980).

A vegetação do bioma Cerrado, portanto, além das savanas que o caracterizam, compõe-se de formações florestais e campestres e ocorre sobre diferentes tipos de solo (Ribeiro & Walter 1998, 2008, Bueno *et al*. 2018). As formações savânicas ocorrem em terrenos planos ou de baixa declividade, sobre solos derivados de rochas básicas altamente intemperizados e de baixa fertilidade (para plantas cultivadas), embora possam apresentar quantidades suficientes de micro-nutrientes para os quais as espécies nativas estão bem adaptadas (Haridasan 2008). Solos originários de arenitos e de quartzitos são geralmente pobres em nutrientes e matéria orgânica, são porosos e friáveis, o que os tornam consideravelmente susceptíveis a erosão. Outro tipo de material original são as crostas lateríticas ferruginosas que, misturadas com os derivados de quartzitos, formam os solos arenosos-argilosos, pobres em nutrientes e ricos em óxidos de ferro (Reatto *et al*. 2008). Por outro lado, as formações florestais ocorrem em solos mais ricos em nutrientes, embora frequentemente mais ácidos. Como já mencionado, essas florestas podem estar associadas (matas de galeria e ciliares) ou não (matas secas e cerradão) aos cursos d'água (linhas de drenagem). As duas últimas, ocorrem sobre solos bem drenados, de média a alta fertilidade (Oliveira-Filho & Ratter 2002) e derivados de rochas alcalinas como basalto ou gabros e, às vezes, algumas formas de gnaisse ou micaxisto (Malheiros 2016).

Quadro 2. Solos do Cerrado

Com frequência se considera que a alta fitotoxicidade relacionada ao alumínio e a baixa fertilidade do solo representam fatores limitantes ao crescimento de plantas, o que no Cerrado é um olhar com fortíssimo viés oriundo da experiência com espécies agrícolas ou espécies exóticas em geral. Entretanto, para a flora nativa, diversos mecanismos adaptativos como dimorfismo radicular, transpiração noturna, reabsorção de nutrientes de folhas senescentes, reciclagem de nutrientes da serapilheira e associações entre raízes e micorrizas, tornam essas plantas consideravelmente eficientes no uso dos nutrientes disponíveis (Haridasan 2008), ou seja; por adaptações evolutivas, o solo e o ambiente suprem suas necessidades fisiológicas por nutrientes.

Ao contrário das plantas cultivadas, ou plantas oriundas de outras regiões do planeta, o crescimento e a reprodução da maioria das espécies nativas ocorrentes em solos ácidos parecem não ser afetados pela toxicidade imposta pelo alumínio. Espécies das famílias Vochysiaceae (gêneros Callisthene, Qualea e Vochysia) e Melastomataceae (Miconia, Pleroma e Tibouchina), por exemplo, ao invés de limitarem a absorção do alumínio, o absorvem e acumulam em grandes quantidades nos seus tecidos. Essa parece ser uma estratégia bem sucedida, visto que essas poucas espécies acumuladoras de alumínio (p.ex. Callisthene fasciculata, Miconia albicans, Qualea grandiflora, Vochysia thyrsoidea) são representadas por grande número de indivíduos nas comunidades vegetais do bioma (Haridasan 2008).

Devido a ampla distribuição territorial do Cerrado em latitude, longitude e altitude, parâmetros climáticos tais como pluviosidade, temperatura e umidade relativa (anual e mensal) são bastante variáveis. O que destacamos é a característica principal do bioma de apresentar dois períodos (estações) bem marcados com relação às chuvas: um período ou estação seca, em torno de cinco a seis meses (geralmente de abril a setembro), alternado por outro período ou estação chuvosa, também com cinco a seis meses anuais (geralmente de outubro a março), variando anualmente entre anos mais ou menos chuvosos (ou mais ou menos secos), cuja variação é afetada por eventos globais como o El Niño e La Niña (Marcuzzo & Romero 2013, Correia Filho *et al.* 2021). Em termos de pluviosidade, a porção leste/nordeste do Cerrado, mais próxima do bioma Caatinga, pode apresentar em alguns anos valores médios anuais abaixo de 900mm. Por outro lado, sua porção noroeste, que forma um largo ecótono com o bioma Amazônia, pode apresentar pluviosidade anual, em alguns locais, acima de 2.000mm anuais. A pluviosidade média do bioma se encontra em torno de 1.400 a 1.600mm, o que o caracteriza como um bioma de savanas úmidas (Silva *et al*. 2008). A frequência de veranicos – que representam períodos de 15 ou mais dias sem chuva durante a estação chuvosa – é maior na porção leste do que na oeste (Silva *et al*. 2008). As temperaturas médias anuais variam entre 18 e 21°C, na sua porção mais ao sul, e entre 25 e 27°C na sua porção mais ao norte (Silva *et al*. 2008). A maior parte do clima do Cerrado é classificada como Aw, segundo a classificação de Köppen-Geiger (Peel *et al*. 2007). Entretanto, seu extremo sul é classificado como Cwa, com temperaturas abaixo dos 18°C durante o inverno (Eiten 1972, Silva *et al*. 2008).

Já foi aqui bastante referido que o bioma comporta um mosaico de vegetações que inclui formações florestais, savânicas e campestres, onde cerca de 70% de sua vegetação original era coberta por savanas. As formações vegetacionais originais são determinadas por diversos fatores associados ao tipo e à profundidade do solo, profundidade média do lençol freático ao longo do ano, topografia, frequência e susceptibilidade ao fogo, pastejo, além de questões vinculadas à gênese dessas formações no tempo geológico. Apresentamos uma breve descrição das

fitofisionomias florestais (Quadro 3) e campestres (Quadro 4) do Cerrado, embora, dentro da proposta do presente artigo, nossa ênfase sejam as formações savânicas deste bioma (Figura 1).

3.3.1. FORMAÇÕES SAVÂNICAS DO CERRADO

Segundo Ribeiro & Walter (2008), as formações savânicas do Cerrado englobam quatro dos tipos fitofisionômicos mais característicos no bioma: cerrado sentido restrito, parque de cerrado, palmeiral e vereda. Com as demais savanas, o cerrado sentido restrito caracteriza-se pela presença de um componente herbáceo-graminoso contínuo e um componente arbustivo-arbóreo distribuído esparsamente em diferentes densidades, cuja cobertura arbórea não impede a formação de um riquíssimo componente rasteiro, sub-arbustivo-herbáceo. No parque de cerrado, a ocorrência de árvores se concentra em locais específicos do terreno, como "ilhas" em meio à trechos campestres. O palmeiral ocorre tanto em áreas bem drenadas quanto em mal drenadas, com algumas espécies da família Arecaceae se tornando monodominantes na paisagem. A vereda caracteriza-se pela presença da palmeira arbórea buriti, mas esta ocorre em menor densidade que em um palmeiral e é circundada por um estrato arbustivo-herbáceo composto por diferentes espécies de arbustos grossos e arvoretas. O parque de cerrado e a vereda são complexos vegetacionais que contém trechos arborizados e trechos tipicamente campestres.

Quadro 3. Formações florestais do Cerrado

No âmbito do Cerrado, quatro fitofisionomias florestais são reconhecidas: ***matas de galeria***, ***matas ciliares***, ***matas secas*** *e* ***cerradão*** *(Ribeiro & Walter 1998, 2008), cada qual com estrutura e florística própria. Cada uma tem sua distribuição associada à hidrografia e ao solo, podendo ser diferenciadas em:*

(i) florestas associadas a cursos d'água, que podem ocorrer em solos bem ou mal drenados, geralmente ricos em nutrientes, que são as matas de galeria e as matas ciliares que, em contexto mais amplo, são consideradas como florestas ripárias ou ribeirinhas; e

(ii) florestas não associadas a cursos d'água, que são as matas secas e o cerradão, que ocorrem somente em solos bem drenados.

As ***matas de galeria*** *acompanham córregos e rios de pequeno porte, cujas copas cobrem o curso d'água, formando um corredor essencialmente fechado. São sempre-verdes, mesmo na estação seca, e quase sempre circundadas por formações abertas, não florestais, como savanas ou campos. Com altura média das copas entre 20 e 30m, a umidade do sub-bosque é elevada mesmo durante a seca, ocorrendo diversas epífitas. Tais matas podem ser inundáveis ou não-inundáveis. Pela ausência de uma análise mais atual, registramos que Felfili (1995) e Felfili et al. (2001) destacaram que as matas de galeria desempenham funções importantes na proteção dos recursos hídricos e edáficos do bioma e poderiam ocupar cerca de 5% de sua área, contribuindo com algo em torno de 20% da sua riqueza florística. Porém, após mais de duas décadas de grandes avanços no conhecimento florístico do bioma (Mendonça et al. 2008, BFG 2015, Flora e Funga do Brasil 2022), estes números se fragilizaram e necessitam atualização.*

Já as ***matas ciliares*** *ocorrem nas margens de rios de médio e grande porte e as copas das árvores não se tocam entre as margens do rio, como nas matas de galeria. A vegetação pode apresentar transição para outras fitofisionomias florestais, como matas de galeria, matas secas e cerradão. Sua florística difere daquelas e apresenta espécies caducifólias. As árvores são predominantemente eretas, copas entre 20 e 25 metros e árvores emergentes podem atingir 30 metros ou mais de altura. Desempenham importantes funções como filtração de sedimentos e nutrientes, controle de temperatura nos ecossistemas aquáticos, de erosão e de aporte de nutrientes (Durigan & Silveira 1999, Naiman et al. 2010). Não há estimativas confiáveis sobre o quanto ocupam no bioma, assim como as demais florestas do bioma.*

Quadro 3. Formações florestais do Cerrado (*continuação*)

Matas secas *ocorrem nos interflúvios, geralmente em solos de média a alta fertilidade. Conforme a frequência de espécies decíduas, podem ser categorizadas em sempre-verdes, semidecíduas e decíduas. A copa varia entre 15 e 25 metros, com emergentes de 30 ou mais metros de altura. O denso dossel formado na estação chuvosa limita a presença de arbustivas e herbáceas, enquanto sua redução durante a estação seca restringe a presença de epífitas, apesar de existirem diversas epífitas adaptadas às suas variações sazonais. Matas secas decíduas podem apresentar características xeromórficas, com a presença de Cactaceae e laços florísticos com vegetações da Caatinga (Ratter et al. 1978, Prado & Gibbs 1993). Apesar destas florestas serem menos ricas e diversas que outras fitofisionomias florestais do Cerrado (Nascimento et al. 2004, Felfili et al. 2007), sua composição é muito peculiar, contribuindo assim para a riqueza florística do bioma (Pereira et al. 2011).*

O ***cerradão****, por sua vez, também não está associado a cursos d'água, sendo caracterizado pela presença de espécies tanto de outras formações florestais quanto savânicas. Pela presença de espécies savânicas e sob mudanças ambientais associadas ao histórico de fogo e deposição de nitrogênio (ambiente mesotrófico), sugere-se que o cerradão possa ser oriundo sucessional do cerrado sentido restrito (Durigan & Ratter 2006, Bueno et al. 2018). Espécies esclerófilas são frequentes, a copa das árvores varia entre 8 a 15 metros e sua cobertura permite a presença de arbustos e ervas no sub-bosque. Em geral, seus solos são profundos, drenados, ligeiramente ácidos, de média ou baixa fertilidade. De acordo com a fertilidade do solo, o cerradão pode ser distrófico (quando em solos pobres em nutrientes) ou mesotrófico (quando em solos medianos, ou menos pobres) (Ratter et al. 2003, 2006). O cerradão mesotrófico geralmente ocorre em trechos intercalados entre solos de fertilidade baixa (formações savânicas e o cerradão distrófico) e solos de fertilidade média ou alta, onde ocorrem as matas secas (Ratter et al. 1978, Bueno et al. 2018).*

Cerrado sentido restrito (sensu stricto)

Esta é a fitofisionomia mais comum e representativa do bioma Cerrado, cobrindo, juntamente com as demais formações savânicas, em torno de 70% ou mais da extensão do bioma (Eiten, 1984). Como já mencionado neste artigo, essas estimativas de distribuição (cobertura) são imprecisas, dada a complexidade inerente às discussões sobre savanas e seus diferentes conceitos. O cerrado sentido restrito caracteriza-se pela paisagem composta por um estrato herbáceo dominado, em termos de biomassa, por gramíneas e graminóides e um estrato arbóreo-arbustivo variando em cobertura de 5 a 70%. Esta variação na cobertura arbórea define três dos quatro subtipos considerados por Ribeiro & Walter (2008): *ralo* (até 20%), *típico* (até 50%) e *denso* (até 70%), sendo o quarto subtipo, *rupestre*, definido pela presença de rochas em afloramentos (Pereira & Fernandes 2022). Um levantamento nosso baseado no regime foliar de 100 espécies lenhosas muito comuns, citadas por Silva-Junior (2005), revelou que 27% delas são perenes, 63% são decíduas e 10% são semidecíduas, sugerindo que a deciduidade parece ser relativamente frequente nessa fitofisionomia (Tabela 3). No entanto, destaque-se que o cerrado sentido restrito não é uma fitofisionomia decídua, aspecto que, entre outros, o diferencia de fitofisionomias da Caatinga.

Como particularidade muito visível e conhecida, as plantas lenhosas do cerrado sentido restrito apresentam ramos tortuosos e irregulares. Os caules lenhosos geralmente possuem casca espessa e cortiçosa onde são comuns sinais de fogo. As folhas podem ser pilosas, esclerófilas, isto é duras e coriáceas, embora também haja espécies com folhas macias e glabras. Em muitas espécies as folhas podem ser cobertas por tricomas. Em contraste com as espécies florestais, mesmo as de florestas vizinhas, as espécies savânicas em geral apresentam o desenvolvimento de órgãos subterrâneos perenes (os xilopódios) e investimento em raízes profundas logo nos seus primeiros meses de desenvolvimento (Ribeiro *et al.* 2011, Saboya & Borghetti 2012, Loiola *et al.* 2015, Le Stradic *et al.* 2021). Essas características lhes conferem maior tolerância às

condições de estresse, tais como fogo e longos períodos de seca.

Os solos onde a fitofisionomia cerrado sentido restrito ocorre são geralmente profundos, bem drenados, ácidos, com saturação elevada de alumínio e baixa disponibilidade de nutrientes. Latossolos são a classe de solo mais comum, representando cerca de 49% do bioma Cerrado (Reatto *et al*. 2008), sendo particularmente dominantes no cerrado sentido restrito. Neossolos quartzarênicos, as denominadas Areias Quartzosas, são outra importante classe de solo basicamente sob esta fitofisionomia e ocupam em torno de 15% do bioma. Devido às condições estressantes ao desenvolvimento de plantas as comunidades vegetais do cerrado sentido restrito apresentam muitas espécies endêmicas (Ratter *et al*. 2003, BFG 2015).

Parque de cerrado

O parque de cerrado se caracteriza pela presença de plantas lenhosas arbóreas agrupadas em locais específicos do terreno, geralmente em pequenas e discretas elevações, ou em elevações muito conspícuas na forma de montículos conhecidos como murundus, os quais, por sua vez, são entremeados por faixas campestres que fornecem aos locais arborizados um aspecto de ilha. Os murundus geralmente são elevações convexas de 0,1 a 1,5 metros de altura, com diâmetros de até 20 metros, ou mais. Em sistemas de classificação como o de Eiten (1983) são designados como "campos de murunduns" (uma incorreção do termo murundu), que variam em extensão, quantidade e tamanho dos montículos e também variam no tipo de cobertura (arbustivo-arbórea ou campestre) de acordo com a região do bioma onde ocorrem. Sendo assim, a vegetação sobre os murundus pode ser essencialmente savânica ou campestre, exatamente como tratam e separam Ribeiro & Walter (2008). A altura média das árvores nas "ilhas" pode variar entre 3 a 6 metros, embora em regiões onde as elevações não são perceptíveis, as árvores podem alcançar alturas maiores. Considerando um trecho da paisagem com os agrupamentos arbóreos e as depressões campestres entre eles, a cobertura arbórea do trecho varia de 5 a 20%. Considerando apenas os agrupamentos arbóreo-arbustivos das "ilhas", a cobertura sobe para 50 a 70%, mas praticamente inexiste nas depressões. Nestas, o solo pode ser inundado durante a estação chuvosa. A flora do parque do cerrado é similar à do cerrado sentido restrito, mas com a presença preferencial de espécies que toleram alguma saturação da água no solo (Tabela 3). Nas depressões campestres inundáveis predominam espécies herbáceas, com destaque para as graminóides (Poaceae, Cyperaceae, Xiridaceae, Orchidaceae etc.).

Palmeiral

Esta fitofisionomia é caracterizada pela presença quase exclusiva de uma espécie da família Arecaceae, que reúne e trata das palmeiras; por isso o termo Palmeiral. Os palmeirais que ocorrem em solos bem drenados geralmente estão localizados nos interflúvios. Nessas condições, os palmeirais são constituídos predominantemente por *Acrocomia aculeata* (caracterizando o macaubal), por *Syagrus oleracea* (guerobal) ou, o mais importante deles, por *Attalea speciosa* (o babaçual). Em solos mal drenados, como em fundos de vales e áreas brejosas, os palmeirais são dominados por *Mauritia flexuosa* (buritizal; Tabela 3), que muitas vezes são incorretamente classificados como vereda. No entanto, como veremos adiante, a vereda possui um sub-bosque com diferentes espécies, associado a um faixa campestre em seu entorno. Em trechos úmidos também podem estar presentes outras espécies de palmeiras, especialmente *Mauritiella armata* (buritirana), mas esta não chega a caracterizar um subtipo de Palmeiral.

Tabela 3. Características gerais das fitofisionomias savânicas do bioma Cerrado.

Fisionomia	Particularidades	Características dos solos	Ocorrência de fogo	Ocorrência de alagamento	Árvores e arbustos comuns
Cerrado sentido restrito (*sensu stricto)*	Fisionomia mais comum e representativa do bioma, não associada a corpos d`água. Árvores e arbustos esparsos o suficiente para o desenvolvimento do componente herbáceo-graminoso. Apresenta sub-tipos conforme cobertura arbórea, frequência de fogo e fatores edáficos.	Latossolo vermelho ou amarelo em geral bem drenado. Neossolo quartzarênico.	Frequência de queimadas entre 1 a 5,5 anos.	Não sujeito a alagamento.	*Bowdichia virgilioides, Connarus suberosus, Didymopanax vinosus, Dimorphandra mollis, Handroanthus ochraceus, Hymenaea stigonocarpa, Kielmeyera coriacea, Lafoensia pacari, Qualea grandiflora, Q. parviflora, Tabebuia aurea*. Em ambientes rupestres ocorrem *Chamaecrista orbiculata*, *Davilla elliptica*, *Lychnophora ericoides*, *Miconia albicans*, *Mimosa claussenii*, *Norantea guianensis*, *Schwartzia adamantium*, *Pouteria ramiflora*, *Tibouchina papyrus*, *Wunderlichia crulsiana, W. mirabilis*
Parque de cerrado	Árvores e arbustos se agrupam sobre elevações do terreno (murundus ou não), cujo entorno campestre passa por alagamento sazonal. Flora similar àquela do cerrado *sensu stricto.*	Gleisol hidromórfico, plintosol, melhor drenado nos murundus que nas depressões adjacentes.	Sujeito a queimadas.	Sujeito ao alagamento na estação chuvosa.	*Andira cuyabensis, Caryocar brasiliense, Curatella americana, Dipteryx alata, Eriotheca gracilipes, Qualea grandiflora, Q. parviflora.*
Palmeiral	Caracterizado pela presença quase exclusiva de um tipo de palmeira, distribuída sobre uma camada graminosa com raras ou ausentes eudicotiledôneas lenhosas. A cobertura arbórea varia entre 30 a 60%.	Ocorrem em solos hidromórficos tanto mal quanto bem drenados.	Sujeito a queimadas.	Sujeito ao alagamento na estação chuvosa, a depender do sub-tipo.	*Acrocomia aculeata ou Syagrus oleracea* ou *Attalea speciosa*, dependendo do subtipo. *Mauritia flexuosa* em solos mal drenados.
Vereda	Caracterizado pela predominância da palmeira *Mauritia flexuosa* que emerge entre espécies herbáceas e arbustivas nas porções mais baixas do terreno. As palmeiras geram uma cobertura arbórea entre 5 e 10%, circundadas por trechos campestres.	Solos hidromórficos geralmente saturados ao longo do ano.	Sujeito a queimadas.	Esporadicamente a permanentemente alagado a depender da topografia.	*Mauritia flexuosa, Calophyllum brasiliense, Cecropia pachystachya, Guarea macrophylla, Ilex affinis, Miconia theaezans.*

Vereda

Essa fitofisionomia ocorre em terrenos com lençol freático alto, ou solos rasos, e é caracterizada pela presença do buriti (*Mauritia flexuosa*), emergindo entre espécies lenhosas e herbáceas no fundo das linhas de drenagem (Tabela 3). Por questões de conservação e legislação ambiental, especialmente de áreas úmidas, autores como Moreira *et al*. (2015) defendem o conceito de vereda sem que haja o buriti, tendo por base a composição florística similar de trechos analisados em Mato Grosso do Sul, com e sem essa espécie. Não obstante, no conceito clássico, veredas são paisagens complexas circundadas por campos típicos, basicamente úmidos (sejam campos limpos ou sujos), com os buritis adultos possuindo altura média de 12 a 15m, formando cobertura arbórea não superior a 10% (considerando toda a paisagem). Devido à topografia e drenagem do solo, três zonas distintas podem ser identificadas: "borda", local de solo mais seco em trecho campestre, sendo sazonalmente pantanosa na estação chuvosa, geralmente coberta por gramíneas e graminóides, plantas herbáceas e com arbustos-arvoretas esporádicos; "meio", local com solo medianamente úmido, tipicamente campestre, que pode conter um brejo graminoso permanentemente alagado e com populações adensadas de algumas espécies de arbustos, eventualmente até agrupamentos de buritis jovens; e "fundo", onde o solo é saturado com água, brejoso, onde ocorrem os buritis (adultos e jovens), além de muitas espécies de arbustos e arvoretas que podem ser adensados (Araújo *et al*. 2002, Munhoz *et al*. 2011). As veredas geralmente ocupam linhas de drenagem ainda mal definidas, sendo comum estarem próximas às nascentes de córregos e riachos e nas cabeceiras das matas de galeria, ainda que possam ocorrer por muitos quilômetros em regiões essencialmente planas. Supõe-se que essa fitofisionomia seja um dos estádios para a formação ou expansão das matas de galeria, sendo temporalmente substituída por espécies florestais com o rebaixamento do lençol freático (Ribeiro & Walter 2008, Munhoz *et al*. 2011).



Figura 2. Fitofisionomias savânicas do bioma Cerrado: (A) cerrado sentido restrito, (B) Parque de cerrado, (C) Palmeiral, (D) Vereda. (Imagens dos autores)

Quadro 4. Formações campestres do Cerrado

As formações campestres do bioma englobam três tipos fitofisionômicos principais (Ribeiro & Walter 2008): ***campo sujo****,* ***campo limpo*** *e* ***campo rupestre****.*

O ***campo sujo*** *caracteriza-se pela presença evidente de arbustos e subarbustos entremeados no dominante estrato herbáceo. É coberto por gramíneas e plantas herbáceas, mas há arbustos e subarbustos conspícuos e distribuídos esparsamente sobre a cobertura graminosa, até com arvoretas isoladas. O componente lenhoso frequentemente consiste em indivíduos menos desenvolvidos de espécies que também ocorrem nas savanas, em particular no cerrado sentido restrito.*

No ***campo limpo*** *a presença de arbustos e subarbustos é praticamente inexistente e a paisagem compõe-se basicamente de gramíneas e graminóides. Predominantemente coberto por esses graminóides e diversas outras espécies herbáceas, plantas lenhosas clássicas são raras ou ausentes. Pode ser encontrado em encostas, em platôs e nas bordas das veredas e de matas de galeria. O campo sujo e o campo limpo podem ser classificados em três subtipos cada: "seco" e "úmido", dependendo da profundidade do lençol freático ao longo do ano; e "com murundus", se o trecho apresenta tais elevações (ver parque de cerrado).*

O terceiro tipo fitofisionômico, ***campo rupestre****, possui trechos com estrutura similar aos campos sujo e limpo, diferenciando-se tanto pelo substrato, composto por solos rasos e afloramentos de rocha, quanto pela composição florística, que inclui muitas espécies endêmicas. Predominantemente herbáceo-arbustivo, é uma vegetação associada a afloramentos quartzíticos, areníticos ou ferríferos (Rapini et al. 2008; Carmo & Jacobi 2013; Fidalski 2013; Morellato & Silveira 2018; Fernandes-Filho et al. 2022; Pereira & Fernandes 2022). As plantas lenhosas de trechos de campo rupestre raramente atingem mais de dois metros de altura. Tal fitofisionomia geralmente ocorre em altitudes acima de 900m, em solos ácidos, pobres em nutrientes e, em geral, com baixo conteúdo de água. É devido a essas peculiaridades que o campo rupestre se caracteriza por apresentar consideráveis taxas de endemismo (Belo et al. 2013; Silveira et al. 2016) e muitas espécies que ocorrem nessa vegetação apresentam características xeromórficas, como folhas pequenas, grossas e coriáceas. Campo rupestre é uma vegetação complexa, com diferenciadas interpretações, e isso está discutido em mais detalhes no Quadro 5.*

Quadro 5. Campo rupestre

*O nome "****campo rupestre****" tem sido objeto de bastante controvérsia, com definições e circunscrições bastante diversas, mais restritivas (campo rupestre sensu stricto) ou amplas (campo rupestre sensu lato) e muitas conflitantes (ver Walter 2006; Morellato & Silveira 2018; Miola et al. 2020). Muitos autores o tratam apenas como uma das fitofisionomias campestres do bioma Cerrado, a exemplo de Ribeiro & Walter (2008) - e que serviu de base para o presente artigo - até autores com um olhar em escala de paisagem, de formação e até mesmo de um bioma. Miola et al. (2020), por exemplo, recentemente propuseram a elevação dessa "vegetação" ao nível de bioma, o que é uma proposta antes sugerida por pesquisadores da escola anglo-paulista (exemplos em Giulietti et al. 1987; Stannard 1995; Pirani et al. 2003; Zappi et al. 2003; Colli-Silva et al. 2019), justificando pela necessidade de "...melhorar a comunicação entre os cientistas e [para] consolidar o uso do termo campo rupestre na literatura ecológica e evolutiva, ... [no mesmo caso] de ecossistemas análogos como kwongan, fynbos, páramos e tepuis". Atualmente, ainda não está claro se esta proposta será aceita de forma generalizada, ainda mais considerando a visão ecológica original, ortodoxa do conceito de bioma (ver Quadro 1), embora ela já conste de artigos recentes (p.ex. Zappi et al. 2019; Fernandes-Filho et al. 2022; Overbeck et al. 2022).*

Paisagens e fitofisionomias similares ao campo rupestre, no sentido de Ribeiro & Walter (2008), não são exclusivas do bioma Cerrado (ver Pires & Prance 1985; Alves & Kolbek 2010; Viana et al. 2016; Miola et al. 2020; Zappi et al. 2022), do Brasil (Caiafa & Silva 2005; Bochorny et al. 2022) ou da América do Sul (Mucina 2018a, 2018b). No Brasil, fitofisionomias similares também ocorrem na Mata Atlântica, na Amazônia, na Caatinga e no Pantanal, igualmente com florística muito rica e repleta de endemismos. Em outras regiões do país elas recebem nomes como campos de altitude, refúgios vegetacionais, campos de quartzito, canga e outros (ver Caiafa & Silva, 2005 e Overbeck et al. 2022). Além da América do Sul, Mucina (2018b) analisou trechos com vegetações similares na Austrália e na África, concluindo que "campo rupestre" em sentido amplo (intercontinental) é uma vegetação azonal mantida pelos baixos teores de nutrientes no solo. Recentemente, Bochorny et al. (2022) analisaram linhagens de espécies da tribo Cambessedesieae (Melastomataceae) entre campos de altitude (basicamente na Mata Atlântica) e campos rupestres (basicamente no Cerrado e na Caatinga) e concluíram que linhagens endêmicas de áreas montanhosas, com diferentes histórias geológicas e sob diferentes contextos climáticos e fitogeográficos, podem ter padrões de diversificação semelhantes. Isso traz mais informações a esta discussão, cujas controvérsias ainda deverão persistir por algum tempo.

3.4. PANTANAL

O bioma Pantanal está situado na depressão do alto rio Paraguai (16-20° S e 55-58° W) que se estende da placa cristalina do Brasil central até às bases geologicamente mais jovens dos Andes. O Pantanal cobre cerca de 160.000 km², dos quais 140.000 km² ocorrem no Brasil, 15.000 km² na Bolívia, e 5.000 km² no Paraguai (Junk *et al*. 2006). Entretanto, conforme tratado anteriormente, fitofisionomias savânicas e campestres cobririam cerca de 84.800 km² deste bioma. A maior parte do Pantanal ocorre sobre sedimentos Pliocênicos-Pleistocênicos de origem fluvial ou lacustre, sendo em parte laterítico e consolidado (Ab'Sáber 2006). Os solos são arenosos e ácidos com conteúdo de argila variável e em geral alta concentração de alumínio (Amaral-Filho 1986).

Assim como o Cerrado, o clima é Aw de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel *et al*. 2007), com uma pronunciada estação seca de maio a setembro. A precipitação anual varia de aproximadamente 1.250mm, no norte do bioma, até cerca de 1.000 mm no sul (Nunes da Cunha & Junk 2015). Próximo a Cuiabá, em Mato Grosso, as temperaturas médias mensais variam de acima de 27°C em dezembro a 21,4°C em julho (Nunes da Cunha & Junk 2015).

Secas e alagamentos representam fases sazonais que constituem a dinâmica hidrológica do Pantanal (Alho & Gonçalves 2005). Durante o período das chuvas, que ocorrem mais no norte do bioma, os corpos d'água se alargam cobrindo a região até atingir seu máximo, de maneira que os alagamentos coincidem com o período chuvoso. Entretanto, devido à baixa declividade do Pantanal, o alagamento de sua porção sul apresenta uma defasagem de até três meses em relação ao período chuvoso registrado (Junk *et al*. 2006). Durante a estação seca, em contrapartida, as savanas do Pantanal se tornam tão inflamáveis quanto as do Cerrado.

Uma revisão sobre o estado do conhecimento da flora e dos principais tipos de vegetação do Pantanal brasileiro foi apresentada por Pott *et al.* (2011), cuja flora da planície inundável foi contabilizada em aproximadamente 2.000 espécies. A vegetação, por sua vez, é um mosaico de áreas aquáticas, campos inundáveis, savanas, florestas ripárias, cerradão e floresta decidual. Para a porção brasileira do Pantanal, esses autores indicaram em torno de 57.200 km² de áreas essencialmente savânicas, baseado em Silva *et al*. (2007).

Diferentes unidades de paisagens (veja Nunes da Cunha *et al*. 2007), também referenciadas como macrohabitats, constituem o mosaico de tipos vegetacionais no Pantanal, sendo que uma nova classificação dos macrohabitats foi apresentada posteriormente, estando de acordo com a Classificação Brasileira das Áreas Úmidas (Junk *et al*. 2015, Nunes da Cunha & Junk 2015). Por esta proposta, os macrohabitats podem ser organizados em seis unidades funcionais que diferem quanto ao período de alagamento (Tabela 4). Áreas sujeitas à ação antrópica foram incorporadas na sexta unidade, cujo critério unificante é o fato de representarem áreas modificadas pela ação humana, tanto por povos originários como pela expansão urbana e rural recentes, independentemente do comportamento hidrológico.

Espécies herbáceas ocorrem ao longo de todo o gradiente de macrohabitats, desde o permanentemente alagado até o permanentemente seco. Na zona de transição aquático-terrestre, as plantas terrestres morrem quando inundadas, mas as sementes sobrevivem ao período de alagamento. Existe um rico banco de sementes que pode ser ativado quando o substrato seca novamente, e a

germinação e o crescimento inicial parecem estar associados ao começo da próxima estação chuvosa (Oliveira *et al*. 2015).

Uma análise com 86 espécies lenhosas ocorrentes ao longo do gradiente de inundação revelou que 26 delas foram restritas aos habitats terrestres e apenas quatro aos habitats sujeitos a longos períodos de alagamento, sugerindo ser pequeno o número de espécies lenhosas adaptadas a alagamentos de longo prazo (Nunes da Cunha *et al*. 2007). Contudo, grande parte das espécies mostraram uma grande amplitude e ocorriam tanto em áreas não sujeitas a alagamento regular quanto em áreas sujeitas a curtos períodos de alagamento (Nunes da Cunha *et al*. 2007). São poucas as espécies lenhosas endêmicas nativas do Pantanal, porém uma consulta à Flora e Funga do Brasil (2022) revelou 52 espécies (55 táxons), pertencentes a 24 famílias de Angiospermas, número que inclui espécies arbustivo-herbáceas. São elas (indicados gêneros e algumas espécies de savanas e campos, pertencentes a esses 55 táxons): Acanthaceae (*Stachyacanthus riedelianus*); Amaranthaceae (*Gomphrena centrota*); Apocynaceae (*Oxypetalum parviflorum*); Araceae (p.ex. *Xanthosoma pottii*); Arecaceae (*Acrocomia corumbaensis*); Asteraceae (5 gêneros; p.ex. *Praxeliopsis mattogrossensis*); Bignoniaceae (*Tabebuia nodosa*); Boraginaceae (2 gêneros); Bromeliaceae (p.ex. *Dyckia excelsa*); Cactaceae (*Cleistocactus baumannii*); Cleomaceae (*Tarenaya*); Convolvulaceae (p.ex. *Ipomoea pantanalensis*); Cucurbitaceae (*Cyclanthera*); Eriocaulaceae (2 gêneros; p.ex. *Paepalanthus sedoides*); Euphorbiaceae (3 gêneros, 5 espécies; p.ex. *Croton corumbensis*); Fabaceae (5 gêneros, 11 espécies; p.ex. *Stylosanthes maracajuensis*); Malpighiaceae (3 gêneros; p.ex. *Heteropterys corumbensis*); Malvaceae (3 gêneros, 6 espécies); Moraceae (*Ficus*); Nymphaeaceae (*Nymphaea*); Passifloraceae (*Passiflora pottiae*); Poaceae (3 gêneros; p.ex. *Eragrostis orthoclada*); Portulacaceae (*Portulaca hoehnei*) e Sapindaceae (2 gêneros). *Stachyacanthus* é um gênero endêmico do Pantanal, só conhecido pela espécie herbácea *S. riedelianus*, de Mato Grosso do Sul (Chagas & Costa-Lima 2022). A maior parte das espécies deste bioma são migrantes do vizinho Cerrado e, em particular, as espécies tolerantes às condições secas e inundáveis do Pantanal são típicas das matas de galeria do Cerrado (Pott *et al.* 2011). Essas características enfatizam que Pantanal e Cerrado possuem vínculos estreitos e, segundo Silva-Souza *et al*. (2022), embora a vegetação pantaneira seja dominada pelas mesmas espécies importantes do Cerrado (p.ex. *Aspidosperma macrocarpon*, *Brosimum gaudichaudii*, *Caryocar brasiliense*, *Hymenaea stigonocarpa* etc.), o Pantanal possui espécies próprias que não ocorrem no Cerrado (alguns exemplos nas endêmicas acima referidas). Estes autores alertam que a organização espacial de sua flora arbórea poderá sofrer profundo impacto devido ao aquecimento global. Além dos laços com o Cerrado, muitas espécies tolerantes ao alagamento no Pantanal também são encontradas nas formações inundáveis da Amazônia. Outras são imigrantes oriundas do Chaco (Pott & Pott 1994, Junk *et al*. 2006), compartilhadas por estes biomas, como a palmeira *Copernicia alba*, o carandá, que chega a formar populações monodominantes no sul do Pantanal (Pott *et al.* 2011), formando os denominados “carandazais”.

Tabela 4. O bioma Pantanal e seus macrohabitats.

Unidade funcional	Caracerísticas gerais	Sub-classes / macrohabitats / particularidades	Frequência de alagamento	Frequência de fogo
Áreas permanentemente aquáticas	Representado pelos canais dos rios e lagos permanentes, lagoas e corpos d`água com conexões com rios.	Habitats aquáticos. Os canais servem primariamente para o fluxo dos rios, refúgio para organismos aquáticos durante a fase seca e deslocamento dos organismos na fase aquática.	Permanentemente alagado.	Não sujeito ao fogo
Áreas periodicamente aquáticas	Áreas que alternam entre períodos secos e alagados, com consequências no ambiente, na flora e fauna. Representado por pequenos canais, linhas de drenagem e áreas sazonalmente cobertas por água.	Maior parte das espécies arbóreas são consideradas terrestres, embora apresentem ajustes para vida aquática periódica. Maior parte do macrohabitats é ocupado por macrófitas aquáticas durante o alagamento, e por gramíneas e herbáceas terrestres durante a fase seca.	Permanentemente a sazonalmente alagado.	Sujeito ao fogo nos anos mais secos.
Áreas periodicamente terrestres	Essas áreas são divididas em sub-classes a depender do grau e características da cobertura vegetal. De forma geral as sub-classes representam um gradiente de crescente cobertura vegetal.	Áreas com pouca ou nenhuma vegetação, macrohabitats representados pelas praias arenosas.		
		Áreas cobertas por gramíneas e herbáceas, os campos, que ocorrem ao longo do gradiente de alagamento. Além da duração do alagamento, a textura do solo e flutuação da lâmina de água determinam a dominância das espécies conforme os ciclos de chuva e seca.	Alagamento pode durar de menos de 3 a mais de 6 meses.	Sujeito ao fogo.
		Áreas cobertas por herbáceas, arbustivas e agrupamentos arbóreos; as espécies em geral mostram tolerância a seca e ao alagamento. Rearranjo de espécies pode ocorrer durante extremas secas ou alagamentos, queimadas e ações antrópicas. Entre os macrohabitats ocorrem os campos com murundus cuja elevação é coberta por espécies savânicas, enquanto as depressões são ocupadas por macrófitas durante a fase aquática e herbáceas durante a fase terrestre.	Frequentemente alagado.	Sujeito ao fogo.
		Áreas cobertas por agrupamentos de arbustos e frequentemente dominadas por uma espécies que lhe emprestam o nome. Podem ser relativamente estáveis devido ao denso agrupamento, o que dificulta o ingresso de outras espécies, mas o fogo pode comprometê-las durante os períodos muito secos e parecem atuar com fator de controle desses macrohabitats.	Frequentemente alagado.	Sujeito ao fogo.
		Áreas cobertas por matas poli-específicas inundáveis e associadas aos bancos dos rios e canais. Nas porções mais baixas das chamadas cordilheiras ocorrem arbustos e árvores pioneiras como os gêneros *Alchornea*, *Albizia* e *Sapium*. Nas partes mais altas, sujeitas à eventual inundação ou queima, ocorre mata mais estruturada com os gêneros *Banara, Mabea, Pouteria, Trichilia, Salacia, Zygia*, entre outros. Um tipo peculiar de mata poli-específica é aquela ao longo dos chamados landis, que representam linhas de drenagem, são inundáveis e contam com árvores tolerantes ao alagamento como *Alchornea, Calophyllum*, *Licania*, *Vochysia*, entre outras.	Frequentemente alagado.	Sujeito ao fogo nos anos mais secos.

Unidade funcional	Caracerísticas gerais	Sub-classes / macrohabitats / particularidades	Frequência de alagamento	Frequência de fogo
Áreas periodicamente terrestres	Essas áreas são divididas em sub-classes a depender do grau e características da cobertura vegetal. De forma geral as sub-classes representam um gradiente de crescente cobertura vegetal.	Áreas cobertas por matas mono-específicas que ocorrem nos baixios como resultado de invasões de espécies mono-dominantes. Os cambarazais são formados por *Vochysia divergens*. Tolerante ao alagamento, se expandem durante os períodos super-úmidos, mas podem ser reduzidas por queimadas nos anos muito secos. Os paratudais são formados por *Tabebuia aurea* e camada arbustiva discreta. Os carandazais são dominados por *Copernicia alba*.	Frequentemente alagado.	Sujeito ao fogo nos anos mais secos.
Áreas pantanosas	Áreas permanentemente úmidas ou alagadas por água rasa, dominadas por espécies herbáceas e componente arbóreo dominado por uma espécie.	Caracterizado por uma espécie dominante, formando o Pirizal (*Cyperus giganteus*), o caitezal (*Thalia geniculata* e/ou *Canna glauca*). Um tipo peculiar de pântano são os batumes, que se desenvolvem sobre uma camada flutuante de matéria orgânica e encontrados nos lagos permanentes.	Permanentemente alagado.	Não sujeito ao fogo
		Pântanos formados por herbáceas e palmeiras, e dominado pelo buriti (*Mauritia flexuosa*).	Permanentemente alagado.	Não sujeito ao fogo
Áreas permanentemente terrestres	Cobrem grandes áreas do bioma e diferenciam-se em paleo-sedimentos e afloramentos rochosos. Predominam espécies estritamente terrestres, e também servem de refugio para outras espécies durante o alagamento.	Áreas com predominância de formações florestais que guardam certa semelhança ao cerradão. Gêneros comuns são *Alibertia, Byrsonima, Curatella, Diospyros, Erythroxylum, Qualea e Tocoyena.* Outro macrohabitat é formado por florestas sazonais semi-deciduais, cujos gêneros comuns são *Astronium, Combretum, Tabebuia, Trichilia e Vitex*. Um terceiro tipo é formado por florestas sazonais deciduais, cujos gêneros comuns são *Anadenanthera*, *Astronium, Casearia*, *Cedrela*, *Spondias e Tabebuia.*	Não sujeito a alagamento.	Pode ser sujeito ao fogo.
		Morros (*Inselberge*). Afloramentos rochosos que elevam-se até mais de 100 metros acima da superfície do Pantanal, extendendo-se por dezenas de hectares. São predominantemente cobertos por matas decíduas com características xeromórficas, assim como cactáceas (*Cereus peruvianus*). Gêneros comuns são *Aspidosperma* e *Astronium*.	Não sujeito a alagamento.	Pode ser sujeito ao fogo.
Áreas antropogênicas	Áreas modificadas pela ação humana, tanto por povos originários como pela expansão urbana e rural recentes.	Áreas paleo-antrópicas representadas pelos Capões de Aterro, construídos por povoamentos indígenas há pelo menos 8200 anos acima do nível máximo de alagamento. Alguns gêneros presentes apresentam valor econômico como *Cassia, Ficus, Garcinia, Genipa, Musa* e *Sapindus.*	Não sujeito a alagamento.	Pode ser sujeito ao fogo.
		Fazendas, barragens e drenagens de construção recente que têm mudado o fluxo de água da região. Introdução de espécies exóticas para agropecuária que trazem impactos na camada graminosa herbácea e modificam a dinâmica do Pantanal.	Pode ser sujeito a alagamento conforme topografia.	Pode ser sujeito ao fogo a depender de sua forma de uso.

3.5. CHACO

O vasto platô quaternário conhecido como *Gran Chaco* corresponde a uma região predominantemente subtropical de aproximadamente 1 milhão de km^2, que se estende sobre partes da Bolívia, Paraguai, Argentina e uma pequena porção do Brasil (Bucher 1982, Prado *et al*. 1992, Prado 1993a, 1993b, Pott *et al*. 2011, Walter *et al*. 2018). Previamente definida como uma província fitogeográfica estritamente sul-americana (Prado 1993b), designada *Provincia Chaqueña* por Cabrera & Willink (1980), o bioma Chaco se estende muito pouco no território brasileiro, restrito à região de Porto Murtinho, no Mato Grosso do Sul, e a fitofisionomia predominante é mais florestal do que savânica (Prado *et al*. 1992). Segundo Hueck (1972), a região do Chaco é "...coberta pela mata seca contínua mais extensa da América do Sul".

Nesta região, os invernos são secos e frios, enquanto os verões são úmidos e quentes. Temperaturas congelantes tão baixas quanto -15°C são comuns durante o inverno, mas podem atingir valores próximos aos 40°C durante o verão (Kunst *et al*. 2014). A temperatura média anual varia entre 19 e 24°C (Bucher 1982). A precipitação anual encontra-se em torno de 1.200mm ao longo dos rios Paraguai e Paraná, mas decresce muito na direção oeste, com valores em torno de 450mm na sua porção sudoeste, até valores tão baixos quanto 200 a 300mm na direção sul (Prado 1993a, Kunst *et al*. 2014). Índices de precipitação anual inferiores a 500mm foram indicados por Hueck (1972) entre as principais características do Chaco. Os solos são profundos e estão sobre espessos depósitos sedimentares geralmente pobres em matéria orgânica e, devido ao clima árido, são ricos em minerais primários e sais solúveis (Bucher 1982), sendo frequentemente salgados (Hueck 1972).

A vegetação no Chaco é um mosaico de tipos florestais e savânicos que, segundo Walter (1986), possui um "aspecto de parque, contendo bosques, extensas pradarias ... savanas de palmeiras e pântanos". Predominam formações savânicas abertas, constituídas por cobertura de gramíneas, cactos e bromélias terrestres (Bucher 1982) e, como mencionado, também são encontradas savanas com palmeiras, savanas parque, savanas arbustivas e arbustais halofiticos ("*halophytic scrub*"). As savanas do Chaco cobrem aproximadamente 130.000 km^2 do bioma.

No Chaco Central, dois tipos principais de savanas podem ser encontrados: uma savana de baixa altitude, controlada principalmente por fatores edáficos e outra controlada por queimadas periódicas (Bucher 1982). No Chaco Oeste, a estação seca dura entre 6 e 7 meses e a vegetação dominante é uma floresta xerófila subtropical. Campos graminosos são igualmente encontrados e são determinados por fatores edáficos e por queimadas e têm sido grandemente alterados devido ao ingresso de espécies lenhosas (Bucher 1982). Chaco Sierra e Chaco Austral completam o tradicional olhar que se tem sobre as sub-regiões do Chaco. O Chaco Austral, também conhecido por "Chaco das savanas e campos", tem um relevo plano e pobremente drenado, tornando-o sujeito a alagamentos e representa o ecótono entre o Chaco e o Pampa (Bucher 1982).

Juntamente com as secas e alagamentos, o fogo representa um elemento comum no Chaco (Kunst *et al*. 2014), assim como ocorre na maioria das savanas sul-americanas. O intervalo entre queimadas durante o último século foi estimado entre 3 e 5 anos (Bravo *et al*. 2001). Gramíneas rebrotam rapidamente após queimadas e o fogo tem sido relacionado com um aumento da diversidade

herbácea (Kunst *et al*. 2003). As queimadas intensas e usuais empregadas por povos indígenas nas matas do Chaco provavelmente deram origem aos "*fire grasslands*" ou campos de fogo (Kunst *et al*. 2014).

Espécies lenhosas nativas aparentam ser resistentes ao fogo devido a presença de traços funcionais como casca espessa e cortiçosa, padrões de rebrota, fenologia, entre outros atributos (Bravo 2010, Bravo *et al*. 2012). Duas espécies lenhosas dominantes, de formações florestais, *Aspidosperma quebracho-blanco* e *Schinopsis quebracho-colorado*, são destacadamente resistentes ao fogo no seu estágio maduro e restabelecem estruturas aéreas por rebrota após esse distúrbio (Bravo *et al*. 2012). Entretanto, as sementes de *A. quebracho-blanco* e de outras lenhosas de matas secas parecem não apresentar a mesma tolerância ao fogo que suas estruturas vegetativas, perdendo viabilidade após choques térmicos simulando uma queimada (Moro *et al.* 2021). Nas savanas abertas, importantes elementos da flora pertencem aos gêneros *Aspidosperma*, *Copernicia*, *Elionurus*, *Prosopis*, *Schinopsis*, *Spartina*, *Tabebuia*, *Trithrinax*, além da ocorrência de algumas cactáceas (Bucher 1982, Prado *et al*. 1992, Prado 1993b).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As savanas sul-americanas, cujo foco desta revisão se deu sobre a faixa tropical, com algumas poucas adentrando a faixa subtropical do continente, estão localizadas entre as latitudes 9° 15' 36'' N a 24° 03' 58'' S e entre as longitudes 34° 48' 24'' W e 72° 37' 35'' W, com área de ocorrência estimada em cerca de 2,29 milhões de km². Esta amplitude continental proporciona grande variação ambiental entre as diferentes savanas que ocupam os hemisférios norte e sul do continente e que podem ocorrer em clima sazonal ou hipersazonal, com temperaturas médias anuais variando de 18° a 29°C e precipitação média anual variando desde menos de 850 a incríveis 2.750mm. Essa heterogeneidade nas condições climáticas seguramente encontra-se entre os determinantes da grande riqueza florística e estrutural contida nos tipos savânicos do continente.

A alta diversidade, e consideráveis taxas de endemismos, tornam as savanas únicas e essenciais dentro do contexto da biodiversidade sul-americana. Seus serviços ecossistêmicos tais como produção hídrica, estoque de carbono, estabilidade climática e proteção à biodiversidade levaram milhares de anos para serem moldados e se estabelecerem (Simon *et al*. 2009, Lahsen *et al*. 2016), mas isso vem sendo ignorado e as vegetações simplesmente estão sendo destruídas em um período de tempo extremamente curto. Esses problemas foram expandidos de forma mais agressiva a partir da segunda metade do século XX, particularmente na maior savana sul-americana, o Cerrado. Sem mudanças desse cenário, que não mostra perspectivas de arrefecimento ou de alguma mudança de foco que passe a considerar e concentrar-se em ações efetivas de conservação, há modelagens que apontam grandes danos à flora nativa nos próximos 30 ou 40 anos (Velazco *et al.* 2019). Isso compromete e, potencialmente, deverá extinguir parte da incrível riqueza florística moldada ao longo de milhares de anos. Logo, a conversão de formações savânicas nativas em pastagens ou áreas de agricultura intensiva, o mero abandono de áreas agrícolas improdutivas, as queimadas criminosas e outras ações destrutivas têm rapidamente transformado muitas fitofisionomias naturais em um tipo de savana alterado, apenas "parecido" às vegetações nativas, mas com flora e funções ecológicas bastante modificadas. São as chamadas savanas derivadas (Walter 2006, Veldman *et al*. 2015b). Entretanto, esta "nova" vegetação

secundária geralmente é dominada por gramíneas exóticas, por arbustos e árvores invasoras, sejam nativas ou exóticas, e paulatinamente torna-se mais pobre em espécies (a riqueza tende a diminuir pela perda de espécies nativas e dominância de algumas invasoras), reduzindo a capacidade de executar os serviços ambientais como o fazem as savanas nativas (Veldman *et al*. 2015b).

Diante das mudanças climáticas e da intensificação de eventos extremos previstos para a América do Sul (Castellanos *et al*. 2022), tornam-se urgentes ações como a delimitação de áreas para conservação das savanas autóctones remanescentes, ampliação dos programas de restauração de ecossistemas (e que não se realize a falsa "restauração" de savanas como se fossem florestas; Honda & Durigan 2017, Schmidt *et al*. 2019, Gabriel *et al*. 2022), o controle de espécies invasoras (particularmente as exóticas) e políticas de estado de longo prazo que busquem mitigar seus efeitos e que permitam se pensar em perspectivas melhores para o futuro regional e global. Erros passados não podem mais ser repetidos, ainda mais considerando que informação embasada, de qualidade e mais completa está disponível nos dias de hoje, de maneira acessível e menos dispersa do que era o cenário dominante até bem pouco tempo atrás.

Técnicas de geoprocessamento e mapeamento avançaram muito no século XXI. Atualmente é possível mapear vegetações e paisagens (naturais ou antrópicas) com grande nível de precisão e detalhamento. Em grande medida, isto já é particularmente confiável para vegetações que sejam florestas, ou savanas ou campos. Porém, se essas técnicas avançaram muito para mapear vegetações (embora ainda haja óbvias confusões entre savana e campo e entre savana e floresta), o olhar sobre a flora permanece completamente dependente de técnicas centenárias, como a coleta de plantas e sua deposição e identificação em herbários. O mapeamento de vegetações ainda não é confiável sobre a flora que essas vegetações contêm. A savana é nativa? É conservada, ou ela contém muitos elementos exóticos? Nossas geotecnologias e avanços tecnológicos ainda não são suficientemente confiáveis em fornecer essas respostas. O olhar científico sobre a flora não possui o mesmo avanço e confiabilidade que já se descortinou para vegetação. Nesse sentido, unir técnicas modernas com técnicas tradicionais para estudar as savanas sul-americanas ainda será um desafio, e o caminho necessário a se trilhar por algum tempo.

Nesta revisão foram aqui muito comentados os problemas de conceitos para se distinguir e separar o que seriam savanas ou campos e, em menor escala de problemas, o que diferencia savanas de florestas. Nesse sentido, nossa revisão revela que ainda há muita investigação a ser feita sobre as savanas sul-americanas. Biomas como o Pantanal e o Chaco, e mesmo outros biomas subtropicais do continente ainda merecem muita investigação sobre a eventual ocorrência de savanas (sob o olhar fitofisionômico – no cone sul, por exemplo), assim como se faz necessária uma separação mais acurada e realmente discriminante entre muitas savanas e campos tropicais da América do Sul aqui tratados. É uma visão dominante mundo afora tratar savanas como vegetações restritas ao mundo tropical; mas isso não é uma verdade inconteste. Sendo assim, não descartamos futuras mudanças significativas na área ocupada, no conhecimento em geral e mesmo na caracterização das savanas do continente. Há seriíssimos sombreamentos de conceitos entre o que seriam campos puros (trecho com ausência de árvores) e savanas puras (trecho em que há uma mistura de árvores e outras plantas pequenas – *sensu*

Durigan *et al.* 2018), e em muitas partes desse artigo essa confusão pode ser reconhecida com alguma facilidade.

Por fim, reiteramos que os problemas conceituais permeiam o estudo e a conservação de áreas abertas mundo afora, e savanas são a formação vegetal mais afetada por essas confusões. Isso é particularmente problemático quando levamos em conta que o ser humano vive muito bem e confortável em áreas de savanas, pois densas florestas ou campos puros não são o ambiente ideal para vivermos. Ainda que os problemas apontados não sejam exclusividade da riquíssima América do Sul, erros e omissões de conservação no nosso continente podem ter consequências desastrosas para a biodiversidade global e para o meio ambiente em geral. Que possamos dispensar maior cuidado com a vegetação e a flora do continente: a humanidade agradece!

5. AGRADECIMENTOS

Fabian Borghetti agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa produtividade em pesquisa (processo 312152/2018-3) e a Fundação de Apoio a Pesquisa do Distrito Federal (FAP-DF) pelo apoio financeiro (processo 193.000.922/2015). Agradecemos aos revisores anônimos e aos editores da revista pelas valiosas contribuições que proporcionaram maior clareza ao texto.

6. REFERÊNCIAS

Ab'Sáber, A.N. (2003) *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*. Ateliê Editorial, São Paulo, 159 pp.

Ab'Sáber, A.N. (2006) *Brasil: paisagens de exceção: o litoral e o pantanal mato-grossense: patrimônios básicos*. Ateliê Editorial, São Paulo, 182 pp.

Accatino, F., De Michele, C., Vezzoli, R., Donzelli, D. & Scholes, R.J. (2010) Tree–grass coexistence in savanna: interactions of rain and fire. *Journal of Theoretical Biology* 267: 235–242.

ACIESP (1997) *Glossário de Ecologia.* 2ed. ACIESP/CNPq/FINEP/ FAPESP, São Paulo, 352 pp.

Alho, C.J.R. & Gonçalves, H.C. (2005) *Biodiversidade do Pantanal: Ecologia & Conservação*. Editora Uniderp, Campo Grande, 135 pp.

Alves, R.J.V. & Kolbek, J. (2010) Can campo rupestre vegetation be floristically delimited based on vascular plant genera? *Plant Ecol.* 207: 67-79.

Amaral, A.G., Munhoz, C.B.R., Walter, B.M.T., Aguirre-Gutiérrez, J. & Raes, N. (2017) Richness pattern and phytogeography of the Cerrado herb-shrub flora and implications for conservation. *Journal of Vegetation Science* 28: 848-858.

Amaral, D.D., Rocha, A. E., Pereira, J.L.G. & Costa Neto, S.V. (2019) Identificação dos subtipos de savanas na Amazônia oriental (Pará e Amapá, Brasil) com uma chave dicotômica de individualização. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais* 14(2), 183-195.

Amaral-Filho, Z.P. (1986) Solos do Pantanal Mato-grossense. In: *Anais do I Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal.* EMBRAPA/UEPAE/UFMS, Brasília, pp. 91–103.

Araújo, A.P., Jordy Filho, S. & Fonseca, W.E. (1986) A vegetação da Amazônia. In: *Anais do Primeiro Simpósio do Trópico Úmido, II Flora e Floresta* (E.S. Cruz, coord.). EMBRAPA-CPATU, Belém, 1: 135-152.

Araújo, F.S. & Martins, F.R. (1999) Fisionomia e organização da vegetação do Carrasco no planalto da Ibiapaba. *Acta Botanica Brasilica* 13 (1): 1-13.

Araújo, G.M., Barbosa, A.A.A., Arantes, A.A. & Amaral, A.F. (2002) Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 475-493.

Armenteras, D., Romero, M. & Galindo, G. (2005) Vegetation fire in the savannas of the Llanos Orientales of Colombia. *World Resource Review* 17: 531–543.

Azevedo, J.A.R., Collevatti, R.G., Jaramillo, C.A., Strömberg, C.A.E., Guedes, T.B., Matos-Maraví, P., Bacon, C.D., Carillo, J.D., Faurby, S. & Antonelli, A. (2020) On the young savannas in the land of ancient forests. In: Rull, V. & Carnaval, A. (Eds.) *Neotropical Diversification:*

patterns and processes fascinating life sciences. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_12

Baker, P.A. Fritz, S.C., Battisti, D.S., Dick, C.W., Vargas, O.M., Asner, G.P., Martin, R.E., Wheatley, A. & Prates, I. (2020) Beyond Refugia: new insights on Quaternary climate variation and the evolution of biotic diversity in Tropical South America. In: Rull, V. & Carnaval, A. (Eds.) *Neotropical Diversification: patterns and processes. fascinating life sciences*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_3

Barbosa, R.I. & Fearnside, P.M. (2005) Above-ground biomass and the fate of the carbono after burning in the savannas of Roraima, Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 216: 295-316.

Barbosa, R.I. (1997) Distribuição das chuvas em Roraima. In: Barbosa, R.I., Ferreira, E. & Castellon, E.G. (Eds.) *Homem, Ambiente e Ecologia em Roraima*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Amazonas, Brasil, pp. 325–335.

Barbosa, R.I., Campos, C., Pinto F. & Fearnside, P.M. (2007) The "Lavrados" of Roraima: biodiversity and conservation of Brazil's Amazonian savannas. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 29-41.

Barbosa, R.I., Nascimento, S.P., Amorim, P.A.F. & Silva, R.F. (2005) Notas sobre a composição arbóreo-arbustiva de uma fisionomia das savanas de Roraima, Amazônia Brasileira. *Acta Botanica Brasilica* 19 (2): 323-329 https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000200015

Bastos, M.N.C. (1984) Levantamento florístico dos campos do estado do Pará: I – Campo de Joanes (Ilha de Marajó). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, *Série Botânica* 1:67-68.

Baudena, M., Dekker, S.C., van Bodegom, P.M., Cuesta, B., Higgins, S.I., Lehsten, V., Reick, C.H., Rietkerk, M., Scheiter, S., Yin, Z., Zavala, M.A. & Brovkin. V. (2015). Forests, savannas, and grasslands: bridging the knowledge gap between ecology and Dynamic Global Vegetation Models. *Biogeosciences* 12: 1833–1848 https://doi.org/10.5194/bg-12-1833-2015

Beard, J.S. (1953) The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs* 23: 149-215.

Beck, S.G. & Moraes, M. (1997) Llanos de Mojos Region. *Centers of Plant Diversity*, vol. 3, 421–425.

Beck, S.G. & Moraes, M. (2004) Características biológicas generales de la llanura del Beni. In: M. Pouilly, S.G. Beck, M. Moraes & C. Ibañez (Eds.). *Diversidad biológica en la llanura de inundación del río Mamoré*. Fundación Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia pp. 27–75.

Beck, S.G. (2015). Las regiones y zonas de vegetación. In: Jørgensen, P.M., Nee, M.H. & Beck, S.G. *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO: pp. 3-20.

Beerling, D.J. & Osborne, C.P. (2006) The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12: 2023–2031 https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x

Behling, H. & Hooghiemstra, H. (1998) Late quaternary paleoecology and paleoclimatology from pollen records of the savannas of the Llanos Orientales in Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139: 251–267.

Behling, H. & Hooghiemstra, H. (1999) Environmental history of the Colombian savannas of the Llanos Orientales since the last glacial maximum from lake records El Pinal and Carimagua. *Journal of Paleolimnology* 21: 461–476.

Behling, H. & Hooghiemstra, H. (2001) Neotropical savanna environments in space and time: Late Quaternary interhemispheric comparisons. *Interhemispheric Climate Linkages*, 307–323 https://doi.org/10.1016/B978-012472670-3/50021-5

Belo, R.M., Negreiros, D., Fernandes, G.W., Silveira, F.A.O., Ranieri, B.D. & Morellato, P.C. (2013) Fenologia reprodutiva e vegetativa de arbustos endêmicos de campo rupestre na Serra do Cipó, Sudeste do Brasil. *Rodriguésia* 64: 817-828.

Beuchle, R., Grecchi, R.C., Shimabukuro, Y.E., Seliger, R., Eva, H.D., Sano, E. & Achard, F. (2015) Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography* 58: 116-127

BFG - The Brazil Flora Group (2015). Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.

Bigarella, J.J., Becker, D.R., Santos, G.F., Passos, E. & Suguio, K. (1994) *Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais*. UFSC, Florianópolis, 425 pp.

Blydenstein, J. (1967) Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48 (1): 1-15.

Bochorny, T., Bacci, L.F., Reginato, M., Vasconcelos, T., Michelangeli, F.A. & Goldenberg, R. (2022) Similar diversification patterns in "sky islands": a comparative approach in lineages from campo rupestre and campo de altitude. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 57 https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125700

Borghetti, F., Barbosa, E.R.M., Ribeiro, L.C., Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2019) South American Savannas. In: Scogings, P. F., Sankaran, M. *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*. New Jersey: John Wiley & Sons, pp. 110-140.

Bravo, S. (2010). Anatomical changes induced by fire-damaged cambium in two native tree species of the Chaco region, Argentina. *IAWA Journal* 31: 283–292.

Bravo, S., Kunst, C., Giménez, A. & Moglia, G. (2001). Fire regime of *Elionurus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire* 10: 65-72.

Bravo, S., Kunst, C., Leiva, M. & Ledesma, R. (2012) Espesor de corteza y tolerancia la fuego en especies nativas del Chaco en estadio juvenil. *Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles* 195.

Briceño, H.O. & Schubert, C. (1990) Geomorphology of the Gran Sabana, Guayana Shield. *Geomorphology* 3: 125–141.

Bucher, E.H. (1982) Chaco and Caatinga – South American arid Savannas, woodlands and thickets. In: Huntley, B.J. & Walker, B.H. *Ecological Studies*. Vol. 42. Ecology of Tropical Savannas, Berlin, Springer-Verlag, pp. 48–79.

Bueno, M.L., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Pontara, V., Neves, D.M., Ratter, J.A. (2018) The environmental triangle of the Cerrado domain: ecological factors driving shifts in tree species composition between forests and savannas. *Journal of Ecology* 106: 2109-2120.

Bueno, M.L., Pennington, R.T., Dexter, K.G., Kamino, L.H.Y., Pontara, V., Neves, D.M. (2017) Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography* 40: 403–414.

Cabrera, A.L. & Willink, A. (1980) *Biogeografia de America Latina*. Washington, DC: OEA, 122 pp.

Caetano, S., Prado D., Pennington, R.T., Beck, S., Oliveira-Filho, A.T., Spichiger, R. & Naciri, Y. (2008) The history of seasonally dry tropical forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17: 3147–3159.

Caiafa A.N. & Silva A.F. (2005) Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais - Brasil. *Rodriguésia* 56 (87): 163-173.

Campbell K.E., Frailey C.D. & Arellano J. (1985) The geology of the Río Beni: further evidence for Holocene flooding in Amazonia. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science* 364: 1-18.

Carmo, F.F. & Jacobi, C.M. (2013) A vegetação de canga no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais: caracterização e contexto fitogeográfico. *Rodriguésia* 64: 527-541.

Carvalho, T.M & Morais, R.P. (2020) Paisagem do Lavrado, nordeste de Roraima, como escala espacial para gestão territorial: uma questão urbano-ambiental. *Ciência Geográfica* 24 (3): 1462-1477.

Castellanos, E., Lemos, M.F., Astigarraga, L., Chacón, N., Cuvi, N., Huggel, C., Miranda, L., Moncassim Vale, M., Ometto, J.P., Peri, P.L., Postigo, J.C., Ramajo, L., Roco, L. & Rusticucci, M. (2022) In: *Climate Change 2022:* Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Tignor, M., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., Rama, B. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 1689–1816 https://doi.org/10.1017/9781009325844.014

Castro, A.A.J.F., Castro, N.M.C.F., Costa, J.M., Farias, R.R.S., Mendes, M.R.A., Albino, R.S., Barros, J.S. & Oliveira, M.E.A. (2007) Cerrados marginais do nordeste e ecótonos associados. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 273-275.

Chagas, E.C.O. & Costa-Lima, J.L. (2022) *Stachyacanthus In Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB26292. Acesso em: 11 nov. 2022.

Clements, F.E. (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284.

Clements, F.E. & Shelford, V.E. (1939) *Bio-ecology*. John Wiley e Sons Inc., New York, 425 pp.

Coe, H.H.G. & Sousa, L.O.F. (2014) The Brazilian "Caatinga": ecology and vegetal biodiversity of a semiarid region. In: Greer, F.E. *Dry Forests: Ecology, species diversity and sustainable management*. Nova Pub, New York, 187 pp.

Cohen, M.C.L., Rossetti, D.F., Pessenda, L.C.R., *et al*. (2014) Late Pleistocene glacial forest of Humaitá - Western Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 415: 37-47.

Cole, M.M. (1960) Cerrado, Caatinga and Pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal* 136 (2): 168-179.

Cole, M.M. (1986) *The Savannas: biogeography and geobotany*. Academic Press, London, 438 pp.

Colli-Silva, M., Vasconcelos, T.N. & Pirani, J.R. (2019) Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *Journal of Biogeograph* 46: 1723-1733.

Correia Filho, W.L.F., Oliveira-Junior, J.F., Silva Junior, C.A. & Santiago, D.B. (2021) Influence of the El Niño–Southern Oscillation and the sypnotic systems on the rainfall variability over the Brazilian Cerrado via Climate Hazard Group InfraRed Precipitation with Station data. *International Journal of Climatology* 42: 3308–3322.

Costa, G.M., Funch, L.S., Conceiçao, A.A. & Moraes, A.C.S. (2009) Composição florística e estrutura de Cerrado senso restrito na Chapada Diamantina, Palmeiras, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 9 (4): 245-254.

Costa, I.R. & Araújo, F.S. (2007) Organização comunitária de um encrave de cerrado *sensu stricto* no bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Botanica Brasilica* 21: 281-291.

Costa, I.R., Araújo, F.S. & Lima-Verde, L.W. (2004) Flora e aspectos auto-ecológicos de um encrave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 759-770.

Coutinho, L.M. (1978). O conceito de Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1(1): 17-23.

Coutinho, L.M. (2006). O conceito de bioma. *Acta Botanica Brasilica*. 20 (1): 13-23.

Coutinho, L.M. (2016) *Biomas brasileiros*. Oficina de Textos, São Paulo, 128 pp.

Daly, D.C. & Mitchell, J.D. (2000) Lowland vegetation São Pauloof tropical South America – an overview. In: Lentz, D. (Eds.) *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the pre-Columbian Americas.* Columbia University Press, New York, U.S.A., pp. 391-454.

Devecchi, M.F., Lovo, J., Moro, M.F., Andrino, C.O., Barbosa-Silva, R.G., Viana, P.L., Giulietti, A.M., Antar, G., Watanabe, M.T.C. & Zappi, D.C. (2020). Beyond forests in the Amazon: Biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. *Botanical Journal of the Linnean Society* 193: 478–503.

Dezzeo, N., Chacón, N., Sanoja, E. & Picón, G. (2004) Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest–savanna gradient in southern Venezuela. *Forest Ecology and Management* 200: 183-193.

Dixon, A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J. & Loucks, C.J. (2014) Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography* 41: 2003–2019.

Du Plessis, A. (2017) Global water quality challenges. In: Du Plessis, A. *Freshwater Challenges of South Africa and Its Upper Vaal River*. Springer, pp. 13-44.

Dubs, B. (1992) Observations on the differentiation of woodland and wet savanna habitats in the Pantanal of

Mato Grosso, Brazil. In: Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (Eds.) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries.* Chapman & Hall, London, pp. 431-449.

Ducke, A. & Black, G.A. (1953) Phytogeographical notes on the brazilian Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 25 (1): 1-46.

Ducke, A. & Black, G.A. (1954). Notas sobre a fitogeografia da Amazônia Brasileira. *Boletim Técnico do Instituto Agronômico do Norte* 29: 1-62.

Durigan, G. & Silveira, E.R. (1999) Recomposição da mata ciliar em domínio de Cerrado, Assis, SP. *Scientia Forestalis* 56: 135-144.

Durigan, G. & Ratter, J.A. (2006). Successional changes in cerradão and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* 6: 119–130.

Durigan G. & Ratter J.A. (2016) The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53: 11-15.

Durigan, G., Pilon, N.A.L., Assis, B.G., Souza, F.M. & Baitello, J.B. (2018) *Plantas pequenas do Cerrado: biodiversidade negligenciada*. Governo do Estado de São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, 720 pp.

Durigan, G., Munhoz, C.B.R., Zakia, M.J.B., Oliveira, R.S., Pilon, N.A.L., Valle, R.S.T., Walter, B.M.T., Honda, E.A. & Pott, A. (2022) Cerrado wetlands: multiple ecosystems deserving legal protection as a unique and irreplaceable treasure. *Perspectives in Ecology and Conservation* 20: 185-196.

Eden, M. (1970). Savanna vegetation in the northern Rupununi Guyana. *The Journal of the Tropical Geography* 30: 17-28

Eden, M.J. (1973) The savanna environment Guyana. Savanna Research Series n° 17. *Savanna Research Project* 28 pp.

Egler, W.A. (1960) Contribuições ao conhecimento dos campos da Amazônia. I - os campos do Ariramba. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*. *Série Botânica* 4: 1-36.

Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201–341.

Eiten, G. (1983) *Classificação da vegetação do Brasil*. CNPq, Brasília, 305 pp.

Eiten, G. (1984) Vegetation of Brasília, Brazil. *Phytocoenologia* 12: 271-292.

Eiten, G. (1986) The use of the term "savanna". *Tropical Ecology* 27 (1): 10-23.

Enríquez-de-Salamanca, Á., Díaz-Sierra, R., Martín-Aranda, R.M. & Santos, M.J. (2017) Environmental impacts of climate change adaptation. *Environmental Impact Assessment Review* 64: 87–96.

Felfili, J.M. (1995) Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in Central Brazil. *Vegetatio* 117: 1-15.

Felfili, J.M. (2000) Crescimento, recrutamento e mortalidade nas matas de galeria do Planalto Central. In: Cavalcanti, T.B. & Walter, B.M.T. (Org.) *Tópicos atuais em Botânica: Palestras convidadas do 51 Congresso Nacional de Botânica*. Sociedade Botânica do Brasil/Embrapa-Cenargen, Brasília, pp. 152-158.

Felfili, J.M., Mendonça, R.C., Walter, B.M.T., Silva-Júnior, M.C., Nóbrega, M.G.G., Fagg, C.W., Sevilha, A.C. & Silva, M.A. (2001) Flora fanerogâmica das Matas de Galeria e Ciliares do Brasil Central. In: Ribeiro, J.F., Fonseca, C.E.L. & Souza-Silva, J.C. (Eds.) *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria.* Planaltina, DF, pp. 195-263.

Felfili, J.M., Nascimento, A.R.T., Fagg, C.W. & Meirelles, E.M. (2007) Floristic composition, and community structure of a seasonally deciduous dry forest on limestone outcrop in Central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30 (4): 375-385.

Fernandes-Filho, E.I., Gonçalves, C.E., Schaefer, R., Faria, R.M., Lopes, A., Francelino, M.R. & Gomes, L.C. (2022) The unique and endangered campo rupestre vegetation and protected areas in the Iron Quadrangle. *Journal for Nature Conservation* 66: 126131. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126131

Fidalski J., Tormena, C.A., Alves, S.J. & Auler, P.A.M. (2013). Influência das frações de areia na retenção e disponibilidade de água em solos das formações Caiuá e Paranavaí. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 37: 613-621.

Figueiredo, M.A. (1989). Nordeste do Brasil: relíquias vegetacionais no semiárido cearense (cerrado). *Coleção Mossoroense, Série B.* 646: 3-13.

Flora e Funga do Brasil. (2022) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ (acesso 10 novembro 2022)

Fölster, H., Dezzeo, N. & Priess, J.A. (2001) Soil-vegetation relationship in base-deficient premontane moist forest–savanna mosaics of the Venezuelan Guayana. *Geoderma* 104: 95-113.

Franco, E.M.S., Del'Arco, J.O. & Rivetti, M. (1975) Geomorfologia. In: Ministerio das Minas e Energia. *Projeto RadamBrasil*. v, 8. Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil, pp. 137-180.

Françoso, R.D., Haidar, R.F. & Machado, R.B. (2016) Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. *Acta Botanica Brasilica* 30 (1): 78–86. https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0244

Françoso, R.D., Dexter, K.G., Machado, R.B., Pennington, R.T., Pinto, J.R.R. & Brandão, R.A. (2020) Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. *Biodiversity and Conservation* 29 (5): 1477–1500 https://doi.org/10.1007/s10531-019-01819-3

Funch, R.R., Harley, R.M. & Funch, L.S. (2009) Mapping and evaluation of the state, of conservation of the vegetation in and surrounding the Chapada Diamantina National Park, NE Brazil. *Biota Neotropica* 9 (2) https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000200001

Furley, P.A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology & Biogeography* 8: 223-241.

Furley, P.A. (2010) Tropical savannas: biomass, plant ecology, and the role of fire and soil on vegetation. *Progress in Physical Geography* 34: 563–585.

Gabriel, A.W., Nascimento-Silva, E.C., Sartori, M.F., Schmidt, I.B. & Sampaio, A.B. (2022) Semeadura direta para restaurar savanas neotropicais: uma alternativa para adequação ambiental no Cerrado. *Biodiversidade Brasileira* 12: 88-103.

Galán-de-Mera, A. & Linares-Perea, E. (2008) Datos sobre la vegetación de los humedales de América del Sur. De las Sabanas bolivianas a los Llanos del Orinoco (Venezuela). *Acta Botanica Malacitana* 33. 271-288.

Giulietti, A.M., Menezes, M.L., Pirani, J.R., Meguro, M. & Wanderley, M.G.L. (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica* 9: 1-151.

Giulietti, A.M., Bocage-Neta, A.L. du, Castro, A.A.J.F., Gamarra-Rojas, C.F.L., *et al*. (2004) Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T. & Lins, L.V. (Orgs.) *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação.* Ministério do Meio Ambiente, UFPE, Biodiversitas, Embrapa Semi-Árido, Brasil, pp. 47-90.

Gottsberger, G. & Morawetz, W. (1986) Floristic, structural and phytogeographical analysis of the savannas of Humaitá (Amazonas). *Flora* 178: 41-71.

Grace, J., José, J.S., Meir, P., Miranda, H.S. & Montes, R.A. (2006) Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography* 33: 387–400.

Grau, H.R., Torres, R., Gasparri, N.I., Blendinger, P.G., Marinaro, S. & Macchi L. (2015) Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments* 123: 40-46.

Guilherme, F.A.G., Ferreira, A., Pereira, F.C., Silva, G.E. & Maciel, E.A. (2022) Disturbances and environmental gradients influence the dynamics of individuals and basal area in the Cerrado complex. *Trees, Forests and People* 9. 100298

Haase, R. (1992) Physical and chemical properties of savanna soils in northern Bolivia. *Catena* 19: 119-134.

Hamilton, S.K., Sippel, S.J. & Melack J.M. (2002) Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *Journal of Geophysical Research* 107: 5-14.

Hamilton, S.K., Sippel, S.J. & Melack J.M. (2004) Seasonal inundation patterns in two large savanna floodplains of

South America: the Llanos de Moxos (Bolivia) and the Llanos del Orinoco (Venezuela and Colombia). *Hydrological Processes* 18: 2103-2116.

Hanagarth, W. (1993) *Acerca de la Geoecología de las Sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia*. Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia, 186 pp.

Hanagarth, W. & Beck, S.G. (1996) Biogeographie der Beni-Savannen (Bolivien). *Geographische Rundschau* 48: 662-668.

Hanagarth, W. &, Szwagrzak, A. (1998) Geoecology and biodiversity: problems and perspectives for the management of natural resources of Bolivia's forest and savana ecosystems. In: Barthlott, W. & Winiger, M. (Eds.) *Biodiversity: A Challenge for Development Research and Policy* Springer, Berlin, Germany, pp. 289-312.

Haridasan, M. (2008) Nutritional adaptations of native plants of the Cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20 (3): 183-195.

Harley, R.M. (1995) Introdução. In: Stannard, B.L. (Ed.) *Flora of the Pico das Almas: chapada Diamantina*, Royal Botanic Gardens: Kew, Bahia, Brazil, pp. 43-76.

Heringer, E.P., Barroso, G.M., Rizzo, J.A. & Rizzini, C.T. (1977) A flora do Cerrado. In: Simpósio sobre Cerrado, 4. *Bases para utilização agropecuária*. Anais. Brasília, DF, São Paulo, EDUSP/Belo Horizonte, Itatiaia, pp. 211-232.

Heyligers, P.C. (1963) Vegetation and soil of a white-sand savanna in Suriname. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht* 191(1): 1-148.

Honda, E.A. & Durigan, G. (2016). Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371(1703), 20150313.

Honda, E.A. & Durigan, G. (2017). A restauração de ecossistemas e a produção de água. *Hoehnea* 44: 315-327.

Huber, O. (1995a) Geographical and physical features. In: Steyermark, J.A., Berry, P.E. & Holst, B.K. (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana: Introduction*. V.1, Botanical Garden Press, St Louis, Missouri, pp. 1–62.

Huber, O. (1995b) Vegetation. Flora of the Venezuelan Guayana. In: Steyermark, J.A., Berry, P.E. & Holst, B.K. (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana: Introduction*. V.1, Botanical Garden Press, Missouri, pp. 97–160.

Huber, O. (2006) Herbaceous ecosystems on the Guayana Shield, a regional overview. *Journal of Biogeography* 33: 464–475.

Huber, O., Duno de Stefano, R., Aymard, G. & Riina, R. (2006) Flora and vegetation of the Venezuelan Llanos: a review. *Neotropical Savannas and Seasonally dry forests* 95–120.

Huber, O., Duno de Stefano, R., Riina, R., *et al*. (1998) *Estado actual del conocimiento de la flora en Venezuela.* Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Caracas, Venezuela, 10 pp.

Huber, O., Steyermark, A., Prance, G.T. & Alès, C. (1984) The vegetation of the Sierra Parima, Venezuela-Brazil: some results of recent exploration. *Brittonia* 36 (2): 104–139.

Hueck, K. (1972) *As florestas da América do Sul*. Polígono, Brasília, 466 pp.

Hughes, C.E., Pennington, R.T. & Antonelli, A. (2013) Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 1-18.

IBAMA (2004) *Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe*. Ibama, Brasília, 318 p.

IBGE (1992) *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, Brasil, 92 pp.

IBGE (2002) *Mapa de Clima do Brasil*. IBGE, Rio de Janeiro.

IBGE (2012) *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, Brasil, 271 pp.

Ibisch, P.L., Beck, S.G., Gerkmann, B. & Carretero, A. (2003) La diversidad biológica: ecorregiones y ecosistemas. In: P.L. Ibisch and G. (Ed.) *Mérida Biodiversidad: La Riqueza de Bolivia*. Editorial Fundación Amigos de la Naturaleza (FAN), Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, pp. 47-88.

INMET. (2018) *Estações convencionais* – gráficos. Disponível em: http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=home/page&page=rede_estacoes_conv_graf (acesso 20 maio 2018)

Jansen-Jacobs, M.J. & ter Steege, H. (2000) Southwest Guyana: a complex mosaic of savannahs and forests. In: Steege, H. ter (Ed.) *Plant Diversity in Guyana, with Recommendations for a National Protected Area Strategy.* Tropenbos Series 18. The Netherlands: Tropenbos Foundation, Wageningen, pp. 147-157.

Junk, W.J., Nunes da Cunha, C., Wantzen, K.M. Petermann, P. Strussmann, C. Marques, M.I. & Adis, J.. (2006) Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.

Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Lourival, R., et al. (2015) Parte I: Definição e classificação das áreas úmidas (AUs) brasileiras: base científica para uma nova política de proteção e manejo sustentável. In: Nunes da Cunha, C., Piedade, M.T.F. & Junk, W.J. (Eds.) *Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e dos seus macrohabitats*. Ed UFMT, Cuiabá, pp. 13-82.

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

Koschke, L., Lorz, C., Fürst, C., Lehmann, T. & Makeschin, F. (2014) Assessing hydrological and provisioning ecosystem services in a case study in Western Central Brazil. *Ecological Processes* 3: 1–15.

Kuhlmann, M. & Ribeiro, J.F. (2016) Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30: 271–282.

Kunst C., Bravo S., Moscovich F. & Vélez, S. (2003) Fecha de aplicación de fuego y diversidad de herbáceas en una sabana de Elionorus muticus (Spreng) O. Kuntze (aibe). *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 105–115.

Kunst, C., Bravo, S., Ledesma, R., Navall, M., Anríquez, A., Coria, D., Silberman, J., Gómez, A. & Albanes, A. (2014) Ecology and management of the dry forests and savannas of the western Chaco region, Argentina. In: Francis Eliott Greer (Ed.) *Dry forests: ecology, species diversity, and sustainable management.* Nova Science Pub. pp 133-163.

Lacis, A.A., Schmidt, G.A., Rind, D. & Ruedy, R.A. (2010) Atmospheric CO2: Principal control knob governing Earth's temperature. *Science* 330: 356–359.

Lahsen, M., Bustamante, M.M.C. & Dalla-Nora, E.L. (2016) Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development*, 58 (6): 4-15.

Langstroth, R. (1996) *Forest islands in an Amazonian savanna of northeastern Bolivia*. Department of Geography, University of Wisconsin, Madison, USA, 209 pp.

Larrea-Alcázar, D.M., López, R.P., Quintanilla, M. & Vargas, A. (2010) Gap analysis of two savanna-type ecoregions: a two-scale floristic approach applied to the Llanos de Moxos and Beni Cerrado, Bolivia. *Biodiversity Conservation* 19: 1769-1783.

Larrea-Alcázar, D.M., Embert, D., Aguirre, L.F., Ríos-Uzeda, B., Quintanilla, M. & Vargas, A. (2011) Spatial patterns of biological diversity in a neotropical lowland savanna of northeastern Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 20: 1167–1182. https://doi.org/10.1007/s10531-011-0021-4

Le Stradic, S., Roumet, C., Durigan, G., Cancian, L. & Fidelis, A. (2021) Variation in biomass alocation and root parameters in response to fire history in Brazilian savannas. *Journal of Ecology* 109: 4143-4157.

Ledru, M.P. (2002) Late quaternary history and evolution of the Cerrados. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (Eds.) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp. 33-50.

Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., et al. (2014) Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343: 548–552.

Lehmann, C.E.R., Archibald, S.A., Hoffmann, W.A. & Bond, W.J. (2011) Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist* 191: 197-209.

Lenthall, J.C., Bridgewater, S. & Furley, P.A. (1999) A phytogeographic analysis of the woody elements of new world savannas. *Edinburgh Journal of Botany* 56 (2): 293-305.

Lima, J.E.F.W. & Silva, E.M. (2007) Análise da situação dos Recursos Hídricos do Cerrado com base na importância econômica e socioambiental de suas águas. In: Anais do

IX Simpósio Nacional do Cerrado e II Simpósio Internacional de Savanas Tropicais. *Desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais.* Embrapa-CPAC, Brasília, DF, pp. 1-6.

Lima, J.E.F.W. & Silva, E.M. (2008) Recursos hídricos do Bioma Cerrado: importância e conservação. In: Sano, S.M., Almeida S.P. & Ribeiro J.F. (Ed.) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa, Brasília, pp. 91-106.

Lleras, E. & Kirkbride Jr., J.H. (1978) Alguns aspectos da vegetação da Serra do Cachimbo. *Acta Amazonica* 8 (1): 51-65.

Lloyd, J., Bird, M.I., Vellen, L., Miranda, A.C., Veenendaal, E.M., Djagbletey, G., Miranda, H.S., Cook, G. & Farquhar, G.D. (2008) Contributions of woody and herbaceous vegetation to tropical savanna ecosystem productivity: a quasi-global estimate. *Tree Physiology* 28: 451– 468.

Loiola, P.P., Scherer-Lorenzen, M. & Batalha, M.A. (2015) The role of environmental filters and functional traits in predicting the root biomass and productivity in savannas and tropical seasonal forests. *Forest Ecology and Management* 342: 49-55.

Maciel, E.A. & Martins, F.R. (2021) Rarity patterns and the conservation status of tree species in South American savannas. *Flora* 285: 151942.

Maciel, E.A., Oliveira-Filho, A.T. & Eisenlohr, P.V. (2016) Prioritizing rare tree species of the Cerrado-Amazon ecotone: warnings and insights emerging from a comprehensive transitional zone of South America. *Natureza Conservação* 14: 74–82.

Magnusson, W.E., Sanaiotti, T.M., Lima, A.P., Martinelli, L.A., Victoria, R.L., Araujo, M.C & Albernaz, A.L. (2002) A comparison of δ13C ratios of surface soils in savannas and forests in Amazonia. *Journal of Biogeography* 29: 857-863.

Magnusson, W.E., Lima, A.P., Albernaz, A.L.K.M., Sanaiotti, T.M. & Guillaumet, J.L. (2008) Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém – PA. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 165-177.

Malhado, A.C.M., Pires, G.F.& Costa, M.H. (2010) Cerrado conservation is essential to protect the Amazon rainforest. *Ambio* 39: 580–584.

Malheiros, R. (2016) A influência da sazonalidade na dinâmica da vida no bioma Cerrado. *Revista Brasileira de Climatologia* 19: 113-128.

Marcuzzo, F.F.N. & Romero, V. (2013) Influência do el niño e la niña na precipitação máxima diária do estado de goiás. *Revista Brasileira de Meteorologia* 28: 429 – 440.

Martins, G.C., Ferreira, M.M., Curi, N., Vitorino, A.C.T. & Naves-Silva, M.L. (2006) Campos nativos e matas adjacentes da região de Humaitá (AM): atributos diferenciais dos solos. *Ciência e Agrotecnologia* 30 (2): 221-227.

Massi, K.G., Eugenio, C.U.O., Franco, A.C. & Hoffmann, W.A. (2021) The effects of tree cover and soil nutrient addition on native herbaceous richness in a neotropical savanna. *Biotropica* 53 (3). https://doi.org/10.1111/btp.12940

Medina, E. & Silva, J.F. (1990) Savannas of Northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.

Méio, B., Freitas, C., Jatobá, L., Silva M., Ribeiro J.F. & Henriques, R. (2003) Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado *sensu stricto*. *Brazilian Journal of Botany* 26: 437-444.

Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva Júnior, M.C., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E. (1998) Flora vascular do cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P. *Cerrado, ambiente e flora.* Planaltina, EMBRAPA CPAC, pp. 289-556.

Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., SIlva-Júnior, M.C., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S., Nogueira, P.E. & Fagg, C.W. (2008) Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (Orgs.) *Cerrado: ecologia e flora*. v.2. Embrapa, Brasília, DF, pp. 421-1279.

Meneses, M.E.N.S., Costa, M.L. & Behling, H. (2013) Late Holocene vegetation and fire dynamics from a savanna-forest ecotone in Roraima state, Northern Brazilian

Amazon. *Journal of South American Earth Sciences* 42: 17–26.

Menezes R.S.C., Sampaio E.V.S.B., Giongo V. & Pérez-Marin A.M. (2012) Biogeochemical cycling in terrestrial ecosystems of the Caatinga Biome. *Brazilian Journal of Biology* 72: 643-653.

Miola, D.T.B., Ramos, V.D.V. & Silveira F.A.O. (2021) A brief history of research in campo rupestre: identifying research priorities and revisiting the geographical distribution of an ancient, widespread Neotropical biome. *Biological Journal of the Linnean Society* 133: 464-480.

Miranda, I.S. & Carneiro-Filho, A. (1994) Similaridade florística de algumas Savanas Amazônicas. *Revista Brasileira de Botânica* 10 (2): 249-267,

Miranda, I.S. & Absy, M.L. (1997) Flora fanerogâmica das savanas de Roraima. In: Barbosa, R.I., Ferreira, E. & Castellon, E. (Eds.) *Roraima: ocupação humana, ecologia e desenvolvimento de Roraima*, INPA Manaus, Brazil, pp. 445-462.

Miranda, I.S. & Absy, M.L. (2000) Fisionomia das savanas de Roraima, Brasil. *Acta Amazonica* 30 (3): 423-440.

Miranda, I.S., Absy, M.L. & Rebêlo, G.H. (2002) Community structure of woody plants of Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecology* 164: 109–123.

Miranda, I.S., Almeida, S.S. & Dantas, P.J. (2006) Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. *Acta Amazonica* 36 (4): 419-430.

Mistry, J. (2000) Savannas. *Progress in Physical Geography* 24: 601-608.

Mistry, J. (2000a) The savanna ecosystem. In: Mistry, J. (Ed.) *World savannas: ecology and human use*. Routledge, London, pp. 1-25.

Mistry, J. (2000b) The cerrado of Brazil. In: Mistry, J. (Ed.) *World savannas: ecology and human use*. Routledge, London. p 26-55.

Mistry, J. & Beradi, A. (2000) *World Savannas: Ecology and Human Use*. Routledge, London, 352 pp. https://doi.org/10.4324/9781315839523

Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier C.G., Lamourex, J. & Fonseca, G.A.B. (2004) *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecorregions*. Conservation International, Mexico, 392 pp.

Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M. & Gascon, C. (2011) Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: Zachos, F.E. & Habel, J.C. (Eds.) *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*. Springer, Heidelberg, pp. 3-22.

Mittermeier, R.A., Myers, N., Thomsen, J.B., Fonseca, G.A.B. & Olivieri, S. (1998) Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12: 516-520.

Mogni, V.Y., Oakley, L.J. & Prado, D.E. (2015) The distribution of woody legumes in neotropical dry forests: The Pleistocene Arc Theory 20 years on. *Edinburgh Journal of Botany* 72(1): 35-60.

Montoya, E., Rull, V., Stansell, N.D., *et al.* (2011a) Vegetation changes in the Neotropical Gran Sabana (Venezuela) around the younger Dryas Chron. *Journal of Quaternary Science* 26: 207–218.

Montoya, E., Rull, V., Stansell, N.D., *et al*. (2011b) Forest-savanna-morichal dynamics in relation to fire and human occupation in the southern Gran Sabana (SE Venezuela) during the last millennia. *Quaternary Research* 76: 335–344.

Moreira, S.N., Eisenlohr, P.V., Pott, A., Pott, V.J. & Oliveira-Filho, A.T. (2015) Similar vegetation structure in protected and non-protected áreas úmidas in Central Brazil: conservation significance. *Environmental Conservation* 42: 356–362. https://doi.org/10.1017/S0376892915000107

Morellato, L.P.C. & Silveira, F.A.O. (2018) Plant life in campo rupestre: new lessons from an ancient biodiversity hotspot. *Flora* 238: 1-10.

Moro, M.F., Macedo, M.B. & Moura-Fé, M.M. (2015) Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* 66: 717-743.

Moro, A.V.I., Bravo, S.J., Abdala, N.R., Borghetti, F., Chaib, A.M.C. & Galetto, L. (2021) Heat shock effects on

germination and seed survival of five woody species from the Chaco region. *Flora* 275: 151751.

Mucina, L. (2018a) Vegetation of brazilian campos rupestres on siliceous substrates and their global analogues. *Flora* 238: 11-23 doi.org/10.1016/j.flora.2017.06.007

Mucina, L. (2018b) Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. *New Phytologist* 222: 97-114 https://doi.org/10.1111/nph.15609

Munhoz, C.B.R., Eugênio, C.U.O., & Oliveira, R.C. (2011) *Vereda: guia de campo*. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, 224 pp.

Mustin, K., Carvalho, W.D., Hilário, R.R., Costa-Neto, Silva, C.R., Vasconcelos, I.M., Castro, I.J., Eilers, V., Kauano, E. E., Mendes-Junior R.N.G., Funi, C., Fearnside, P.M., SILVA, J.M.C., Euler, A.M.C. & Toledo, J.J. (2017) Biodiversity, threats and conservation challenges in the Cerrado of Amapá, and Amazonian savanna. *Nature Conservation* 22: 107-127 https://doi.org/10.3897/natureconservation.22.13823

Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Fonseca G. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

Naiman, R.J., Decamps, H. & McClain, M.E. (2010) *Riparia: ecology, conservation, and management of streamside communities*. Academic Press, London, 944 pp.

Nakanyala, J., Kosmas, S. & Hipondoka, M. (2017) The Savannas: an integrated synthesis of three major competing paradigms. *International Science and Technology Journal of Namibia* 10:119-132.

Nascimento, A.R.T., Felfili, J.M. & Meirelles, E.M. (2004) Florística e estrutura da comunidade arbórea de um remanescente de floresta estacional decidual de encosta, Monte Alegre, Goiás, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 659-669.

Navarro, G. (2002) Provincias biogeográficas del Beni y del Pantanal. In: Navarro, G. & Maldonado, M. (Eds.) *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia, pp. 157-193.

Navarro, G., Luebert, F. & Molina, J.A. (2023) South American terrestrial biomes as geocomplexes: a geobotanical landscape approach. *Vegetation Classification and Survey* 4: 75–114. https://doi.org/10.3897/VCS.96710

Nepomuceno, I.V., Souza, E.B., Zappi, D.C., Moreira, M.C., Nepomuceno, F.A.A. & Moro, M.F. (2021) Savannas of the Brazilian semiarid region: what do we learn from floristics? *Acta Botanica Brasilica* 35 (3). https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0259

Nobre, C.P., Lázaro, M.L., Espírito-Santo, M.M., Pereira, M.G. & Berbara, R.L.L. (2015) Agregação, Glomalina e Carbono Orgânico na Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Revista Caatinga* 28: 138-147.

Nunes da Cunha, K., Junk, W.J. & Leitão-Filho, H.F. (2007) Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. *Amazoniana* 19: 159–184.

Nunes da Cunha, C. & Junk, W.J. (2015) Parte II: A classificação dos macrohabitats do Pantanal Mato-grossense. In: Nunes da Cunha, Piedade, M.T.F. & Junk, W.J. (Eds.) *Classificação e delineamento das áreas úmidas brasileiras e dos seus macrohabitats*. Ed UFMT, Cuiabá, Brasil, pp. 83-130.

Oliveira, A.C.P., Penha, A.S., Souza, R.F. & Loiola, M.I.B. (2012). Composição florística de uma comunidade savânica no Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26 (3): 559-569.

Oliveira, P.C., Torezan, J.M.D. & Nunes da Cunha, C. (2015). Effects of flooding on the spatial distribution of soil seed and spore banks of native grasslands of the Pantanal wetland. *Acta Botanica Brasilica* 29: 400-407.

Oliveira, R.S., Bezerra, L., Davidson, E.A., Pinto, F., Klink, C.A., Nepstad, D.C., *et al.* (2005) Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology* 19: 574–581.

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

Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (Eds.) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical*

savanna. Columbia University Press, New York, pp. 91-120.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bioscience* 51: 933–938.

Overbeck, G.E., Vélez-Martin, E., Scarano, F.R., Lewinsohn, T.M., Fonseca, C.R., Meyer, S.T., Müller, S.C., Ceotto, P., Dadalt, L., Durigan, G., Ganade, G., Gossner, M.M., Guadagnin, D.L., Lorenzen, K., Jacobi, C.M., Weisser, W.W. & Pillar, V.D. (2015) Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity and Distributions* 21: 1455–1460. https://doi.org/10.1111/ddi.12380

Overbeck, G.E., Vélez-Martin, E., Silva Menezes, L., Anand, M., Baeza, S., Carlucci, M.B., *et al.* (2022). Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 56. 125687.

Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Science* 11: 1633–1644.

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

Pereira B.A.L., Venturoli F. & Carvalho, F.A. (2011) Florestas estacionais no Cerrado: uma visão geral. *Pesquisa Agropecuária Tropical* 41: 446-455.

Pereira, C.C. & Fernandes, G.W. (2022) Cerrado Rupestre is not Campo Rupestre: the unknown and threatened savannah on rocky outcrops. *Nature Conservation* 49: 131–136. doi: 10.3897/natureconservation.49.89237

Pereira, R.C.M. & Silva, E.V. (2005) Solos e vegetação do Ceará: características gerais. In: Silva, J.B., Cavalcante, T.C. & Dantas, E.W.C. (Eds.) *Ceará: um novo olhar geográfico*. Edições Demócrito Rocha, Fortaleza, pp. 480.

Perigolo, N.A., Medeiros, M.B. & Simon, M.F. (2017) Vegetation types of the upper Madeira River in Rondônia, Brazil. *Brittonia* 69: 423–446. Doi:10.1007/s12228-017-9505-1

Pirani, J.R., Mello-Silva, R. & Giulietti, A.M. (2003) Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 21: 1-27.

Pires, J.M. & Prance, G.T. (1985) The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance, G.T. & Lovejoy, T. E. (Eds.) *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, pp. 109-145.

Plotkin, R.L. & Riding S. (2011) Biogeography of the Llanos de Moxos: natural and anthropogenic determinants. *Geographica Helvetica* 66: 183-192.

Pott, A. & Pott, V.J. (1994) *Plantas do Pantanal*. Embrapa, Corumbá, MS, Brasil, 320 pp.

Pott, A., Oliveira, A.K.M., Damasceno-Junior, G.A. & Silva, J.S.V. (2011) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71: 265-273. https://doi.org/10.1590/s1519-69842011000200005

Prado D.E. & Gibbs P.E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.

Prado, D.E. (1993a). What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. a review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *Candollea* 48: 145-172.

Prado, D.E. (1993b). What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *Candollea* 48: 615-629.

Prado, D.E., Gibbs, P.E., Pott, A. & Pott V.J. (1992) The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. In: Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (Eds.) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, Chapman & Hall, London, pp. 451-470

Rabelo, B.V. (2008) *Macrodiagnóstico do Estado do Amapá: primeira aproximação do ZEE*. Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá (IEPA), Macapá, Brazil, 142 pp.

Ramia, M. (1967) Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezoelana de Ciencias Naturales* 27 (112): 264-288.

Rapini, A., Ribeiro, P.L., Lambert, S. & Pirani, J.R. (2008) A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade* 4: 16-24.

Ratnam, J., Bond, W.J., Fensham, R.J., Hoffmann, W.A., Archibald, S., Lehmann, C.E.R., *et al.* (2011) When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? *Global Ecology and Biogeography* 20: 653–660.

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

Ratter J.A., Bridgewater S. & Ribeiro J.F. (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60: 57–109.

Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2006) Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado. In: Pennington, R.T., Lewis, G.P. & Ratter, J.A. (Eds.) *Neotropical savanas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. Taylor & Francis, London, pp. 31-65.

Reatto, A., Correia, J.R., Spera, S.T. & Martins, E.S. (2008) Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (Eds.) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Embrapa, Planaltina, DF, pp. 109-149.

Resende, F.M., Cimon-Morin,J., Poulin, M., Meyer, L., Loyola, R. (2019) Consequences of delaying actions for safeguarding ecosystem services in the Brazilian Cerrado. *Biological Conservation* 234, 90-99.

Resende-Moreira, L.C., Knowles, L.L., Thomaz, A.T., Prado, J.R., Souto, A.P., Lemos-Filho, J.P. & Lovato M.B. (2018) Evolving in isolation: genetic tests reject recent connections of Amazonian savannas with the central cerrado. *Journal of Biogeography* 46 (1): 1-16.

Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M. & Almeida, S.P. (Eds.) *Cerrado: ambiente e flora.* Embrapa – CPAC, Planaltina, DF, pp. 89-166.

Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (Eds.) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Embrapa, Planaltina, DF, pp. 151-212.

Ribeiro, S.C., Fehrmann, L., Soares, C.P.B., Jacovine, L.A.G., Kleinn, C. & Gaspar, R.O. (2011) Above and belowground biomass in a Brazilian Cerrado. *Forest Ecology and Management* 262: 491-499.

Ribeiro-Silva, S., Medeiros, M.B., Gomes, B.M., Seixas, E.N.C. & Silva, M.A.P. (2012) Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. *Check List* 8: 744-751.

Robbins, M.K., Braun, M.J. & Finch, D.W. (2004) Avifauna of the Guyana Southern Rupununi, with comparisons to other savannas of Northern South America. *Ornitologia Neotropical* 15: 173-200.

Rocha, A.E.S. & Miranda, I.S. (2014) Poaceae communities in the savannas of the Amazon estuary in Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28 (4): 559-568.

Romero-Ruiz, M., Etter A., Sarmiento, A. & Tansey, K. (2010) Spatial and temporal variability of fires in relation to ecosystems, land tenure and rainfall in savannas of northern South America. *Global Change Biology* 16: 2013-2023.

Rull, V. (2007). Holocene global warming and the origin of the Neotropical Gran Sabana in the Venezuelan Guayana. *Journal of Biogeography* 34: 279–288.

Rull, V. & Montoya, E. (2014). *Mauritia flexuosa* palm swamps: natural or human-made? A palynological study of the Gran Sabana region (northern South America) within a neotropical context. *Quaternary Science Reviews* 99: 17–33.

Rull, V., Vegas-Villarúbia, T. & Montoya, E. (2016) The Neotropical Gran Sabana region: palaeoecology and conservation. *The Holocene* 26: 1162–1167.

Saboya, P. & Borghetti, F. (2012) Germination, initial growth, and biomass allocation in three native Cerrado species. *Brazilian Journal of Botany* 35: 129-135.

Salgado-Labouriau, M.L. (1997) Late Quaternary paleoclimate in the savannas of South America. *Journal of Quaternary Science* 12: 371–379.

San José, J.J., Montes, R.A., García-Miragaya, J. & Orihuela, B.E. (1985) Bioproduction of Trachypogon savannas in

a latitudinal cross-section of the Orinoco Llanos, Venezuela. *Acta Oecologia* 6: 25-43.

Sanaiotti, T.M. (1996) *The woody flora and soils of seven Brazilian Amazonian dry savanna areas*. Department of Biological and Molecular Sciences University of Stirling, Scotland, 153 pp.

Sanaiotti, T.M., Bridgewater, S. & Ratter, J.A. (1997) A floristic study of the savanna vegetation of the state of Amapá, Brazil, and suggestions for its conservation. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 13: 3–29.

Sanaiotti, T.M., Martinelli, L.A., Victoria, R.L., *et al.* (2002) Past vegetation changes in Amazon Savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica* 34 (1): 2–16.

Sankaran, M., Ratnam, J. & Hanan, N.P. (2004) Tree–grass coexistence in savannas revisited–insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology letters* 7: 480–490.

Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S. & Ferreira, L.G. (2007) *Mapeamento de cobertura vegetal do bioma Cerrado: estratégias e resultados*. Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, 33p.

Sano, E.E., Rosa, R., Brito, J.L.S. & Ferreira, L.G. (2010) Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment* 166: 113–124.

Sano, E.E., Rodrigues, A.A., Martins, E.S., Bettiol, G.M., Bustamante, M.M.C., Bezerra, A.S., *et al.* (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of Environmental Management* 232: 818–828.

Sarmiento, G. (1983) The savannas of tropical America. In: Bourliére, F. (Ed) *Ecosystems of the World*. Vol. 13. Elsevier, Amsterdam, pp. 245-288.

Sarmiento, G. & Pinillos M. (2001) Patterns and processes in a seasonally flooded tropical plain: the Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28: 985-996.

Sarmiento, G., Pinillos, M., Silva M.P. & Acevedo, D. (2004). Effects of soil water regime and grazing on vegetation diversity and production in a hyperseasonal savanna in the Apure Llanos, Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 20: 209–220.

Scaramuzza, C.A.M., Sano, E.E., Adami M., *et al*. (2017) Land-use and land-cover mapping of the brazilian Cerrado based mainly on landsat-8 satellite images. *Revista Brasileira de Cartografia* 6: 1041-1051.

Schmidt, I.B., Ferreira, M.C., Sampaio, A.B., Walter, B.M.T., Vieira, D.L.M. & Holl, K.D. (2019) Tailoring restoration interventions to the grassland-savanna-forest complex in central Brazil. *Restoration Ecology* 27: 942-948.

Silva J.M.C. & Bates J.M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *Bioscience* 52: 225–234.

Silva, F.A.M., Assad, E.D. & Evangelista, B.A. (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. & Ribeiro, J.F. (Ed.) *Cerrado: ecologia e flora*. v.1. Embrapa, Brasília, DF, pp. 69-88.

Silva, J.F., Fariñas, M.R., Felfili, J.M. & Klink, C.A. (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography* 33: 536-548.

Silva, J.M.C., Oren, D., Roma, J.C. & Henriques, M.P. (1997) Composition and distribution of avifauna of an Amazonian upland Savanna, Amapá, Brazil. *Ornithological Monographs* 48: 743–762.

Silva, J.S.V., Abdon, M.M. & Pott, A. (2007) Cobertura vegetal do Bioma Pantanal em 2002. In: Congresso Brasileiro de Cartografia. *Anais do XXIII Congresso Brasileiro de Cartografia*. Sociedade Brasileira de Cartografia, Rio de Janeiro, pp. 1030-1038.

Silva-Junior, M.C. (2005) *100 árvores do Cerrado: Guia de campo*. Ed. Rede de Sementes do Cerrado, Brasilia, 278 pp.

Silva-Souza, K.J.P., Pivato, M.G., Silva, V.C., Haidar, R.F. & Souza, A.F. (2022) New patterns of the tree beta diversity and its determinants in the largest savanna and wetland biomes of South America. *Plant Diversity* https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.09.006

Silveira F.A.O., Negreiros D., Barbosa N.P.U., *et al.* (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403: 129-152.

Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by *in situ* evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359–20364.

Simpson, K.J., Archibald, S. & Osborne, C.P. (2022) Savanna fire regimes depend on grass trait diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 37: 749-758. https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.010

Souza, E.D., Silva, C.R.M., Pinto, F.A., Carneiro, M.A.C., Paulino, H.B., Pacheco, L.P., *et al.* (2019) Soil quality indicators after conversion of "murundu" fields into no-tillage cropping in the Brazilian Cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 54: 1–9.

Stannard, B.L. (1995) *Flora of the Pico das Almas* - Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. Royal Botanic Gardens, Kew, London, 877 pp.

Staver, A.C., Archibald, S. & Levin, S.A. (2011) The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334: 230-232.

Toledo, M.B. & Bush M.B. (2008) A holocene pollen record of savanna establishment in coastal Amapá. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 80: 341-351.

Vale J.F. & Souza, M.I.L. (2005) Caracterização e distribuição dos solos das savanas de Roraima. In: R.I. Barbosa, H.A.M. Xaud and, J.M. Costa e Sousa (Ed.) *Savanas de Roraima: etnoecologia, biodiversidade e potencialidades agrossilvipastoris*. FEMACT, Boa Vista, Brasil, pp. 79-92.

Van Donselaar, R. (1968). Phytogeographic notes on the savanna flora of southern Surinam (South America). *Acta Botanica Neerlandica* 17: 393–404.

Van Donselaar, J. (1969) Observations on Savanna vegetation-types in the Guianas. *Vegetatio* 17: 271–312. https://doi.org/10.1007/BF01965914

Velazco, S.J.E., Villalobos, F., Galvão, F., & De Marco Júnior, P. (2019) A dark scenario for Cerrado plant species: effects of future climate, land use and protected areas ineffectiveness. *Diversity and Distributions* 25(4): 660-673. https://doi.org/10.1111/ddi.12886

Veldman, J.W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G.W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G.E., Veldman, R.G., Zaloumis, N.P., Putz, F.E. & Bond, W.J. (2015) Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13 (3): 154-162.

Veldman, J.W., Overbeck, G.E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G.W., Durigan, G., Buisson, E., Putz, F.E. & Bond, W.J. (2015a) Tyranny of trees in grassy biomes. *Science* 347: 484-485.

Veldman, J.W., Overbeck, G.E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G.W., Durigan, G., Buisson, E., Putz, F.E. & Bond, W.J. (2015b) Where tree planting and forest expansion are bad for biodiversity and ecosystem services. *BioScience* 65(10): 1011-1018.

Viana, P.L., Mota, N.F.O., Gil, A.S.B., Salino, A., Zappi, D.C., Harley, R.M., Ilkiu-Borges, A.L., Secco, R.S., Almeida, T.E., Watanabe, M.T.C., Santos, J.U.M., Trovó, M., Maurity, C. & Giulietti, A.M. (2016) Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: história, área de estudos e metodologia. *Rodriguésia* 67: 1107-1124, https://doi.org/10.1590/2175-7860201667501

Vidotto E., Pessenda L.C.R., Ribeiro, A.S., *et al.* (2007) Dinâmica do ecótono floresta-campo no sul do estado do Amazonas no Holoceno, através de estudos isotópicos e fitossociológicos. *Acta Amazonica* 37: 385-400.

Vieira, L.T.A., Azevedo, T.N., Castro, A.A.J.F. & Martins, F.R. (2022) Reviewing the Cerrado's limits, flora distribution patterns, and conservation status for policy decisions. *Land Use Policy* 115: 106038.

Villarroel, D. (2017) *Campos e savanas do subandino boliviano: flora, diversidade e fitogeografia*. Universidade de Brasília, Brasília, 205 pp.

Villarroel, D., Munhoz, C.B.R. & Proença, C.E.B. (2016) Campos y sabanas del Cerrado en Bolivia: delimitación, síntesis terminológica y sus caracteristicas fisionômicas. *Kempffiana* 12 (1): 47-80.

Walter, B.M.T. (2006) *Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas*. Universidade de Brasília, Brasília, 389 pp.

Walter, B.M.T., Carvalho, A.M. & Ribeiro, J.F. (2008) O conceito de savana e de seu componente Cerrado. In: S.M. Sano, Almeida S.P. de & Ribeiro J.F. (Org.) *Cerrado: ecologia e flora*. 1ed. v.1. Embrapa, Brasília, DF, pp. 19-45.

Walter, B.M.T., Vieira, R.F. & Noronha, S.E. (2018) A região Centro-Oeste. In: Vieira, R.F., Camillo, J. & Coradin, L. (Org.) *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: Plantas para o Futuro: Região Centro-Oeste*. Brasília, DF: MMA, pp. 67-90.

Walter, H. (1986) *Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global*. Editora Pedagógica e Universitária Ltda, São Paulo, 325 pp.

Werneck, F.P. (2011) The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30: 1630–1648.

Werneck, F.P, Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E. & Sites, J.W. (2011) Revisiting the seasonally dry tropical forests historical distribution: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.

Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites, J.W. & Costa, G.C. (2012) Climatic stability in the brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography* 39, 1695–1706.

Whittaker, R.H. (1975) *Communities and ecosystems*. MacMillan Publishing Co, New York, 385 pp.

Wood, J.R.I. (2011) *Guia Darwin de las plantas de los cerrados de la Chiquitania*. Darwin Initiative, Santa Cruz, Bolívia. 212 pp.

Zappi, D.C., Lucas, E., Stannard, B., *et al*. (2003) Lista das plantas vasculares de Catolés, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 21: 345-398.

Zappi, D.C., Moro, F.B., Walker, B., Meagher, T., Viana, P.L., Mota, N.F.O., Watanabe, M.T.C. & Lughadha, E.N. (2019) Plotting a future for Amazonian canga vegetation in a campo rupestre contexto. *PLoS ONE* 14 (8): e0219753 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219753

Recebido 08/08/2022.
Aceito 29/03/2023.
Publicado 15/05/2023.

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.