



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Departamento de Botânica

**Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal**



**LEANDRO FERREIRA DA SILVA**

**UMA ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA DAS FLORESTAS PRÉ-  
ANDINAS E ATLÂNTICAS A PARTIR DA MODELAGEM DE  
DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS COM  
DISTRIBUIÇÃO DISJUNTA**

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em  
Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto  
de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas  
Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre  
em Biologia Vegetal.**

**Área de Concentração Morfologia, Sistemática e Diversidade  
Vegetal.**

BELO HORIZONTE – MG

2015



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Departamento de Botânica

**Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal**



**LEANDRO FERREIRA DA SILVA**

**UMA ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA DAS FLORESTAS PRÉ-  
ANDINAS E ATLÂNTICAS A PARTIR DA MODELAGEM DE  
DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS COM  
DISTRIBUIÇÃO DISJUNTA**

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em  
Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto  
de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas  
Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre  
em Biologia Vegetal.**

**Área de Concentração Morfologia, Sistemática e Diversidade  
Vegetal.**

**Orientador: Prof. Dr. Ary Teixeira Oliveira filho  
Universidade Federal de Minas Gerais**

**Coorientador: Prof. Dr. Darién Eros Prado  
Universidad Nacional de Rosario**

**Coorientador: Dr. Marcelo Leandro Bueno**

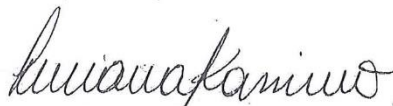
**BELO HORIZONTE – MG**

**2015**

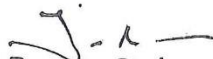
Dissertação defendida e aprovada, em 31 de agosto de 2015, pela  
banca examinadora constituída pelos professores:



*Dr. Marcelo Leandro Bueno (pesquisador na UFMG)*



*Dra. Luciana Hiromi Yoshino Kamino (Instituto Prístino)*



*Dr. João Renato Stehmann (UFMG)*

043

Silva, Leandro Ferreira da.

Uma análise biogeográfica das florestas Pré-Andinas e Atlânticas a partir da modelagem de distribuição potencial de espécies arbóreas com distribuição disjunta [manuscrito] / Leandro Ferreira da Silva. – 2015.

36 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Ary Teixeira Oliveira Filho. Co-orientador: Darién Eros Prado. Marcelo Leandro Bueno.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Botânica.

1. Biogeografia - Teses. 2. Domínio Atlântico – Teses. 3. Domínio Andino – Teses. 4. Padrão disjunto. 5. Biologia vegetal – Teses. I. Oliveira Filho, Ary Teixeira. II. Prado, Darién Eros. III. Bueno, Marcelo Leandro. IV. Universidade Federal de Minas Gerais. Departamento de Botânica. V. Título.

CDU: 581

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, imensamente, à minha grande família pelo apoio constante, em especial à minha mãe, Maria Ferreira, por me ensinar a ser melhor a cada dia, sempre me protegendo com suas inúmeras e incansáveis orações.

Ao meu orientador Prof. Dr. Ary Teixeira Oliveira-Filho, pelas inúmeras oportunidades e experiências ao longo dos últimos 3 anos. Por me aceitar como orientando, permitindo que eu fizesse parte do seletivo grupo “Rapa-do-Taxo” do Orientador.

Agradeço aos meus coorientadores. Ao Prof. Dr. Darién da Universidad Nacional de Rosario, por se dispor e ajudar na execução do projeto. Ao Dr. Marcelo, pela paciência e dedicação à ideia.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFMG que me acolheu e permitiu o desenvolvimento desta Dissertação. Todo seu corpo Docente, que me fez ser um grande admirador do grupo, presenciando inúmeras demonstrações de respeito e dedicação aos alunos, exercendo maravilhosamente bem a função de Professor.

À CAPES pela bolsa concedida, facilitando muito o processo da minha formação e execução deste trabalho.

Aos membros da banca examinadora deste trabalho, Dra. Luciana Hiromi Yoshino Kamino, Dr. João Renato Stehmann, Dr. Marcelo Leandro Bueno, Dr. José Pires de Lemos Filho e Dr. Suzana Neves Moreira, pela disponibilidade e contribuições.

Aos funcionários Denise Monteiro e Gustavo Silva por toda ajuda, mas principalmente, pelos sorrisos a mim sempre oferecidos.

Aos pesquisadores Toby Pennington e Kyle Dexter de Edinburgh que também, junto com o Prof. Ary, permitiram que eu vivenciasse grandes experiências, importantes para minha formação.

Aos amigos que surgiram durante o mestrado e que admiro muito, Marcelo, Erica, Vanessa, Pedro, Cris, Suzana, Juju, Nayara, Karina, Fernanda Freitas, Yuri, Aline, Samuel, Fernanda Araújo, pelos papos, sempre uma boa distração.

Aos meus grandes amigos de longa data, Ju, Karen, Vitor, Fran, Bruno, Cláudio e Suzana, que sempre interessados, me deram muito apoio nessa empreitada.

Agradeço à todos aqueles que fizeram, de alguma forma, parte desse processo e que não estão citados aqui.

À todos o meu muito obrigado!

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS .....	iv
RESUMO .....	v
ABSTRACT .....	vi
1 INTRODUÇÃO .....	7
2 MATERIAIS E MÉTODOS .....	10
2.1 Área de estudo .....	10
2.2 Banco de dados .....	12
2.3 Modelagem de Distribuição Potencial das espécies disjuntas .....	14
2.4 Validação dos modelos .....	15
3 RESULTADOS .....	16
4 DISCUSSÃO .....	20
4.1 As Espécies Disjuntas .....	20
4.2 Modelagem das espécies disjuntas .....	21
4.3 Distribuição das espécies disjuntas durante as flutuações do Quaternário Tardio .....	22
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	27
6 REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA .....	29

## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1 – Mapa da América do Sul com as localizações dos sítios de ocorrência das espécies com distribuição disjuntas, extraídos do NeoTropTree (Oliveira-Filho 2014).....	11
Figura 2 - Modelo de Distribuição Potencial para as 22 espécies arbóreas com distribuição disjuntas Andino-Atlântica, respectivamente, para os períodos: UI (2A); UGM (2B); Holoceno Médio (2C) e Atual (2D).....	20
Tabela 1 – Espécies disjuntas Andino-Atlânticas com suas respectivas Famílias, NR-Número de Registros, SD-Síndrome de Dispersão (Zoo-Zoocoria; Aut-Autocoria; Ane-Anemocoria) e Ecounidade. FP-Floresta Pluvial; FN-Floresta Nebular; FM-Floresta Mista; FS-Floresta Semidecídua; FD-Floresta Decídua; NfTA-Nanofloresta de Terras Altas; NfSa-Nanofloresta Semiárido; NfC-Nanofloresta Costeira. *NeoTropTree 2014.....	13
Tabela 2 - Variáveis Bioclimáticas selecionadas e extraídas do WordClim ( <a href="http://www.worldclim.org">http://www.worldclim.org</a> Hijmans et al. 2005) para a construção dos modelos.....	15
Tabela 3 – Espécies e seus respectivos valores para avaliação dos modelos gerados. <i>T.S</i> - <i>Test samples</i> ; <i>E.T.P.p.</i> - <i>Extern test presence points</i> ; <i>E.T. A.p.</i> - <i>Extern test absence points</i> ; <i>TSS</i> - <i>True Skill Statistic</i> ; <i>AUC</i> - <i>Area Under Curve (ROC)</i> .....	19

## RESUMO

A “face” da Terra está em constante transformação. Em consonância com isso, as espécies vegetais, em particular, estão sempre se (re)organizando em diferentes escalas de tempo e espaço em associação com as mudanças de fatores bióticos e físicos. Em especial na América do Sul, próximo a latitude que marca o Trópico de Capricórnio, nota-se uma grande diversidade de fitofisionomias. Padrões disjuntos de espécies denunciam uma possível comunicação pretérita entre formações vegetacionais semelhantes, mas hoje separadas por extensas áreas com vegetação e ambiente contrastantes. Com o objetivo de investigar a comunicação entre as formações vegetacionais que ocorrem, principalmente, na região central do continente Sul Americano, este trabalho pretende, através da Modelagem de Distribuição Potencial de Espécies, para o presente e passado, propor uma possível conexão ou corredor de dispersão das espécies arbóreas com distribuição disjunta nos Domínios Andino e Atlântico. Para isso, foram extraídos do banco de dados NeoTropTre listagens de espécies e dados Bioclimáticos. Foi feita uma modelagem das correlações atuais entre os padrões de variação da composição atual da flora arbórea, como resposta, e variáveis climáticas e espaciais como preditoras. As variáveis preditoras selecionadas foram empregadas em modelagens da distribuição atual e pretérita de três subconjuntos de espécies com distribuição disjunta (florestas nebulares, estacionais e pluviais). Foram construídos modelos preditivos para os últimos períodos Último Interglacial e Glacial Máximo do Pleistoceno, para o período do Holoceno Médio e Atual. As previsões geradas foram representativas de acordo com os parâmetros utilizados para a validação dos modelos. Os modelos gerados mostram uma possível mudança de ocupação das espécies ao longo dos períodos considerados. Para o período do Último Interglacial, o modelo sugere a formação de uma conexão ou corredor de dispersão entre os Domínios Andino e Atlântico localizada em região sub-tropical. O modelo para o período do Último Glacial Máximo, também sugere a formação de um corredor de dispersão ligando os Domínios formado em região tropical. Para os períodos Holoceno Médio e o Atual não há formação de corredores de dispersão que ligam os dois domínios. Para esses dois últimos períodos podemos observar a formação de dois Núcleos distintos representando os Domínios Andino e Atlântico em um padrão disjunto. O resultado alcançado com a modelagem sugere que o clima é um importante fator que promove a separação entre os dois Domínios Andino e Atlântico ao longo do tempo.

Palavras Chaves: Biogeografia, Padrão Disjunto, Modelagem de Distribuição Potencial de espécies, Domínio Atlântico, Domínio Andino.



## ABSTRACT

The “face” of the Earth is keep changing. In agree with this, the plant species, in particular, are always (re)organizing themselves in different scales of time and space, in association with biotic and physic factors’ changes. Especially in South America, it is possible to observe a great vegetation mosaic that suggests an environmental dynamism. Near to the latitude that marks the Capricorn Tropic, we can notice a big diversity of phytophysiology that, although they are distinct, they have some resemblance in its floristic composition. Furthermore, disjunct species pattern shows a possible past link between similar vegetation’s groups, but today, separated for extensive areas with contrasting environmental and vegetation. With the aim of investigate the link between the groups of vegetation that occur, mainly, in South America’s central region, this study intends, through Potential Species Distribution Modeling, to the present and past time, propose a possible connection or a dispersal corridor of the tree species with disjunct pattern in the Andes and Atlantic Domains. In order to do that, the data were extracted from NeoTropTree data base listing of species and environmental of WorldClim 1.4. Was made a modelling of currents correlations between the patterns of variations of the currents composition of the tree flora, how answer, and climates variables and spaces with predictors. The predictors variables selected, were employed in modelling of currents and past distributions of three subset (cloud, seasonal and rain forest). The past modeling were applied to the last pre-Glacial and Pleistocene Glacial periods, and to Middle-Holocene episodes. The generated predictions were representative according to the used parameters for the models validation. The generated models show a possible change in the species occupation over the considered period with the connections formation between the Andes and Atlantic Domains in the Last Interglacial and Last Maximo Glacial, suggesting, therefore, the formation of species dispersal corridor, nowadays, disjuncts

Key words: Biogeography, Disjunct Pattern, Potential Species Distributions Modelling, Atlantic Domain, Andes Domain.

## 1 INTRODUÇÃO

A transitividade do planeta tem permitido e direcionado fluxos de espécies vegetais, determinando padrões cambiantes ao longo do tempo e de todo o espaço geográfico. Desde que as primeiras plantas terrestres evoluíram, a face da Terra está constantemente mudando, de modo que podemos assumir, com segurança, que a flora de qualquer região, hoje, chegou invariavelmente de outro lugar (Smith 1962). Nos seus aproximadamente 4,5 bilhões de anos, o planeta tem passado por uma série de alterações, mais ou menos drásticas, que influenciaram, e ainda influenciam a evolução das espécies (Almeida & Santos 2010).

As mudanças e oscilações climáticas, particularmente durante o Pleistoceno, tiveram grande impacto não somente na distribuição, mas também no processo de diversificação das espécies (Haffer 1987; Forero & Gentry 1988). Nesse período, a vegetação da América do Sul experimentou alterações importantes tanto nos Andes, como nas planícies e em regiões montanhosas tropicais e subtropicais a leste da cordilheira, marcadas por expansões e retrações de florestas e outros tipos de vegetação (Bigarella *et al.* 1975; Ledru *et al.* 1996; Behling 2002; Bolzon & Marchiori 2002). Expansões e retrações da vegetação na América do Sul também ocorreram no Holoceno que apresentou no seu início condições de umidade maiores que atualmente, seguido de um episódio de seca em seu período médio e voltando gradualmente a altas umidades até o atual (Iriondo & Garcia 1993; Behling 1995; Bolzon & Marchiori 2002).

Para Haffer (1987) o clima, principalmente a sazonalidade, tem uma influência definitiva sobre o sistema operacional da distribuição atual da vegetação, e as mudanças climáticas, como as que ocorreram no final do Pleistoceno, foram responsáveis pelas mudanças na vegetação e na distribuição das espécies. As distribuições de *taxa* podem ser contínuas de caráter cosmopolita ou descontínua (disjunta), necessitando cada taxa de um conjunto de fatores condicionantes para sua sobrevivência no meio ambiente (Bigarella *et al.* 1975). Em particular, para Morrone & Crisci (1995), a distribuição disjunta seria a mais intrigante entre os padrões de ocorrência das espécies. No caso de espécies vegetais, “as disjunções são aquelas em que as plantas se distribuem de modo a ficarem separadas por vastos espaços, de forma que as diversas estações distam entre si mais do que o espaço coberto pela capacidade de dispersão das plantas nelas observadas” (Rizzini 1976).

Os padrões descontínuos ou disjuntos podem ser analisados a partir de dois eventos: Vicariância ou Dispersão. A distribuição disjunta de um táxon é causada por um evento de Dispersão (dispersão por salto) quando a migração do táxon ocorre através de uma barreira de uma área A para uma área B. Já o evento de Vicariância é quando o surgimento de uma barreira

entre a área A e a área B ocorre quando ambos os pontos já estejam ocupados pelo táxon (Stance 1989; Cox & Moore 2011). Em um evento Vicariante, as extinções de populações em uma área geralmente são resultantes de fatores estocásticos e, portanto, nem sempre atingem a totalidade das espécies ocorrendo na mesma região (Almeida & Santo 2010).

A distribuição das terras sul-americanas em diferentes latitudes e com formas de relevo variadas proporcionam a atuação e o desenvolvimento de diferentes sistemas atmosféricos, que contribuem para a não homogeneidade climática desta região (Reboita *et al* 2010). Concomitante a isso, o quadro de padrões vegetacionais também se apresenta bastante complexo. Na América do Sul, em especial na porção central do continente, observa-se um complexo mosaico vegetacional agrupado em Domínios e Províncias segundo características físicas-ambientais e florísticas (Cabrera & Willink 1973; Ab'Sáber 1977). Nessa região, dois Domínios florestais, Pré-Andino (Yungas Tucumano-Bolivianas) e Atlântico (Mata Atlântica), separadas principalmente por um terceiro Domínio, o Chaco, compartilham cerca de 301 espécies, sendo que 22 registradas apenas nos dois primeiros Domínios (Oliveira-Filho 2013), configurando um padrão de disjunção dessa taxa. Essa condição evidencia uma interessante relação dos dois Domínios, sugerindo um mecanismo que permitiu tal compartilhamento. Smith (1962) sugere que uma série de distribuições Andino-Atlânticas foram “suprimidas” pela última expansão do Domínio Chaqueño e de condições mais áridas. Tal afirmação foi corroborada recentemente no estudo de Golçalves & Souza (2013) sobre as origens das florestas subtropicais da América dos Sul. De acordo com Iriondo & Garcia (1993), registros de pólen indicam a presença de densas florestas nas planícies argentinas a cerca de 8.000 anos Antes do Presente (AP). Prado (1993b), sugere uma maior similaridade florística entre os conjuntos florestais situados bordeando o Chaco *sensu stricto* a leste e oeste do que com o próprio Chaco.

Atualmente, a Biogeografia tem lançado mão de diferentes métodos de pesquisas na busca de melhor compreensão da distribuição das espécies (Almeida & Santos 2010). Uma técnica de estudo que tem sido bastante utilizada é a Modelagem de Distribuição Potencial de Espécie (i.e. Carnaval & Moritz 2008; Werneck *et al.* 2011, 2012; Pena *et al.* 2014). A partir da modelagem, tem-se gerado interessantes resultados, que auxiliam na compreensão da formação dos padrões de ecossistemas pela determinação aproximada da distribuição potencial e amplitude de ocorrência das espécies. Esse tipo de produto se torna bastante relevante uma vez que a distribuição geográfica das espécies é a informação básica para o estudo da Biogeografia (Dutra 2009).

Os modelos podem ser construídos em função da distribuição de variáveis ambientais que determinam a distribuição das espécies (Franklin 1995), do seu nicho fundamental

(Peterson 2001). De Marco Jr & Siqueira (2009) define nicho como o conjunto de condições e recursos nos quais os indivíduos de uma espécie são capazes de sobreviver, crescer e reproduzir. Logo, o conhecimento dessas condições e recursos contribuem para predizer os locais de ocorrência de espécies, tornando-se uma interessante ferramenta para, entre outros objetivos, entender o impacto das mudanças climáticas sobre comunidades de organismos, influenciando, portanto, nos estabelecimentos de padrões dos ecossistemas.

Considerando uma possível ligação mais efetiva no passado entre as florestas Yungas Tucumano-Bolivianas e Atlânticas, este trabalho propõem, a partir de técnicas de modelagem, contribuir com mais evidências para as hipóteses que defendem a existência pretérita de ambientes florestais de conexão Andino-Atlântico. Esses ambientes, portanto, sejam eles em forma de um *continuum* ou não, teriam permitido o fluxo de espécies entre as florestas ao longo do território sul-americano, principalmente, nos limites próximos ao Trópico Austral. Sendo assim, o objetivo deste trabalho é o de investigar uma possível rota de migração das espécies de plantas arbóreas que apresentam distribuição atual disjuntas Andino-Atlântica, através de Modelagem de Distribuição Potencial de espécies em diferentes períodos do Quaternário Tardio. Por se tratar de um processo de modelagem em uma grande escala geográfica, os modelos são construídos a partir do “Nicho Climático” das espécies arbóreas disjuntas (Pearson & Dawson 2003; Franklin & Miller 2009).

Consequentemente, as perguntas básicas que norteiam esta pesquisa são:

- (i) Existiu alguma conexão entre as florestas úmidas dos Yungas Tucumano-Bolivianas e as florestas Atlânticas?
- (ii) Se existiu, em qual período ocorreu a adequabilidade climática para a formação desta possível conexão entre as duas florestas?
- (iii) O Chaco como descrito na literatura, seria uma barreira climática para a expansão das florestas Yungas Tucumano-Bolivianas e Atlânticas para o centro do continente?

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

Apesar da aplicação da modelagem considerar toda a área continental da América do Sul, a região entre a costa brasileira (Sul, Sudeste e Nordeste), uruguaia e argentina até a face leste boliviana e argentina dos Andes, compõe a área foco deste trabalho (Figura 1). Nesta região encontram-se os Núcleos Florísticos Atlântico e Pré-Andino, os quais, separados pelo Núcleo Chaco, compartilham centenas de espécies.

O Núcleo Florístico Atlântico é caracterizado pelas formações florestais do Domínio Atlântico (Ab'Saber 2003). Em função da sua extensão latitudinal, as florestas Atlânticas estão sob a influência de diferentes condições físicas-ambientais, principalmente, climatológicas. Siqueira (1994) e Oliveira-Filho & Fontes (2000) demonstraram a existência de diferenciação florística entre as florestas tropicais costeiras do Nordeste e do Sul/Sudeste do Brasil correlacionadas às variações climáticas, formando dois Blocos distintos. Existe ainda uma diferenciação em direção ao interior do continente concomitante à redução da umidade (Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Segundos dados do IBGE (2002), no Bloco Nordeste Litorâneo, as médias de temperaturas estão acima de 18°C, classificado como clima Tropical sem estação seca à 5 meses secos, já na porção mais continental, o clima pode apresentar 4 a 8 meses secos. O clima do Bloco Sul/Sudeste apresenta médias de 15° a 18° e médias entre 10° a 15° mais ao sul, não apresentando períodos de seca ou até 6 meses secos. Em algumas áreas mais ao sul, temos ainda clima do tipo mesotérmico mediano com médias < 10° sem seca a 2 meses secos, sendo superúmido a úmido (IBGE 2002).

O relevo também é bastante variado na porção do Domínio Atlântico. No Bloco do Nordeste litorâneo o relevo é formado por Tabuleiros, Planaltos, Serras, Colinas e Depressões, e no interior do continente Planícies. No Bloco Sul/Sudeste encontramos Planaltos, Depressões, Planícies e Serras, podendo em alguns pontos a altitude chegar acima de 1800m na Serra Geral, e 2700m na Serra da Mantiqueira (IBGE 2006; 2007).

O Domínio Pré-Andino é caracterizado pelas Yungas Tucuma-Bolivianas, florestas densas que se estendem pela vertente oriental dos Andes da Venezuela ao Norte da Argentina, ocorrendo de 400 à 3500m de altitude, dependendo da latitude (Cabrera 1973). Possui grande afinidade florística com a região Amazônica compartilhando vários gêneros (Zuolaga 2008), e grande riqueza em espécies, tanto tropicais quanto subtropicais (Parodi 2002).

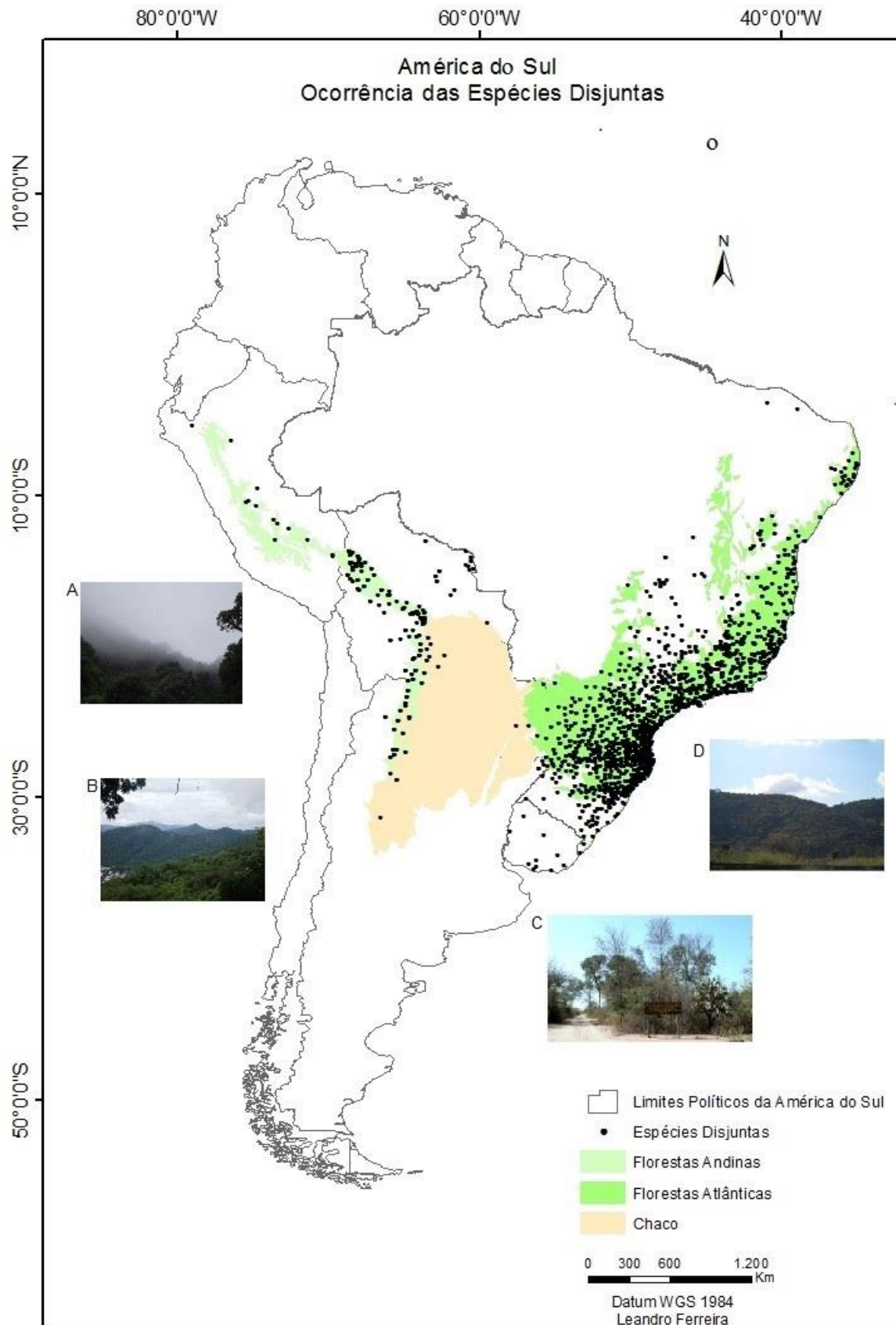


Figura 1 – Mapa da América do Sul com os sítios de ocorrência das espécies disjuntas, extraídos do NeoTropTree (Oliveira-Filho 2014.). As fotos ilustram as fisionomias das áreas de estudo: A) Yungas (Floresta Nebular no Parque Nacional Calilegua – Argentina); B) Yungas (Cerro San Bernardo – Argentina); C) Chaco (Parque Nacional – Argentina); D) Floresta Atlântica Semidecídica (Juatuba – Brasil).

Em geral, na área denominada Domínio Pré-Andino, o clima apresenta-se com médias anuais de 14° a 28°C e grande umidade devido a abundante precipitação que ocorre, principalmente, no verão chegando a médias de 1000 a 2500mm anuais (Brown 2002; Parodi 2002; Zuoloaga, 2008). A precipitação diferencia-se em função da Latitude e também da Altitude, podendo ser separadas em três pisos: 400-600m; 600-1500m, e 1500-3500m (Zuoloaga 2008).

Já a região entre os dois Domínios florestais mencionados, o Chaco, cobre uma vasta área plana (~400m altitude), cerca de 1.000.000Km<sup>2</sup> (Bucher 1982 *apud* Prado 1993a), do Norte da Argentina, Oeste do Paraguai e Sudeste da Bolívia, além de pequena área na região Centro-Oeste do Brasil (Prado 1993a). A vegetação é formada por elementos arbóreos e arbustivos com destaque para o gênero *Shinopsis* e elementos de savana (Prado 1993a). A área apresenta condições sazonais bastante severas, com amplitudes térmicas significativas, onde a máxima pode chegar a 48°C no verão e ainda ocorrerem geadas no inverno por quase todo território, além do decaimento do índice anual de precipitação que vai de 1000mm no Leste para menos de 500mm à oeste e com seis de seca, abril a setembro (Prado 1993a; Pennington 2000). O relevo é constituído basicamente de uma grande planície formada pelo acúmulo de sedimentos, advindos principalmente dos Andes e os solos são marcados pela salinidade originada das transgressões marinhas (Prado 1993a; Pennington 2000).

## 2.2 Banco de dados

Foram selecionadas 23 espécies arbóreas de ocorrência disjuntas compartilhadas entre as Florestas Yungas Tucumano-Bolivianas e as Florestas Atlânticas (Tabela 1). Os dados de ocorrência das espécies foram extraídos do NeoTropTree (Oliveira-Filho 2014), um banco de dados compilados da literatura e espécimes de herbário que consiste em mais de “1500 sítios” em áreas pré-selecionadas da América do Sul. Cada sítio possui um raio de “5 km” contendo registros de ocorrência das espécies arbóreas e arborescentes (plantas com caule livre >3 m de altura), além de informações das áreas de ocorrências, como fitofisionomias, altitude e variáveis edáficas e climáticas (ver descrição, história e protocolo em <http://www.icb.ufmg.br/treetlan>). Dos totais de 701 espécies registradas nas Florestas Yungas Tucumano-Bolivianas e 2935 espécies registradas nas Florestas Atlânticas, foram identificadas 301 espécies em comum. No entanto, 261 destas são compartilhadas também com as Províncias do Cerrado e/ou Amazônica, descaracterizando uma disjunção Andino-Atlântica. Outras quinze espécies ocorrem em condições de semiaridez na periferia ou interior da Província do Chaco, igualmente

descaracterizando-as como disjuntas. Uma outra espécie, *Maytenus boaria* Molina, foi igualmente eliminada, uma vez que apresenta uma distribuição muito contrastante com as demais, ocorrendo também na vertente Pacífica dos Andes e estendendo-se na direção sul até a Terra do Fogo. Por motivo semelhante, também foi eliminada *Weinmannia pinnata* L., devido à sua ampla distribuição, que vai até a América Central e Caribe. Restaram, assim, as 22 espécies relacionadas.

Tabela 1 – Espécies disjuntas Andino-Atlânticas com suas respectivas Famílias, **NR**-Número de Registros, **SD**-Síndrome de Dispersão (**Zoo**-Zoocoria; **Aut**-Autocoria; **Ane**-Anemocoria) e Ecounidade. **FP**-Floresta Pluvial; **FN**-Floresta Nebular; **FM**-Floresta Mista; **FS**-Floresta Semidecídua; **FD**-Floresta Decídua; **NfTA**-Nanofloresta de Terras Altas; **NfSa**-Nanofloresta Semiárido; **NfC**-Nanofloresta Costeira. \*NeoTropTree 2014

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>NR*</b>	<b>SD</b>	<b>Ecounidades *</b>
Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H.Rainer	240	Zoo <sup>3</sup>	FN; FM; FS
Asparagaceae	<i>Cordyline spectabilis</i> Kunth & Bouché	202	Zoo <sup>7</sup>	FN; FM; FS; FD; NfTA
Asteraceae	<i>Baccharis microdonta</i> DC.	180	Ane <sup>4</sup>	FN; FS; NfTA
Celastraceae	<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	474	Zoo <sup>8</sup>	FP; FN; FM; FS; FD; NfTA; NfSa; NfC
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	527	Aut/Ane <sup>1,3</sup>	FP; FN; FM; FS; NfTA; NfC
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum argentinum</i> O.E.Schulz	201	Zoo <sup>1</sup>	FP; FN; FM; FS; FD; NfTA; NfC
Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	211	Auto <sup>2</sup>	FP; FN; FM; FS; FD; NfTA; NfC
Fabaceae	<i>Centrolobium microchaete</i> (Mart. ex Benth.) H.C.Lima	64	Ane <sup>5</sup>	FP; FN; FS; NfTA
	<i>Inga subnuda</i> Salzm. ex Benth.	187	Zoo <sup>9</sup>	FP; FN; FS; NfTA; NfC
	<i>Parapiptadenia excelsa</i> (Griseb.) Burkart	54	-	FS
Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i> (Schnizl.) Cuatrec.	121	Zoo <sup>1</sup>	FP; FN; FS; NfTA
Melastomataceae	<i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	210	Zoo <sup>4</sup>	FN; FM; FS; NfTA
	<i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	217	Zoo	FN; FM; FS; NfTA
	<i>Leandra regnellii</i> (Triana) Cogn.	284	Zoo <sup>11</sup>	FP; FN; FM; FS; NfTA
Myrtaceae	<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	190	Zoo <sup>6</sup>	FP; FN; FM; FS; NfTA; NfC
Polygonaceae	<i>Coccoloba persicaria</i> Wedd.	61	-	FN; FS
Proteaceae	<i>Roupala meirsneri</i> Sleumer	107	Ane <sup>10</sup>	FP; FN; FS; NfTA
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) Benth. & Hook.f.	306	Ane <sup>1</sup>	FP; FN; FM; FS; NfC; NfSa
Rutaceae	<i>Almeidea rubra</i> A.St.-Hil.	41	Aut <sup>2</sup>	FP; FN; FM; FD; NfC
	<i>Conchocarpus pentandrus</i> (Engl.) Kallunki & Pirani	33	Aut	FN; FP; FS; NfTA
Sapindaceae	<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.	170	Zoo <sup>1</sup>	FP; FN; FM; FS; FD; NfTA; NfSa; NfC
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis sellowiana</i> Taub.	49	Zoo <sup>8</sup>	FN; FM; FS; FD; NfTA

<sup>1</sup> Polisel & Franco 2010; <sup>2</sup> Abreu *et al.* 2014; <sup>3</sup> Ferreira 2013; <sup>4</sup> Moreno 2015; <sup>5</sup> Carvalho 2006; <sup>6</sup> Scipioni 2013; <sup>7</sup> Oliveira Jr. *et al.* 2014; <sup>8</sup> Sistema Ambiental de São Paulo; <sup>9</sup> Silva *et al.* 2012; <sup>10</sup> César *et al.* 2013; <sup>11</sup> Leibsct 2009.



Foram ainda identificados os tipos de Síndrome de Dispersão (Pijl 1972 *apud* Campassi 2006) que sugere a capacidade de se dispersarem ao longo do espaço, e as “Ecounidades”, definidas a partir da proposta nomeclatural de Oliveira-Filho (2009), com intuito de subsidiar a discussão.

### 2.3 Modelagem de Distribuição Potencial das espécies disjuntas

Para determinar a possível conexão entre as Florestas Pré-Andinas e Atlânticas a partir da Modelagem de Distribuição Potencial das espécies disjuntas compartilhadas, variáveis bioclimáticas foram extraídas para toda porção continental da América do Sul a partir do WorldClim. Essas variáveis foram extraídas na resolução espacial de aproximadamente 5km (30 arc-segundos), para quatro diferentes períodos: Atual (~1.950 a 2.000); Holoceno médio (cerca de 6.000 anos antes do presente - AP); Último Glacial Máximo – UGM (cerca de 22.000 AP) e Último Interglacial - UI (cerca de 140.000 AP) (Hijmans *et al.* 2005). Após acessar a correlação entre as variáveis bioclimáticas, das 19 disponíveis, nós retivemos 11 (Tabela 2), eliminando aquelas com menor relevância biológica presumida do grupo de variáveis altamente relacionadas ( $r > 0.9$ ). Este processo foi realizado para evitar a sobre parametrização da nossa modelagem como variáveis redundantes. Os modelos gerados para cada espécie foram somados utilizando o programa ArcGIS v.10.1, a fim de se obter um modelo de distribuição potencial para o conjunto das 22 espécies.

O software utilizado para a modelagem das 22 espécies foi o MaxEnt v.3.3 (Phillips *et al.* 2006). O MaxEnt tem demonstrado que muitas vezes supera outras técnicas de modelagem para identificar áreas críticas para a manutenção de populações de espécies (Elith *et al.* 2006, 2011; Pearson *et al.* 2007; Phillips & Dudík 2008; Gogo-Prokurat 2011; Pena *et al.* 2014). Outra importante razão para a escolha do MaxEnt é que o mesmo permite usar “presença” e “pseudo-ausência” de dados das espécies, que é de grande utilidade porque a grande maioria dos dados bióticos são apenas de presença (Elith *et al.* 2006; Phillips & Dudík 2008).

Definido um valor de limite de corte para distinguir as áreas consideradas adequadas e inadequadas, os pixels com valores acima deste limite foram considerados como tendo características ambientais adequadas para a manutenção de populações viáveis das espécies (Pearson *et al.* 2007). Utilizou-se o "Presença Treino mínimo", como o método para o limite de corte, já que este assume que a presença da espécie é restrita ao local pelo menos tão adequado como aqueles em que a espécie tem sido observada até agora, e que áreas acima desse limite são realmente adequadas para as espécies (Pearson *et al.* 2007).

Tabela 2 - Variáveis Bioclimáticas selecionadas e extraídas do WordClim (<http://www.worldclim.org> Hojmans et al. 2005) para a construção dos modelos.

<b>Código</b>	<b>Descrição</b>
BIO1	Temperatura Média Anual
BIO2	Média Diurna (Média do mês) - (temp. max - temp. min).
BIO4	Temperatura Sazonal (Desvio Padrão *100)
BIO5	Temperatura Máxima do Mês mais Quente
BIO6	Temperatura Mínima do Mês mais Frio
BIO11	Média da Temperatura do Trimestre mais Frio
BIO12	Precipitação Anual
BIO13	Precipitação do Mês mais Úmido
BIO15	Sazonalidade da Precipitação
BIO17	Precipitação do Trimestre mais Seco
BIO18	Precipitação do Mês mais Quente

#### 2.4 Validação dos modelos

Para a validação dos modelos produzidos neste trabalho usamos as medidas de precisão Sensitividade, Especificidade, *True Skill Statistic* (TSS) e *Area Under Curve ROC* (AUC) que foram obtidas a partir do conjunto de cinco réplicas feitas para cada espécie. Sensitividade é a probabilidade de o modelo prever corretamente um local de presença de uma espécie; Especificidade é a probabilidade de o modelo de prever corretamente um local de ausência conhecido (Liu *et al.* 2009). Já o TSS é definido como a média da taxa de sucesso de predição líquida para sítios de presença e para sítios de ausências (Liu *et al.* 2009). Para AUC, Mason & Graham (2002) define como sendo a área sob a curva ROC que caracteriza a qualidade de um sistema preditivo que descreve a capacidade de prever corretamente a ocorrência ou a não ocorrência de um evento pré-definido. Para o modelo de distribuição de espécie, a AUC é equivalente à probabilidade do modelo em classificar corretamente uma área, aleatoriamente escolhida, como um local de presença da espécie com maior “valor” do que um local de ausência (menor “valor”) (Pearce & Ferrier 2000 *apud* Liu *et al.* 2009). Para o cálculo dos parâmetros foram utilizados 93 pontos de ocorrência da espécie *Astrocaryum murumuru* Mart. (Arecaceae de distribuição amazônica) como pontos de ausência conhecida. Os pontos de ocorrência dessa palmeira foram utilizados por representar um ambiente típico onde não há registros das espécies disjuntas. Um modelo que discrimina bem a presença da ausência terá alto valor de Sensitividade e Especificidade (Peterson *et al.* 2011).

### 3 RESULTADOS

As 22 espécies identificadas como disjuntas, pertencem a 16 famílias, das quais Fabaceae e Melastomataceae possuem o maior número de representantes, três espécies cada uma. As espécies da família das Melastomataceae são todas de um mesmo gênero, *Leandra*. Quanto ao tipo de dispersão, o conjunto de espécies apresenta as três formas mais comuns: Zoocoria (15 espécies); Anemocoria (5 espécies) e Autocoria (4 espécies). Já as Ecounidades, são representadas por oito classes que permitem compreender melhor as condições físicas ambientais que exercem influência na ocorrência das espécies. São elas: Floresta Pluvial; Floresta Nebular; Floresta Mista; Floresta Semidecídua; Floresta Decídua; Nanofloresta de Terras Altas; Nanofloresta Semiárido e Nanofloresta Costeira.

Quanto à predição, a qualidade dos modelos para as 22 espécies disjuntas analisadas, de acordo com os valores calculados de *AUC* e *TSS* para as previsões geradas pelo MaxEnt, foram representativos (Tabela 3). Isto significa que o desempenho do modelo do MaxEnt neste estudo é melhor que o aleatório e/ou acaso. Isto foi confirmado pela atribuição correta dos dados teste sob os modelos, que foram significativos, indicando que os modelos mostraram um bom desempenho em distinguir a ocorrência das espécies em relação as variáveis bioclimáticas.

Foram obtidos quatro modelos para a distribuição potencial da ocorrência em conjunto das 22 espécies disjuntas Andino-Atlânticas (Figura 2) e para os períodos do UI, UGM, Médio-Holoceno e Atual.

Para a Projeção do Modelo para o UI (Figura 2A), podemos observar a formação de um grande Núcleo de adequabilidade para a ocorrências das espécies projetado na porção Atlântica do continente, cobrindo uma vasta área do Domínio dos Pampas e do sul do Domínio do Chaco. A área de alta adequabilidade desse Núcleo estende-se, no sentido norte-sul, do sul do estado de Minas Gerais até o Uruguai. No sentido leste-oeste, a alta adequabilidade estende-se de todo o litoral Sul e Sudeste do Brasil até a região central da Argentina e Paraguai. Já na porção oeste do continente, podemos distinguir um segundo e importante Núcleo, o Núcleo Pré-Andino Boliviano. Esse Núcleo estende-se do centro-sul do Peru ao centro da Argentina (sul do Domínio do Chaco), de forma quase que linear e bem mais estreito, se comparado ao primeiro Núcleo, margeando a vertente leste dos Andes. Outros pequenos Núcleos são formados, principalmente mais ao norte do continente, na Bolívia e Venezuela, e também ao sul, na região central do Chile.

Os Núcleo Atlântico e Pré-Andino Boliviano, em suas porções mais austral, criam uma área, aparentemente, interligando os dois Núcleos. Esta ligação se desenvolve quase que em um

contorno pela porção sul do Domínio Chaquenho, área que apresenta hoje condições ambientais bastante severas para as espécies disjuntas, com índices baixos de umidade e grande amplitudes térmicas.

Para o período do UGM (Figura 2B), ocorre uma retração dos Domínios para o norte e uma expansão da adequabilidade ambiental mais no sentido longitudinal, agora, ao norte do Domínio do Chaco. É possível observar também que o Núcleo Pré-Andino Boliviano, apesar da retração em sua porção sul, ocupa uma maior área longitudinalmente, em uma expansão para o leste da Bolívia. Já o Núcleo Atlântico expande fortemente para a região do estado do Mato Grosso do Sul e nordeste do Paraguai, para áreas úmidas de influência amazônica.

Seguindo a sequência climática do Quaternário Tardio analisada, na projeção para o Holoceno Médio (Figura 2C), nota-se uma maior retração das áreas ocupadas pelos Núcleos Pré-Andino e Atlântico. Nesse período, os núcleos apresentam-se mais isolados, sem sinal de uma ligação mais efetiva entre eles. No entanto, ainda podemos notar uma leve ocupação em áreas mais centrais do continente, via norte do Domínio Chaquenho, talvez, como resquícios do que foi no UGM.

O modelo obtido para o período Atual (Figura 2D), mostra os dois Núcleos principais marcadamente isolados, com leves registros na porção central do continente. O Núcleo de maior extensão territorial, Núcleo Atlântico, ocorre próximo ao litoral das regiões Sul e Sudeste do Brasil e estendendo-se do Rio Grande do Sul até Pernambuco. O Núcleo Pré-Andino Boliviano, ocorre em toda a vertente leste dos Andes bolivianos, formando uma região mais estreita que o Núcleo Atlântico e estendendo-se do norte da Argentina até o Peru.

Tabela 3 – Espécies e seus respectivos valores para avaliação dos modelos gerados para o período Atual. *T.S* - Test samples; *E.T.P.p.* - Extern test presence points; *E.T. A.p.* - Extern test absence points; *TSS* - True Skill Statistic; *AUC* - Area Under Curve (ROC).

<b>Espécie</b>	<b><i>T.S</i></b>	<b><i>E.T.P.p.</i></b>	<b><i>E.T. A.p.</i></b>	<b>Sensitividade</b>	<b>Especificidade</b>	<b>TSS</b>	<b>AUC</b>
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.	126	168	93	0,99	1,00	1,00	0,99
<i>Almeidea rubra</i> A.St.-Hil.	30	40	93	0,98	1,00	1,00	0,98
<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H.Rainer	180	240	93	1,00	0,90	0,90	0,98
<i>Baccharis microdonta</i> DC.	135	180	93	0,99	1,00	1,00	0,97
<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) Benth. & Hook.f.	228	303	93	1,00	0,97	0,96	0,97
<i>Centrolobium microchaete</i> (Mart. ex Benth.) H.C.Lima	48	63	93	0,97	1,00	0,96	0,96
<i>Clethra scabra</i> Pers.	394	525	93	0,99	1,00	1,00	0,96
<i>Coccoloba persicaria</i> Wedd.	46	61	93	0,98	0,98	0,98	0,97
<i>Conchocarpus pentandrus</i> (Engl.) Kallunki & Pirani	25	33	93	0,95	1,00	0,96	0,99
<i>Cordyline spectabilis</i> Kunth & Bouché	152	202	93	1,00	1,00	1,00	0,98
<i>Daphnopsis sellowiana</i> Taub.	37	49	93	0,97	1,00	0,98	0,99
<i>Erythroxylum argentinum</i> O.E.Schulz	146	194	93	0,99	1,00	1,00	0,97
<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	147	196	93	0,99	1,00	1,00	0,97
<i>Inga subnuda</i> Salzm. ex Benth.	135	180	93	0,99	1,00	1,00	0,98
<i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	158	210	93	0,99	0,97	0,98	0,97
<i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	162	217	93	1,00	1,00	1,00	0,98
<i>Leandra regnellii</i> (Triana) Cogn.	213	284	93	1,00	1,00	1,00	0,98
<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	349	465	93	1,00	0,94	0,94	0,96
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	156	208	93	0,99	0,99	1,00	0,97
<i>Parapiptadenia excelsa</i> (Griseb.) Burkart	39	52	93	0,97	0,99	0,98	0,97
<i>Roupala meirsneri</i> Sleumer	81	107	93	0,99	1,00	1,00	0,99
<i>Vantanea compacta</i> (Schnizl.) Cuatrec.	90	119	93	0,99	1,00	1,00	0,99

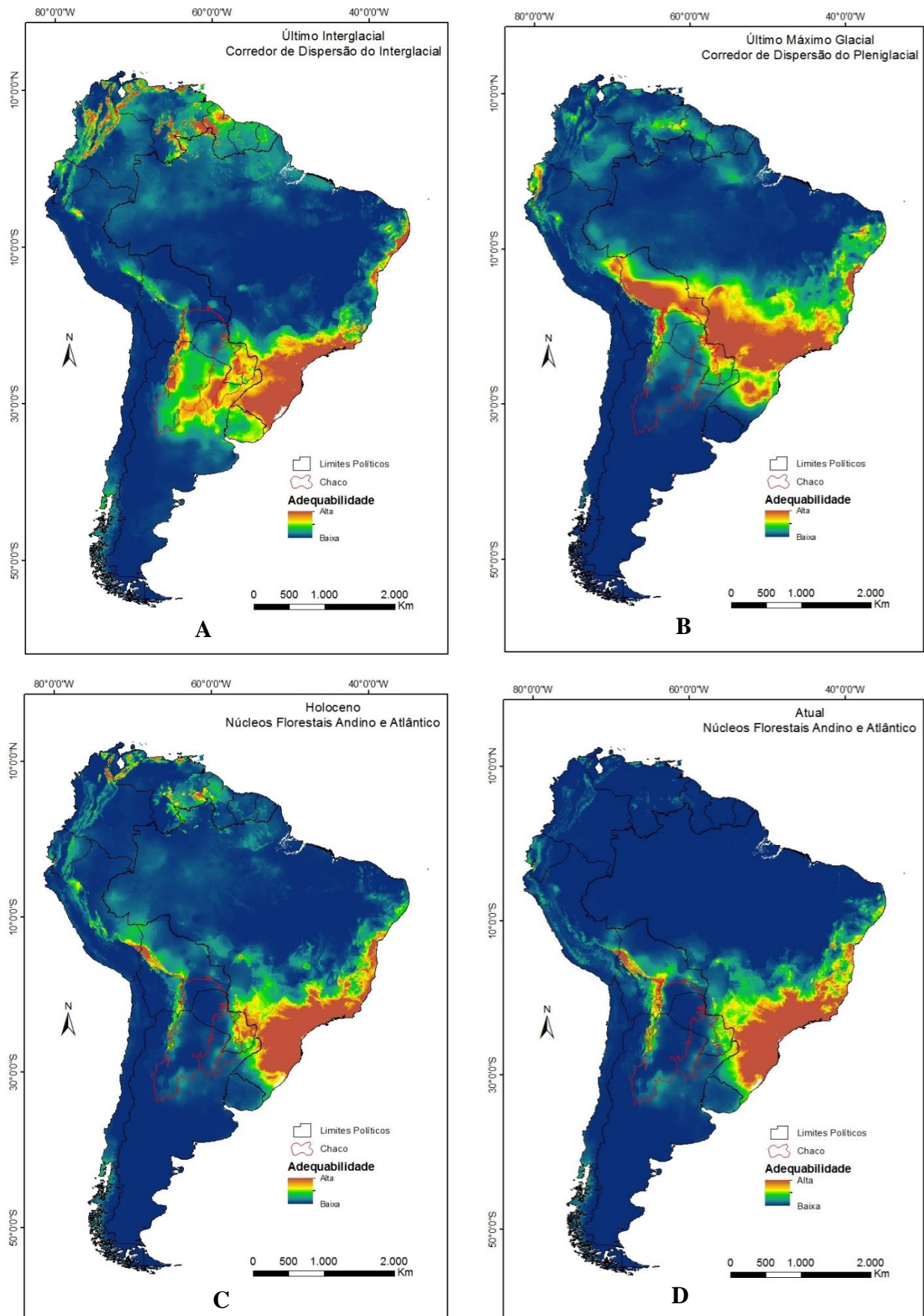


Figura 2 - Modelo de Distribuição Potencial para as 22 espécies arbóreas com distribuição disjuntas Andino-Atlântica na América do Sul, respectivamente, para os períodos: UI (A); UGM (B); Holoceno Médio (C) e Atual (D).

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 As Espécies Disjuntas

Os mecanismos de dispersão das espécies vegetais são importantes na determinação dos padrões de ocorrência dos grupos de *taxa*. O grupo das 22 espécies consideradas neste trabalho é caracterizado, principalmente, pelo tipo de dispersão denominado Zoocoria (60%). Este tipo de dispersão é o mais comum nas vegetações mais densas, em formações do tipo florestal que se desenvolvem sob condições de alta umidade (Frankie *et al.* 1974; Campassi 2006; Luz *et al.* 2008; Stefanello 2010; Coutinho 2012). Estando intimamente relacionada com a fauna, a dispersão dessas espécies ocorrerá muito em função da existência de habitats adequados para sobrevivência ou deslocamento dos animais dispersores. Já as espécies anemocóricas e autocóricas, representadas, respectivamente, 24% e 12% do total das espécies disjuntas, dependem de eventos aleatórios para dispersão de suas sementes (Corrêa 2007). Embora mais comuns em vegetações abertas (Campassi 2006; Luz *et al.* 2008; Coutinho 2012), as ocorrências dessas espécies podem indicar sazonalidade climática nas áreas quando existem em maiores proporções.

Nas florestas úmidas, a dispersão do tipo zoocórica é realizada, principalmente, pelas aves (Campassi 2006; Stefanello 2010). Para dispersão em grandes escalas geográficas, o mecanismo conta com aves que se deslocam por longas distâncias. Este tipo de migração parece estar associado à sazonalidade climática, ou seja, tende a ocorrer mais no sentido latitudinal do que no sentido longitudinal, estando intimamente relacionado com os hábitos alimentares das espécies migratórias (Orr 1986; Alves *et al.* 2007; Coutinho 2012). Tais condições e características do processo de migração das aves podem trazer grandes limitações para a dispersão das espécies arbóreas disjuntas Andino-Atlânticas, diminuindo o caráter dispersionista do padrão disjunto aqui considerado. Isso, e admitindo que o dispersionismo é, normalmente, um evento comparativamente isolado que afeta, muito esporadicamente, mais de um organismo (Cox & Moore 2011), além da inexistência de registros de uma rota migratória Yungas e Florestas Atlânticas, é possível atribuir ao processo da formação do padrão disjunto das espécies um caráter vicariante.

Outros fatores ambientais também podem ser importantes na determinação dos padrões. Os ambientes de ocorrência das espécies disjuntas atribuem ao conjunto características que nos permitem entender melhor as áreas ocupadas nos modelos gerados. As Ecounidades identificadas aqui, sugerem condições físico-ambientais mais adequadas às 22 espécies disjuntas usadas nos modelos. Em sua grande maioria, as espécies disjuntas são registradas

predominantemente em ambientes denominados de Floresta Pluvial, Floresta Nebular; Nanofloresta de Terras Altas e Floresta Mista. De uma forma geral, estas condições atribuem, ao conjunto de espécies, um viés úmido e frio, além de associá-las as terras altas.

#### 4.2 Modelagem das espécies disjuntas

Os valores dos parâmetros utilizados para a validação dos modelos, são bastante expressivos, sugerindo uma alta precisão preditiva. Os valores alcançados de Sensitividade demonstram que a taxa de previsão de pontos do tipo “verdadeiro positivos” é alta, o que confere menor “erro de omissão” do modelo (Giannini *et al.* 2012). Os valores de Especificidade demonstram que a taxa de previsão correta de “falso positivo” também é alta. Portanto, segundo esses dois parâmetros, os modelos discriminam bem a ausência da presença (Peterson *et al.* 2011). Em função dos altos valores de Sensitividade e Especificidade, o *TSS* também se mostra elevado, o que indica que o modelo discrimina substancialmente a presença e a ausência. Para *AUC*, nenhum modelo alcançou o valor máximo, mas os valores se mantiveram altos. Isso indica que a classificação das áreas em maior e menor valor de acordo com a previsão de presença e ausência das espécies é alta, o que caracteriza alta confiabilidade da predição final dos modelos.

Para os quatro modelos as variáveis Temperatura sazonal; Temperatura máxima do mês mais quente; Temperatura média do trimestre mais frio foram as que mais contribuiram. Isso sugere que os fatores ligados a temperaturas e sua sazonalidade parecem ser os mais determinantes para ocorrência desse conjunto de espécies. No entanto, é bastante plausível que a umidade e precipitação podem estar fortemente relacionada com a determinação da existência ou não dessas espécies na área. Percebemos isso nos modelos que mostram a região do Domínio do Chaco como um “hiato” para a ocorrências das espécies. Nos modelos para os períodos Atual e Holoceno Médio a mesma aparece completamente inadequada climaticamente. Para o período UGM, notamos que a ligação entre os dois Domínios parece “contornar” pelo Norte a região do Domínio do Chaco com leves intrusões de adequabilidade no espaço chaquenho. Já no modelo para UI, a ligação entre os Núcleos de adequabilidade climática ocorre pela região mais ao Sul do Domínio do Chaco. Estes dois últimos modelos mostram claramente o Domínio do Chaco como barreira climática/geográfica, onde nos períodos considerados neste trabalho, provavelmente, as ocorrências das espécies disjuntas Andino-Atlânticas seriam raras.



#### 4.3 Distribuição das espécies disjuntas durante as flutuações do Quaternário Tardio.

Os modelos indicaram áreas com alta adequabilidade climática para a ocorrência de corredores de dispersão entre o Domínio Pré-Andino (Florestas Yungas Tucumano-Bolivianas) e o Domínio Atlântico (Florestas Atlânticas), conectando-os nos períodos do Último Interglacial (140.000 anos AP) e Último Glacial Máximo (22.000 anos AP). Os corredores de dispersão indicados podem ser o mecanismo que permitiu o fluxo de espécies vegetais entre os dois Domínios disjuntos.

A primeira conexão é representada na projeção para o UI, que demonstrou uma área climaticamente adequada (Núcleos de adequabilidade) para a ocorrência das espécies disjuntas ao sul do continente, ou seja, uma distribuição latitudinal (próximo à latitude de 30° S), tanto do Domínio Pré-Andino quanto do Domínio Atlântico, determinando o que conceituamos como “Corredor de Dispersão do Interglacial”. Concomitantemente a percepção da vasta ocupação ao sul do continente pelos Núcleos, é possível perceber que a conexão que se formou entre eles, apresenta uma tendência a se evitar do ambiente chaquenho. Este fato pode ter ocorrido em razão do Chaco apresentar um déficit hídrico que se acentua de leste para oeste (Prado 1993a) e que determina uma conexão da Diagonal Seca entre Caatinga e Chaco (Prado & Gibbs 1993; Neves *et al.* 2015).

A porção da área com alta adequabilidade referente ao Domínio Atlântico, relativamente posicionado no leste do Paraguai e do Chaco, coincide com a área de influência do Rio Paraguai e Pilcomayo, formando uma grande região com bosques inundáveis o que proporcionou possíveis áreas adequadas para a ocorrência de espécies florestais. Estas áreas também coincidem com a extensão da região caracterizada como Mata Atlântica de interior (IBGE 1993), sendo no Paraguai denominada como Ecorregião Bosque Atlântico del Alto Paraná (Olson & Dinerstein 2002). No entanto, para a consideração do corredor ao sul do Chaco, é preciso considerar as condições edáficas da área que é fortemente marcado pela salinidade dos solos (Rojo 2012).

A característica de conexão-expansão com base na rede hidrográfica também é evidenciada para padrões de distribuição disjunta de um considerável número de espécies que ocorrem nas florestas Atlânticas e Amazônicas, e que sugerem a existência de ligações florestais no passado (Rizzini 1963, Bigarella *et al.* 1975; Oliveira-Filho & Ratter 1995, 2000). Bigarella *et al.* (1975) descrevem que tal evento de migração teria ocorrido através do Brasil central, na forma de um corredor florestal contínuo com várias manchas florestais, num processo conhecido como ‘saltado em ilhas’. Ao analisar a conexão entre as duas grandes formações

florestais úmidas, Oliveira-Filho & Ratter (1995) demonstraram um considerável número de espécies compartilhadas por ambas formações que ocorrem via as Florestas Estacionais Semideciduífolias do Brasil Central, que incluem as florestas ripárias (Oliveira-Filho 2009).

Outro fato marcante no UI, é o surgimento de áreas pontuais adequadas à ocorrência das espécies por todo o continente, caracterizando uma ligação das áreas semelhantes às Florestas Yungas Tucumano-Bolivianas até, praticamente, as áreas no norte do continente, bem como áreas de Mata Atlântica no Nordeste brasileiro. Este fato demonstra que as condições climáticas eram mais generalizadas do que nos períodos posteriores, com tendências a climas favoráveis a ocorrência de florestas.

Estudos paleontológicos para UI demonstram que, apesar da grande variação do clima no decorrer de todo Pleistoceno, a amplitude dessas variações parece não ter sido grande o bastante para causar significativas mudanças na paisagem no período de 220.000 a 40.000 anos atrás. Ledru (2009), em seu estudo palinológico realizado no Sudeste do Brasil, sugere, a partir das altas taxas de pólen de arbóreas encontradas, alta e permanente umidade no período 134.000 a 98.000 anos AP, com variações de temperatura. Lopes *et al.* (2013) concluem em sua pesquisa, realizada a partir de estudos de isótopos estáveis em fósseis de *Toxodon* e *Stegomastodon* encontrados no estado do Rio Grande do Sul, que não houve mudança no hábito alimentar desses animais no período de 220.000 a 40.000 anos AP, sugerindo a ausência de mudanças drásticas nas condições ambientais devido à vegetação ser a mesma ao longo desse período.

A expansão dos dois Núcleos, Pré-Andino Boliviano e Atlântico no período do UGM em menor latitude, comparado com o UI, e em um sentido longitudinal (tropical acima dos 20°S de latitude), caracterizou o que determinamos como “Corredor de Dispersão do Pleniglacial”, possibilitando a formação de quase um *continuum* entre as Florestas Pré-Andinas e Atlânticas. O corredor sugerido é formado pela expansão do Núcleo Atlântico no sentido do Núcleo Pré-Andino, passando pela região central do Brasil até chegar a Bolívia, como uma área predominantemente coincidente com o atual estado do Mato Grosso do Sul. Ainda, o Núcleo Pré-Andino apresenta uma expansão para áreas úmidas de influência amazônica e em direção ao Núcleo Atlântico. Estas novas áreas de adequabilidade no UGM coincidem com uma retração de áreas adequadas que se localizavam praticamente no leste do Paraguai (sul do estado de Mato Grosso do Sul) e na costa mais ao sul das Florestas Yungas Tucumano-Bolivianas.

A migração da adequabilidade observada no UGM para as menores latitudes, é, provavelmente, decorrente de fator climático mais frio e seco, proveniente do sul do continente, promovendo um deslocamento das espécies que estava mais ao sul para regiões mais ao norte,

onde a umidade ainda permaneceu alta. Behling (2002) efetuou uma síntese dos resultados palinológicos obtidos nas áreas da região Sul e Sudeste do Brasil. O autor, propôs a vigência de um clima frio e seco para o final do Pleistoceno com uma provável temperatura de 5-7 °C para região Sul. No entanto, estudos palinológicos realizados na região de formação do “Corredor de Dispersão do Pleniglacial”, indicam temperaturas baixas, mas com alta umidade, condições propícias para ocorrência das espécies. Lima-Ribeiro (2003) em Goiás, sugere que o período entre 22.500 e 17.000 anos AP, seria marcado por um conjunto de palinóforos diverso e abundante. Salgado-Labouriau *et al.* (1998), em um trabalho realizado no Distrito Federal, constataram um decréscimo de pólen arbóreo entre 32.000 a 19.000 anos AP, mas com abundância de elementos aquáticos e outras ervas, sugerindo que a umidade ainda estava alta no Brasil central e a temperatura em queda. Em seu estudo palinológico, Barberi (2000), sugere uma queda de temperatura e alta umidade na região central do Brasil, para o período ~24.000 a 21.000 anos AP, marcada pela presença de elementos arbóreos de clima frio e de grande concentração de algas. Siqueira *et al.* (2003), a partir de seus estudos feitos no sul do estado de Minas Gerais, sugerem que no intervalo de 26.300 a 20.870 anos AP, o clima já seria caracterizado por condições subtropicais úmidas, provavelmente associado ao esfriamento glacial.

Contudo, como observado no UI, a conexão também apresentou um possível desvio em relação a área chaquenha, mas dessa vez, mais ao norte. Assim, as áreas tanto no Mato Grosso do Sul, bem como no Llanos de Moxos na Bolívia, caracterizaram áreas de adequabilidade para a ocorrência do “Corredor de Dispersão do Pleniglacial”. Nas Florestas Yungas Tucumano-Bolivianas, encontram-se as cabeceiras de muitos dos principais rios da Bolívia (Killeen *et al.* 2003), e a região dos Llanos de Moxos é caracterizada pela presença de savanas sazonalmente inundadas (Haase & Beck 1989), e uma região que apresenta uma grande rede de rios (ex. Mamoré, Beni, Madre de Rios e Guaporé). Portanto, essas regiões possuem um importante mecanismo de dispersão, o hidrográfico, que pode ter servido principalmente, aos refúgios ecológicos do período glacial. Pires (1984) argumenta que os refúgios florestais não existiram durante os períodos glaciais como em ilhas, e sim como um padrão dendrítico, seguindo a drenagem dos rios.

Ainda no modelo para UGM, é possível observar também, a expansão da área com alta adequabilidade para as espécies dos Domínios Pré-Andino e Atlântico em direção ao Norte e Nordeste, o que sugere transformações climáticas no sentido latitudinal. Essas transformações também são evidenciadas no limite sul do Núcleo Atlântico cuja a alta adequabilidade chegava a ocupar no UI toda região Sul do Brasil e o Uruguai, passando o limite sul ocupar somente a

porção centro-norte do estado do Paraná e uma pequena área entre os estados do Rio Grande Sul e Santa Catarina. Essa espécie de movimento das áreas com alta adequabilidade do modelo para UI e UGM corrobora com os estudos palinológicos propostos por Behling (2002), que descreve a vigência de um clima frio e seco para o UGM na região Sul e Sudeste.

Após o período glacial, o modelo para o Holoceno Médio mostra uma maior área com adequabilidade climática para a ocorrência das espécies disjuntas do que o cenário atual. Markgraf *et al.* (2013) em um estudo realizado no norte da Patagônia, constatou aumento de espécies associadas a clima com temperaturas altas e mais úmido ao longo de 16.000 a 11.200 anos AP indicando, portanto, aumento de temperatura e umidade; um decréscimo de 11.200 a 7.000 anos AP das mesmas espécies, tornando a aumentar o registro dessas mesmas espécies até o presente.

Nesse período, se registra a retomada de áreas com adequabilidade ambiental que foram praticamente ausentes no UGM. As regiões do leste do Paraguai e Sul do Brasil voltaram a apresentar alta adequabilidade climáticas para a ocorrências das espécies no Domínio Atlântico. Já para a região Pré-Andina, áreas do sul da Bolívia e norte da Argentina também voltaram a apresentar alta adequabilidade. De acordo com Leal & Lorchheitter (2006), na região nordeste do Rio Grande do Sul, a ocorrência de *taxa* arbóreas característicos da floresta Atlântica a partir de 8.800 anos AP é evidenciada. Já na porção andina, norte da Patagônia, Markgraf *et al.* (2013) encontraram volumes representativos de elementos de *Nothofagus* e *Sphagnum magellanicum*, indicando temperaturas baixas e umidade suficiente para permitir o desenvolvimento de formações florestais.

Contudo, mesmo após uma discreta expansão das áreas adequadas pós-glacial, para o sul, o modelo apresenta uma amplitude territorial limitada a ponto de não permitir a ocupação da área intermediária entre os dois Domínios, configurada nos períodos anteriores, e com o Chaco mais destacado como uma barreira. Smith (1962), sugere que uma série de distribuições Andino-atlânticas foram “suprimidas” pela última expansão do Domínio Chaquenho e de condições mais áridas. Ao sul do Chaco, no centro oeste da Argentina, Rojo (2012) demonstra, a partir de análises sedimentológica e palinológicas, que o clima nesta região, no período de 12.000 anos atrás, era frio e seco, impedindo uma possível e efetiva expansão do núcleo Pré-Andino para o sul do continente, como a observada no UI. Esta condição perdura até os dias atuais, com a diminuição dos ambientes lacustres pre-existentes.

Análises palinológicas realizadas postulam uma oscilação de umidade ao longo do Holoceno para a região. Neste período, temos a retomada de altas temperaturas, embora estudos indiquem oscilações climáticas durante todo o período, com condições de baixa umidade

durante o Holoceno Inferior, acentuando-se no Holoceno Médio e mais úmido no Holoceno Tardio até o presente (Ledru 1993; Behling 1997; Mancini 1998; Parolin 2006; Vilanova 2010; Borromei *et al.* 2010). Tais condições podem ter tido efeito sobre o processo de expansão dos Domínios durante todo o Holoceno.

O modelo para o período Atual, apresenta uma disjunção ainda mais clara. As áreas, marcadas pela alta adequabilidade climática para a ocorrência do conjunto das 22 espécies possuem limites semelhantes, ou análogos, às formações florestais das quais elas fazem parte (Yungas Tucumano Bolivianas e Atlânticas), isso permite associar a ocorrência das 22 espécies com a própria ocorrência dos conjuntos florestais. Este padrão pode ser determinado pelas mudanças tanto na temperatura quanto na umidade ao longo do continente, de leste para oeste, e ao longo dos anos como sugerido em trabalhos palinológicos já apresentados aqui.

Em consonância com tudo isso, ainda é possível encontrar espécies que, também compartilhadas entre as duas formações florestais, ocorrem na região intermediária entre os Domínios Pré-Andino e Atlântico, principalmente no Holoceno (Oliveira-Filho 2014). Essa condição, portanto, poderia sugerir a existência de um “resquício” do que seria o corredor de dispersão registrado nos períodos, UGM e UI, principalmente ao norte do Chaco, denunciado por espécies possivelmente adaptadas às novas condições ambientais impostas na área intermediária ao longo dos períodos considerados. Isso concorda com o que afirmaram Almeida & Santos (2010): em um evento Vicariante, as extinções de populações em uma área geralmente são resultantes de fatores estocásticos e, portanto, nem sempre atingem a totalidade das espécies ocorrendo na mesma região. A existências e a permanência dessas espécies, nessa região ao longo dos eventos climáticos que ocorreram nos últimos 140.000 anos, pode ter se dado pela capacidade adaptativa delas ou pelo fato de poderem ter ocupado áreas onde as condições climáticas permanecessem adequadas. Como sugere Behling (1998) para estudos na região Sul do Brasil, no período de 48.000 a 18.000 anos AP, as florestas foram sendo confinadas às áreas mais baixas próximos a cursos d’aguas.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A existência de um conjunto de 22 espécies vegetais que ocorrem em um padrão atual disjuncto entre as florestas das Yungas Tucumano-Bolivianas e as florestas Atlânticas, nos leva a acreditar na ligação pretérita efetiva entre esses dois conjuntos de florestas que permitiu o fluxo dessas espécies. Além da própria falta de registro das espécies, algumas características ecológicas associadas a elas nos permitem concluir que as condições ambientais nas áreas intermediárias aos Domínios Pré-Andino e Atlântico são, hoje, inadequadas a sua ocorrência, impossibilitando a ligação entre os Domínios e impedindo o fluxo e o compartilhamento de um número maior de espécies entre os dois ambientes.

Os modelos gerados para três diferentes períodos evidenciam expansões das áreas de adequabilidade de ocorrências das espécies disjunctas em função da condição atual. Em particular, nos períodos UI (140.000 anos AP) e UGM (22.000 anos AP), foi possível verificar uma ligação entre os Domínios Pré-Andino e Atlântico, evidenciando áreas com condições climáticas adequadas para o fluxo de espécies dos dois ambientes. Denominamos essas áreas de “Corredor de Dispersão do Interglacial” e “Corredor de Dispersão do Pleniglacial”.

O corredor de dispersão sugerido para o UI ocorreu abaixo do trópico de Capricórnio, próximo à latitude de 30° S, enquanto o corredor sugerido para o UGM ocorreu em região tropical acima dos 20°S de latitude. Isso concorda com os informações de estudos de paleoambientes e paleoclimas onde a ~140.000 anos AP as condições climáticas eram mais úmidas com temperaturas elevadas em uma ampla área do continente, o que permitiu maior expansão das para o sul do continente (maiores latitudes) onde se encontravam temperaturas mais adequadas às espécies; e a ~22.000 anos AP as condições climáticas estavam mudando para umidade e temperaturas mais baixas nos Sul do continente, forçando espécies de ambientes úmido a se deslocarem para o norte, ou seja, para latitudes menores. Portanto, é possível dizer, considerando os modelos gerados, que nesses dois períodos houve adequabilidade climática para a ocorrência de um corredor úmido de migração ou dispersão para essas espécies.

Um outro resultado bastante interessante está relacionado com a região do Domínio do Chaco. Em todos os modelos construídos nota-se uma inadequabilidade climática para essa região. Isso sugere que esta área vem se mantendo, climaticamente, com características semelhantes ao longo dos últimos 140 mil anos, e atuando como uma barreira geográfica que divide o conjunto de florestas dos Pré-Andinas e da Mata Atlântica. No entanto, acreditamos também que esta função do Chaco pode estar fortemente relacionada com os fatores pedológicos e edáficos, já que os solos chaquenhos possuem características bastante peculiares

em quase todo se território (Prado 1993a; Pennington 2000).

Por fim, acreditamos que o clima foi, possivelmente, o agente mais importante dessa separação atual entre os dois Domínios. Dado o número de diferentes espécies que apresentam o mesmo padrão, e admitindo que o dispersionismo é, normalmente, um evento comparativamente isolado que afeta, muito esporadicamente, mais de um organismo (Cox & Moore 2011), concluimos que o evento gerador deste padrão é, portanto de natureza vicariante. Porém, acreditamos ser necessário a aplicação de outros estudos para a definição mais robusta desse corredor. Análises palinológicas direcionadas às áreas identificadas como áreas de conexão, bem como, análises filogeográficas das espécies compartilhadas, podem ajudar na compreensão da história evolutiva e da biogeografia das espécies disjuntas e consequentemente, das Florestas Yuangas Tucumano-Bolivianas e Atlânticas.

## 6 REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- Abreu, K. M. P.; Braga, J. M. A.; Nascimento, M. T. (2015). Diversidade de espécies arbóreas em fragmentos de floresta semidecidual de terras baixas costeiras no norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Bioscience Journal*, Uberlandia. **30(5)**, 1529-1550.
- AB'SABER, A. N. (2003). Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê editorial.
- Ab'Saber, A. N. (1977). Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*. **52**, 1-22.
- Almeida E. A. B. & Santos, C. M. D. (2010). Logica da Biogeografia de Vicariancia. In: Carvalho, Cláudio J. B. *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos.* / Cláudio J.B. de Carvalho, Eduardo A. B. Almeida. – São Paulo: Roca, 52-62.
- Alves, M. A. S. (2007). Sistemas de migrações de aves em ambientes terrestres no Brasil: exemplos, lacunas e propostas para o avanço do conhecimento. *Revista Brasileira de Ornitologia* **15(2)** 231-238.
- Barberi, M., Salgado-Labouriau, M. L., & Suguio, K. (2000). Paleovegetation and paleoclimate of "Vereda de Águas Emendadas", central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **13**, 241-254.
- Behling, H. (1995). Investigations into the Late Pleistocene and Holocene history of vegetation, climate in Santa Catarina. *Vegetation History and Archeobotany*, **4**, 127-152.
- Behling, H.: (1997). Late Quaternary vegetation, climate and fire history from the tropical mountain region of Morro de Itapeva, SE Brazil, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **129**, 407-422,.
- Behling, H. (1998). Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*. **99**, 143-156.
- Behling, H. (2002). South and Southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Paleogeography, Paleoclimatology and Paleoecology*. **177**, 19-27.
- Bigarella, J.J.; Lima, D.A.; Riehs, P.J. (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Acad. Bras. Ciências. Anais*, Rio de Janeiro, **47** (suplemento), 411-464.
- Bolzon, T.R. & Marchiori, J.N.C. (2002). A vegetação no Sul da América: perspectiva paleoflorísticas. *Ciência&Ambiente: Fitogeografia do Sul da América*. **24**, 5-24.
- Borromei, A. M.; Coronato, A.; Frazén, L. G.; Ponce, J. F.; Sáez, J. A.L.; Maidana, N.; Rabassa, J.; Candel, M. S. C. (2010). Multiproxy record of Holocene paleoenvironmental change, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **286**, 1-16.
- Brown, A. D.; Grau, A.; Lomáscolo, T.; Gasparri, N. I. (2002). Una estrategia de conservacion para las Selvas Subtropicales de Montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotropicos* **15(2)**:147-159.



- Cabrera, A. L. & Willink K. A. (1973). Biogeografia de America Latina. Departamento de assuntos científicos de la Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D. C.
- Campassi, F. (2006). Padrões geográficos das síndromes de dispersão e características dos frutos de espécies arbustivo-arbóreas em comunidades vegetais da Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Carnaval, A. C. and Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. - *J. Biog.* **35**, 1187– 1201.
- Carvalho, P. E. R. (2006). Araribá-Amarelo: taxonomia e nomenclatura. Circular técnica 124 - Embrapa. Colombo, PR.
- César, L. F.; Martins, I. C.; Rocha, K. C.; Silva, M. A.; Batista, T. A. Couto Jr., A. C. S.; Jardim, N. S.; Jota, M. L. C; Pessoa, K.; Sato, A. M.; Campello, A. C. F.; Serrano, C. Ferreira, G.; Carvalho, A. P.; Silva, L. (2013). Recuperação Ambiental da Sub-bacia do Rio Sesmária Diagnóstico Físico e Socioambiental e Implantação de Unidade Demonstrativas. Projeto Rio Sesmária. Relatório final. Crescente Fértil – Projetos Ambientais, Culturais e de Comunicação. Resende-RJ.
- Corrêa, C. (2007). Síndromes de dispersão em fragmentos de cerrado no município de Itirapina/SP. Programa de Pós-Graduação em Ecologia – Universidade Estadual de Campinas.
- Coutinho, D. J. G. (2012). Dispersão de diásporos e ecologia morfofuncional de plântulas de espécies de um fragmento de Floresta Atlântica em Dois Irmãos, Recife–PE. *Revista do Instituto Floresta, SP.* **24(1)**, 85-97.
- Cox, C. B. & Moore, P. D. (2011). Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária. LTC. Rio de Janeiro, 347-365.
- De Marco Jr, P. & De Siqueira, M. F. (2009). Como determinar a distribuição de espécies sobre uma abordagem conservacionista. *Megadiversidade (Belo Horizonte)*, **5**, 65-76.
- Dormann, C. F.; Elith, J.; Bacher, S.; Buchmann, C.; Carl, G.; Carré, G.; Marquéz, J. R. G.; Gruber, B.; Lafourcade, B.; Leitão, P. J.; Münkemüller, T.; McClean, C.; Osborne P. E.; Reineking, B.; Schröder, B.; Skidmore. A.; Zurell D.; Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. – *Ecography* **36**, 027 - 046.
- Dutra, G. C. (2009). Modelagens da distribuição geográfica de fitofisionomias do Estado de Minas Gerais. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Elith, J., C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R.J. Hijmans, F. Huettmann, J.R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L.G. Lohmann, B.A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J.M. Overton, A.T. Peterson, S.J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R.E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M.S. Wisz & N.E. Zimmermann. (2006). Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Elith, J.; Phillips, S. J.; Hastie, T.; Dudík, M.; Chee, Y. E.; Yates, C. J. (2011). A statistical

explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**(1), 43–57.

- ESRI (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. - Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Ferreira, P. I.; Gomes, J. P.; Batista, F.; Bernardi, A. P.; Costa, N. C. F.; Bortoluzzi, R. L. C.; Mantovani, A. (2013). Espécies Potenciais para Recuperação de Áreas de Preservação Permanente no Planalto Catarinense. *Floresta e Ambiente*. **20**(2), 173-182.
- Forero, E. & Gentry, A. H. (1988). Neotropical plant distribution patterns with emphasis on northwestern South America: a preliminary overview. In: *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Editores: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. Academia Brasileira de Ciências, RJ, 21-37.
- Frankie, Gordon W. ; Baker, Herbert G. ; Opler, Paul A. (1974). Comparative Phenological Studies in Tropical Wetland Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. **62**(3), 881-919.
- Franklin, J. (1995). Predictive vegetation mapping: Geographic modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* **19**, 474-499.
- Franklin, J. & Miller, J. A. (2009). Mapping species distributions: Spatial inference and prediction. New York –USA, 1-320.
- Giannini, T.C.; Siqueira, M. F.; Acosta, A. L.; Barreto, F. C.C.; Saraiva A. M.; Alves-Dos-Santos I. (2012). Artigo de Revisão / Review Paper Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies Rodriguésia **63**(3), 733-749.
- Gogol-Prokurat, M. 2011. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. - *Ecol. Appl.* **21**, 33–47.
- Gonçalves, E. T. & Souza, A. F. (2014). Floristic variation in ecotonal areas: Patterns, determinants and biogeographic origins of subtropical forests in South America. *Austral Ecology*, **39**, 122-134.
- Haase, R. and S. G. Beck. (1989). Structure and composition of savanna vegetation in northern Bolivia: A preliminary report. *Brittonia* **41**, 80-100.
- Haffer, J. (1987). Quaternary History of Tropical America. In: Whitmore, T. C.; Prance, G. T (Orgs). *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon press. Oxford.
- Hijmans, R.J.; Cameron, S.E.; Parra, J.L.; Jones, P.G.; Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**, 1965-1978.
- Instituto de Geografia e Estatística – IBGE (1993). Mapa de vegetação do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro.
- Instituto de Geografia e Estatística – IBGE (2002). Mapa de Clima do Brasil. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro.

- Instituto de Geografia e Estatística – IBGE (2006). Mapa de Unidades de Relevo do Brasil. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro.
- Instituto de Geografia E Estatística – IBGE (2007). Mapa Físico do Brasil. Escala 1:5.000.000. Distrito Federal.
- Iriondo, M.H. & Garcia, N.O. (1993). Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **101**, 209-220.
- Killeen, T.J.; Siles, T.M.; Grimwood, T.; Tieszen, L.L.; Steininger, M.K.; Tucker, C.J.; Panfil, S. (2003). Habitat heterogeneity on a forest–savannah ecotone in Noel Kempff Mercado National Park (Santa Cruz, Bolivia): implications for the long-term conservation of biodiversity in a changing climate. In *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas* Bradshaw G.A, Marquet P.A *Ecological Studies*. Eds. Berlin, Germany:Springer, **162**, 285-312.
- Leal, M. & Lorscheitter, M.L. 2006. Pólen, esporos e demais palinóforos de sedimentos holocênicos de uma floresta paludosa, Encosta Inferior do Nordeste, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série Botânica* 63:69-100.
- Ledru, M-P. (1993). Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Research*, **39**, 90-98.
- Ledru, M-P.; Braga, P. I. S.; Soubiès, F.; Fournier, M. Martin, L.; Suguio, K.; Turcq, B. (1996). The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **123**, 239-257.
- Ledru, M-P.; Mourguiart, P.; Riccomini, C. (2009). Related changes in biodiversity, isolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **271**, 140-152.
- Liebsch, D. & Mikich, E. S. B. (2009). Fenologia reprodutiva de espécies vegetais da Floresta Ombrófila Mista do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. **32(2)**, 375-391.
- Lima-Ribeiro M. S.; Barberi, M.; Rubin, J. C. R. (2003). Reconstrução da composição florística no decorrer dos últimos 32.000 anos AP em áreas de cerrados da bacia hidrográfica do rio Meia Ponte, Goiás, Brasil. II Congresso sobre Planejamento e Gestão das Zonas Costeiras dos Países de Expressão Portuguesa IX Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário II Congresso do Quaternário dos Países de Língua Ibéricas.
- Liu, C., White, M. & Newell, G. (2009). Measuring the accuracy of species distribution models: a review. 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia 13-17 July. <http://mssanz.org.au/modsim09>.
- Lopes, R. P.; Ribeiro, A. M.; Dillenburg, S. R. Schultz, C. L. (2013). Late middle to late Pleistocene paleoecology and paleoenvironments in the coastal plain of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil, from stable isotopes in fossils of *Toxodon* and *Stegomastodon*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **369**, 385-394.
- Luz, G. R.; Menino, G. C. O.; Mota, G. S.; Nunes, Y. R. F. N. (2008). Síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas em diferentes fitofisionomias no norte de Minas Gerais. In: IX Simpósio Nacional Cerrado, II Simpósio Internacional Savanas Tropicais. Brasília.

- Mancini, M. V. (1998). Vegetational changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **138**, 207-219.
- Markgraf, V.; Iglesias, V. Whitlock, C. (2013). Late and postglacial vegetation and fire history from Cordón Serrucho Norte, northern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **371**, 109-118.
- Mason, S. J. & Graham, N. E. (2002). Areas beneath the relative operating characteristics (ROC) and relative operating levels (ROL) curves: Statistical significance and interpretation. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **128**, 2145-2166.
- Morrone, J. J.; Crisci, J. V. (1995). Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **26**, 373-401.
- Moreno, V. S. (2015) Restauração florestal de áreas mineradas de bauxita: é necessário o uso de gramíneas exóticas para o recobrimento inicial do solo? Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo – Piracicaba.
- Neves, D. R. M.; Dexter K. G.; Pennington, R. T.; Bueno, M. L.; Oliveira-Filho, A. T. (2015). Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal Of Biogeography*. **42(8)**, 1566–1576.
- 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. *Edinb. J. Bot.* **52(2)**, 141-194.
- Oliveira-Filho, A. T. (2009). Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* **60 (2)**, 237-258.
- Oliveira-Filho, A. T. (2014). NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Universidade Federal de Minas Gerais. (<http://www.icb.ufmg.br/treetlan/>).
- Oliveira-Filho, A. T.; Budke, J. C.; Jarenkow, J. A.; Eisenlohr, P. V.; Neves, D. R. M. (2013). Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal Plant Ecology-UK*, **6**, 1-23, 20.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* **32(4b)**, 793-810.
- Oliveira Jr., S. B.; Cerqueira, R. M.; Gil, A. S. B.; Vilhena, N. Q. (2014). Composição florística e estrutural de uma mata ciliar em um fragmento urbano no município de Capão Bonito-SP. *Enciclopédia Biosfera, Centro Científico Conhecer – Goiânia*. **10(19)**, 2059-2077.
- Olson & Dinerstein 2002. The global 200: priority ecoregions for global conservation. *ANN. Missouri Bot. Gard.* **89**, 199-224.
- Orr, R. T. 1986. *Biologia dos Vertebrados*. 5. ed. Livraria Roca, São Paulo, cap. 11, 1-508.

- Parodi, L. R. (2002). Las Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Ciencia & Ambiente, Fitogeografia do Sul da América*, **24**, Janeiro/Junho.
- Parolin, M.; Medeanic, S.; Stevaux, J. C. (2006). Registros Palinológicos e Mudanças Ambientais Durante o Holoceno De Taquarussu (Ms). *Revista Brasileira de Paleontologia* **9**(1), 137-148.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*. **12**, 361-371.
- Pearson, R. G.; Raxworthy, C.J.; Nakamura, M.; Peterso, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* **34**, 102-117.
- Pena, J. C. C.; Kamino, L. H. Y.; Rodrigues, M.; Mariano-Neto, E.; Siqueira, M. F. (2014). Assessing the conservation status of species with limited available data and disjunct distribution. *Biological Conservation* **170**, 130–136.
- Pennington, R. T.; Prado, D. E.; Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261-273.
- Peterson, A.T. (2001). Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* **103**, 599-605.
- Peterson, A. T; Soberón, J.; Pearson, R. G.; Anderson. R.P.; Martínez-Meyer, E.; Nakamura, M.; Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University.
- Phillips, S. J.; Anderson, R. P.; Schapire, R. E. (2006) .Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*. **190**, 231-259.
- Phillips, S. J.; Dudik, M. (2008). Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161-175.
- Pires, J.M. The Amazonian forest. In: Sioli, H. (ed.) *The Amazon - Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Junk Pub., Dordrecht, p. 581-602. 1984.
- 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. V. *Candollea* **48**, 145-172.
- Prado, D. E. (1993b). What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. Redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea* **48**, 615-629.
- Prado D. E. & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **80**(4).
- Polisel, R. T & Franco, G. A. D. C. (2010). Comparação florística e estrutural entre dois trechos de Floresta Ombrófila Densa em diferentes estádios sucessionais, Juquitiba, SP, Brasil. *Hoehnea* **37**(4), 691-718.

- Reboita, M. S.; Gan, M. A.; Rocha, R. P.; Ambrizzi, T. (2010). Regimes de precipitação na América do Sul: uma revisão bibliográfica. *Revista Brasileira de Meteorologia*, **25**(2), 185-204.
- Rizzini, C.T. (1963). Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*. **25**,1-64.
- Rizzini, C. T. (1976). *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Hucitec. São Paulo, 2.
- Rojo, L. D.; Paez, M. M.; Chiesa, J. O.; Strasser, E. N.; Schäbitz, F. (2012). Palinología y condiciones paleoambientales durante los últimos 12.600 cal. años ap en salinas del bebedero (San Luis, Argentina). *AMEGHINIANA*, **49** (4), 427-441.
- Salgado-Labouriau, M.L.; Barberi, M.; Ferraz-Vicentini, K.R.; Parizzi, M.G ( 1998 ). A dry climatic event during the late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*. **99**, 115 129.
- Scipioni, M. C.; Galvão, F.; Longhi, S. J. (2013). Composição florística e estratégias de dispersão e regeneração de grupos florísticos em Florestas Estacionais Deciduais no Rio Grande do Sul. *Floresta*, Curitiba-PR. **43**(2), 241 – 254.
- Siqueira, E.; Giannini, P.C. F.; Oliveira, P. E. (2003). Paleoclimas Do Quaternário Tardio Na Região De Monte Verde, MG: Análises Palinológicas E Sedimentológicas Preliminares. II Congresso sobre Planejamento e Gestão das Zonas Costeiras dos Países de Expressão Portuguesa IX Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário II Congresso do Quaternário dos Países de Língua Ibéricas.
- Siqueira, M. F. (1994). Análise Florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, 1-143.
- Silva, R. K. S.; Feliciano, A. L. P.; Maragon, L.C.; Lima, R.B.A.; Santos, W.B. (2012). Estrutura e síndrome de dispersão de espécies arbóreas em um trecho de mata ciliar, Sirinhaém, Pernambuco, Brasil. *Pesquisa Florestal Brasileira*. Colombo, **32**(69), 1-11.
- Sistema Ambiental de São Paulo. (2012). Lista de espécies nativas regionais. Disponível em < <http://www.ambiente.sp.gov.br/cbrn/publicacoes>>, acessado em 30 de julho de 2015, Belo Horizonte.
- Smith, L.B. (1962). Origins of the flora of Southern Brazil. United States National Museum: Contributions from the United States National Herbarium. V. 35, partes 3 e 4. Washington, D.C.
- Stance, C.A. (1989). *Journal of Biogeography*.16, 200-201. In BROWN, J. H. *Biogeografia*. 2ªed. Ribeirão Preto, SP: FUNPEC, 2006.
- Stefanello, D.; Fernandes-Bulhão, C.; Martins, S. V. (2010). Síndromes de dispersão de sementes em três trechos de vegetação ciliar (nascente, meio e foz) ao longo do rio Pindaíba, MT. *Revista Árvore*, **33**(6), 1051-1061.
- Vilanova, I.; Prieto, A. R.; Stutz, S.; Bettisiii, E. A. (2010). Holocene vegetation changes along the southeastern coast of the Argentinean Pampa grasslands in relation to sea-level

fluctuations and climatic variability: palynological analysis of alluvial sequences from Arroyo Claromecó. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **298**. 210-223.

Werneck, F. P.; Costa, G. C., Colli, G. R.; Prado, D. E.; Sites Jr, J. W. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: 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 Jr., J. W.; Costa, G. C. *et al.* (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. - *J. Biogeogr.* 39, 1695 – 1706.

Zuloaga, F. O.; Morrone, O.; Belgrano, M. (2008). Catálogo de las plantas vasculares del cono sur (Argentina, southern Brazil, Chile, Paraguay y Uruguay) (2008). Zuloaga F, O Morrone & M Belgrano (eds), C Marticorena & E Marchesi (assoc. eds), *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* **107** (1).