

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. R.

PEDRO VASCONCELLOS EISENLOHR

**PADRÕES FLORÍSTICO-ESTRUTURAIS, DE DIVERSIDADE ALFA E
DE DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS ENTRE
OS DOMÍNIOS DO CERRADO E DA AMAZÔNIA**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Pedro Vasconcellos
Eisenlohr
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
para obtenção do Título de Doutor em
Biologia Vegetal.

Fernando R. Martins

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Coorientador: Dr. Roque Cielo Filho

Campinas, 2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Ei84p

Eisenlohr, Pedro Vasconcellos, 1980-
Padrões florístico-estruturais, de diversidade alfa e de
distribuição potencial de espécies arbóreas entre os
Domínios do Cerrado e da Amazônia / Pedro
Vasconcellos Eisenlohr. – Campinas, SP: [s.n.], 2012.

Orientador: Fernando Roberto Martins.

Coorientador: Roque Cielo Filho.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Padrão espacial. 2. Fitogeografia. 3. Padrões
climáticos. 4. Vegetação. I. Martins, Fernando
Roberto. II. Cielo Filho, Roque. III. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Floristic-structural, alpha diversity and potential distribution patterns of tree species between Cerrado and Amazonian Domains

Palavras-chave em Inglês:

Spatial pattern

Phytogeography

Climatic patterns

Vegetation

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Fernando Roberto Martins [Orientador]

Flavio Antonio Maés dos Santos

George John Shepherd

Beatriz Schwantes Marimon

João Augusto Alves Meira Neto

Data da defesa: 23-03-2012

Programa de Pós Graduação: Biologia Vegetal

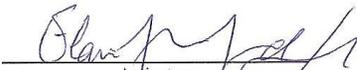
Campinas, 23 de março de 2012.

BANCA EXAMINADORA

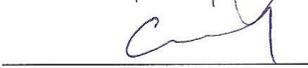
Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (Orientador)


Assinatura

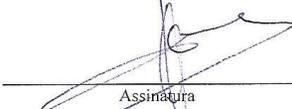
Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos


Assinatura

Prof. Dr. George John Shepherd


Assinatura

Prof. Dr. João Augusto Alves Meira Neto


Assinatura

Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon


Assinatura

Profa. Dra. Kikyo Yamamoto

Assinatura

Dr. Luis Carlos Bernacci

Assinatura

Dra. Roseli Buzanelli Torres

Assinatura

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Fernando Roberto Martins, pela orientação sólida, precisa e segura.

À UNICAMP e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, pela oportunidade de realização do curso de doutorado.

Ao CNPq, pela bolsa concedida no período de junho/2009 a fevereiro/2012, e à CAPES, pela bolsa concedida entre março/2008 e maio/2009.

Aos funcionários da Secretaria de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UNICAMP, especialmente à Maria Roseli, sempre muito prestativa e eficiente.

Ao Programa PED da UNICAMP, pela oportunidade da realização do estágio docente em 2008.

Ao Dr. Roque Cielo Filho, pela coorientação.

À Dra. Luciana Kamino, pela colaboração no capítulo 3 e pela obtenção das variáveis de evapotranspiração e aridez.

Ao Dr. Henrique Giacomini, pelas dúvidas solucionadas sobre estatística.

Ao Prof. Dr. George J. Shepherd e aos demais professores das disciplinas feitas no curso.

Aos examinadores da pré-banca, Profa. Dra. Beatriz Marimon, Profa. Adriana Maria Zanforlin Martini e Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita.

Aos examinadores da banca, Profa. Dra. Beatriz Marimon, Prof. Dr. João Augusto Alves Meira Neto, Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos e Prof. Dr. George John Shepherd.

À Profa. Dra. Beatriz Marimon, ao Ms. Arildo Dias, à Dra. Julia Sfair e aos estagiários da FAVALE/UEMG (especialmente Danila e Delma), pela preciosa ajuda durante a revisão do banco de dados.

À Ms. Débora Lingner, pela confecção do *shapefile* dos Domínios Morfoclimáticos.

Ao Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho, pelas sugestões sempre muito oportunas e pela ajuda na seleção das espécies para modelagem (Cap.3).

Ao IPE – Instituto de Pesquisas Ecológicas, pelos três excelentes cursos que fiz e que muito contribuíram para esta Tese.

Aos meus pais e avó, pelo amor, carinho e incentivo.

Aos meus padrinhos, Miguel Mahfoud e Gisela Solymos, pela presença e incentivo constantes.

À Mônica Cupertino, pelo amor, carinho, incentivo e companheirismo.

À Maura, pelo apoio e companhia.

Aos queridos animais Tina (*in memoriam*), Yasmin, Tass e Pingo (*in memoriam*), pela companhia.

Ao tio José Inácio Cotrim Vasconcellos (*in memoriam*), pelo grande exemplo de cientista e professor que foi para mim.

Ao Eduardo Simonini e ao Miguel Perosa, pelo suporte.

Aos amigos e colegas do laboratório de Ecologia Vegetal da UNICAMP, em especial, além dos já citados Ms. Arildo Dias e Dra. Julia Sfair, também Ms. Cristina Baldauf, Ms. Luciana Franci e Ms. André Rochelle.

Aos outros amigos e colegas da UNICAMP que acompanharam minha jornada, em especial à Ms. Caroline Polido e ao Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira.

Às demais pessoas que colaboraram de alguma forma para que este trabalho se concretizasse.

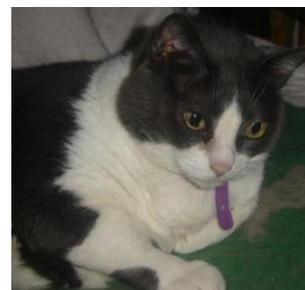
DEDICO ESTA TESE, COM SAUDADE, A DOIS SERES MUITO ESPECIAIS

Ao meu tio José Inácio Cotrim Vasconcellos (*in memoriam*), professor aposentado do Instituto de Física da UNICAMP (IFGW), tão influente na minha decisão de seguir a carreira acadêmica.



José Inácio Cotrim Vasconcellos (1942-2011)

À Tina (*in memoriam*), o melhor animal do mundo, grande companheira durante a realização desta Tese.



Tina (199? - 2011)

“Até que alguém tenha amado um animal, uma parte de sua alma ainda não acordou”.

Anatole France

SUMÁRIO

	Página
APRESENTAÇÃO	1
RESUMO	3
ABSTRACT	5
CAPÍTULO 1. Padrões florísticos e correlações com variáveis geoclimáticas e da amostragem em uma grande zona de transição entre domínios florestais e savânicos no Brasil	
Resumo.....	9
Abstract	10
Introdução	11
Material e Métodos	13
Resultados	19
Discussão	21
Agradecimentos	25
Referências.....	25
Tabelas	35
Figuras.....	41
CAPÍTULO 2. Variação na diversidade alfa de espécies arbóreas entre dois Domínios neotropicais megadiversos e correlações com variáveis geoclimáticas e da amostragem	
Resumo.....	47
Abstract	48
Introdução	49

Material e Métodos	51
Resultados	58
Discussão	60
Agradecimentos	66
Referências.....	66
Tabelas	75
Figuras.....	80
Anexos	88

CAPÍTULO 3. Distribuição geográfica e conexões florísticas potenciais em dois Domínios neotropicais megadiversos: até que ponto vão as fronteiras climáticas?

Resumo.....	95
Abstract	96
Introdução	97
Material e Métodos	101
Resultados	104
Discussão	105
Agradecimentos	109
Referências.....	110
Tabelas	118
Figuras.....	121
Anexos	124
CONCLUSÕES GERAIS	131
APÊNDICES.....	133

APRESENTAÇÃO

Esta Tese teve como objetivo central investigar os padrões de distribuição e diversidade de espécies arbóreas em 90 localidades ao longo da região compreendida entre os Domínios Morfoclimáticos e Fitogeográficos do Cerrado e da Amazônia (inclusive) e correlacionar esses padrões com variáveis ambientais.

Após um trabalho detalhado de revisão e padronização do banco de dados, que envolveu eliminação de táxons não identificados ao nível específico, sinônimos, lianas e palmeiras, totalizamos 1.437 espécies de árvores, todas com o número de indivíduos com que elas ocorreram em cada um dos levantamentos consultados. Dessas espécies, a mais abundante foi *Qualea parviflora* Mart., com 3.552 indivíduos encontrados. 225 espécies só foram encontradas com um único indivíduo.

Este trabalho encontra-se distribuído em três capítulos: (i) Capítulo 1, em que examinamos os padrões de similaridade de espécies entre as três grandes regiões biogeográficas em análise (Domínios do Cerrado e da Amazônia e a transição entre eles) e suas possíveis respostas a variáveis geoclimáticas, com ênfase na área de transição; (ii) Capítulo 2, em que investigamos padrões de diversidade alfa de espécies nessas regiões e a correlação desses padrões com variáveis geoclimáticas; (iii) Capítulo 3, em que propomos uma modelagem de distribuição potencial de espécies típicas dos Domínios do Cerrado e da Amazônia selecionadas a partir dos registros obtidos naqueles 90 levantamentos.

RESUMO

Na América do Sul, há pouco conhecimento sobre as relações florísticas entre Domínios de florestas e savanas. Considerando os Domínios do Cerrado e Amazônico no Brasil e a área de transição entre eles, investigamos os padrões de similaridade e de gradientes (Capítulo 1), de diversidade alfa (Capítulo 2) e de distribuição geográfica potencial (Capítulo 3) da flora arbórea e suas correlações com variáveis ambientais e estruturas espaciais. Aplicamos análises multivariadas, estimativas de diversidade de espécies, modelos lineares gerais e ferramentas espaciais, incluindo análise de autocorrelação espacial e modelagem de distribuição geográfica de espécies, sobre dados florísticos e ambientais em um banco de dados constituído por 90 levantamentos. No Capítulo 1, encontramos que a conexão entre os Domínios ocorre como um gradiente fortemente correlacionado com a precipitação anual, opondo climas pluviais (Domínio Amazônico) a climas continentais (Domínio do Cerrado). As florestas de várzea amazônicas constituem um bloco florístico isolado e a grande área de Transição mostra afinidade florística a ambos os Domínios. A flora tem forte padrão espacial: autocorrelaciona-se positivamente a curtas distâncias e negativamente a grandes distâncias, indicando diminuição da similaridade com o aumento da distância geográfica. O diâmetro do tronco do menor indivíduo incluído na amostra (DMI) também foi uma variável importante para explicar a variação florística. No Capítulo 2, a diversidade alfa correlacionou-se significativamente com variáveis de precipitação e de temperatura, mostrou-se influenciada pelo espaço e apresentou correlação significativa com o DMI. Alguns resultados dos modelos globais foram aparentemente contraditórios com a literatura e decorrem, pelo menos em parte, de variações locais. No Capítulo 3, detectamos que espécies do Cerrado, influenciadas primariamente pela sazonalidade de precipitação, seriam encontradas

principalmente na Floresta Semidecídua Atlântica, no sudeste do Brasil, e espécies amazônicas, influenciadas predominantemente por variáveis térmicas, seriam encontradas em outras florestas pluviais do norte e noroeste da América do Sul e em algumas áreas sazonalmente secas, inclusive no Brasil Central, onde predomina o Domínio do Cerrado. As principais conclusões desta Tese foram: 1) A flora arbórea desses Domínios e da transição apresenta forte padrão espacial, que segue um gradiente linear em grande escala separando parte considerável das floras dos dois Domínios. 2) A variação de diversidade alfa não foi significativa entre os Domínios e a Transição, indicando que transições em larga escala não necessariamente representam áreas de maior diversidade que os Domínios adjacentes. 3) Além das variáveis geoclimáticas, o diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra também foi um importante preditor dos padrões de similaridade e diversidade alfa ao longo da área de estudo, mas o mesmo não ocorreu com o número de indivíduos amostrados. 4) Conforme alguns autores já haviam indicado, é possível encontrar elevada performance de modelos de distribuição potencial mesmo para espécies com número relativamente baixo de registros (<25). 5) A adequabilidade climática de espécies amazônicas em parte do Domínio do Cerrado suporta a hipótese de expansão da Floresta Amazônica, que ocorreria desde o Pleistoceno e acompanharia as flutuações climáticas de períodos secos e frios a períodos quentes e úmidos.

ABSTRACT

In South America, little is known about the floristic links between forests and savannas domains. Considering the Cerrado and Amazonian Domains in Brazil and the transition area between them, we investigated the patterns of similarity and gradients (Chapter 1), alpha diversity (Chapter 2) and potential geographical distribution (Chapter 3) of the tree flora and its correlations with environmental variables and spatial structures. We applied multivariate analysis, estimates of species diversity, general linear models and spatial tools, including spatial autocorrelation analysis and modeling of species geographic distribution, on floristic and environmental data in a database consisting of 90 surveys. In Chapter 1, we found that the connection between the Domains occurs as a gradient strongly correlated with the annual precipitation, opposing pluvial (Amazonian Domain) to continental climates (Cerrado Domain). Amazonian floodplain forests constitute an isolated block and the large transition zone presents floristic affinities with both Domains. The flora has a strong spatial pattern, positively autocorrelated over short distances and negative autocorrelated at large distances, indicating decreasing similarity with increasing geographic distance. The trunk diameter of the smallest individual sampled (DSI) was also an important variable to explain the floristic variations. In Chapter 2, the alpha diversity correlated significantly with precipitation and temperature variables, was influenced by the space and showed significant correlation with DSI. Some results of global models were apparently contradictory to the literature and result from local variations, at least in part. In Chapter 3, we detected that Cerrado' species, primarily influenced by the precipitation seasonality, would be found mainly in the Atlantic Semideciduous Forest in southeastern Brazil, and amazonian species, influenced predominantly by thermal variables, would be found in other rain forests of

the north and northwest of South America and in some seasonally dry areas, including Central Brazil, where Cerrado Domain predominates. The main conclusions of this thesis were: 1) The tree flora of these Domains and the transition has a strong spatial pattern, which follows a large-scale linear gradient separating considerable proportion of the flora of both Domains. 2) The variation in alpha diversity was not significant between both Domains and Transition, indicating that large-scale transitions do not necessarily represent more diverse areas than the adjacent Domains. 3) Besides the geoclimatic variables, the diameter of the smallest individual sampled was also an important predictor of similarity and alpha diversity patterns along the study area - this did not occur with the number of individuals sampled. 4) According to some authors have stated, it is possible to find high-performance models of potential distribution even for species with relatively low number of records (<25). 5) The climatic suitability of Amazonian species in part of the Cerrado Domain supports the hypothesis of expansion of the Amazonian Rainforest, which would occur since the Pleistocene climatic fluctuations and accompany dry and cold periods to hot and humid ones.

CAPÍTULO 1

Padrões florísticos e correlações com variáveis geoclimáticas e da amostragem em uma grande zona de transição entre domínios florestais e savânicos no Brasil

Resumo

Na América do Sul, há pouco conhecimento sobre zonas de transição de grande amplitude entre domínios de florestas e savanas. Considerando a transição entre os Domínios do Cerrado e Amazônico no Brasil, investigamos os padrões de composição da flora arbórea e suas correlações com variáveis geoclimáticas e da amostragem. Aplicamos análises exploratórias, regressões múltiplas e ferramentas de análises espaciais sobre dados florísticos e ambientais (geoclimáticos, diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra e número de indivíduos) em um banco de dados constituído por 90 levantamentos. Entre a Amazônia e o Cerrado, a flora arbórea conecta-se na forma de um gradiente linear fortemente correlacionado com a precipitação anual, opondo climas pluviais (Domínio Amazônico) a climas continentais (Domínio do Cerrado). As florestas de várzea amazônicas constituem um bloco florístico coeso e isolado. No gradiente, a flora tem forte padrão espacial: autocorrelaciona-se positivamente a curtas distâncias e negativamente a grandes distâncias, indicando diminuição da similaridade com o aumento da distância geográfica e implicando que fitofisionomias diferentes, mas geograficamente próximas, têm floras mais semelhantes que fitofisionomias semelhantes, mas geograficamente distantes. O diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra também foi uma variável significativamente associada ao gradiente florístico. Cerca de metade da variância do primeiro eixo do NMDS deveu-se a um componente desconhecido, indicando que variáveis não incluídas em nossas análises têm contribuição importante para os padrões encontrados. Nossos resultados ajudam a elucidar os padrões florísticos de uma grande zona de transição entre Domínios Fitogeográficos na América do Sul, indicando ampla afinidade da flora da transição aos dois Domínios investigados.

Palavras-chave: análise multivariada, autocorrelação espacial, ecótono, fitofisionomias, gradientes, similaridade florística

Abstract

In South America, little is known about the transition zones between large-scale areas of forests and savannas. Considering the transition between the Cerrado and Amazonian Domains in Brazil, we investigated the composition patterns of the tree flora and their correlations with geoclimatic and sampling variables. We applied exploratory analysis, multiple regression and spatial analyses tools on floristic data and an environmental (geoclimatic, diameter of the smallest individual in the sample and number of individuals) database consisting of 90 surveys. Between the Amazonian and Cerrado Domains, the tree flora occurs as a linear gradient strongly correlated with the annual precipitation, opposing pluvial climates (Amazonian Domain) with continental climates (Cerrado Domain). The floodplain Amazonian forests form a cohesive and isolated floristic block. In the gradient, the flora has a strong spatial pattern, positively autocorrelated over short distances and negatively at large distances, indicating decreasing similarity with increasing geographical distance and implying that different vegetation types, but geographically close, have floras more similar than vegetation types similar, but geographically distant. The diameter of the smallest individual in the sample was also a significant variable to the gradient. About 50% of the variance in the first axis of the NMDS was due to an unknown component, indicating that variables not included in our analysis have important contribution to the patterns found. Our results help to elucidate the floristic patterns of a major transition zone between Phylogeographic Domains in South America, indicating high affinity of the transition flora to both analyzed Domains.

Keywords: ecotone, floristic similarity, gradients, multivariate analysis, phytophysiognomies, spatial autocorrelation

Introdução

Padrões florísticos e ecológicos na transição savana-floresta têm sido amplamente investigados (e.g. Markham e Babbidge 1979; White 1983; Ackerly et al. 1989; Adejuwon e Adesina 1992; Haridasan 1992; Kershaw 1992; Ratter 1992; Durigan e Ratter 2006). Essas transições são caracterizadas por larga amplitude de fatores abióticos, grande heterogeneidade de formas de vida e complexa organização ecossistêmica (Longman e Jeník 1992). Transições locais entre savanas e florestas são geralmente nítidas e parecem estar associadas a episódios de fogo e às propriedades dos solos (Puyravaud et al. 1994). Na América do Sul, ocorrem transições de grande amplitude pouco estudadas entre regiões predominantemente florestais e regiões predominantemente savânicas. Transições nessa escala podem assumir diferentes feições, como mosaico, gradiente, interpenetrações, mudança abrupta ou estrutura idiossincrática (Ab'Sáber 1977a; 2003).

Uma ampla região de transição savana-floresta situa-se entre os Domínios do Cerrado e da Amazônia. O Domínio do Cerrado estende-se por uma área de cerca de dois milhões de km² no Brasil Central, sob climas com forte estacionalidade pluvial (Ratter 1992; Ab'Sáber 2003; Ribeiro e Walter 2008). O tipo de vegetação predominante nesse Domínio é a savana, mas há grande variação fisionômica, incluindo formas campestres e florestais (Coutinho 1978; Oliveira-Filho e Ratter 2002; IBGE 2004; Ribeiro e Walter 2008). O Domínio da Amazônia perfaz uma área de aproximadamente seis milhões de km² no norte do país (Ab'Sáber 2003), sob climas pluviais ou com fraca estacionalidade pluvial (Schmidt 1942) e apresenta fisionomias predominantemente florestais (mata de várzea, igapós e florestas pluviais e estacionais), com algumas áreas savânicas (IBGE 2004). O tipo de vegetação predominante no Domínio da Amazônia é a floresta de terra firme (Silva et al. 2004), um tipo de floresta pluvial não inundável.

Na zona de transição entre esses dois Domínios ocorrem várias fitofisionomias (IBGE 2004a; Marimon et al. 2006), com importante papel nas conexões florísticas entre o Cerrado, Floresta Amazônica e Floresta Atlântica (Oliveira-Filho e Ratter 1995; Méio et al. 2003).

Alguns estudos consideraram uma escala regional (Ivanauskas et al. 2008; Kunz et al. 2009; Martins et al. 2011), mas nenhum utilizou amplos bancos de dados nem avaliou a influência de variáveis climáticas e a ocorrência de estruturas espaciais nas variações florísticas na transição entre os Domínios do Cerrado e da Amazônia. Um importante ponto de partida para elucidar questões fitogeográficas nessa transição é considerar que atualmente não há grandes barreiras físicas, como grandes rios e cadeias de montanhas, separando o Domínio do Cerrado dos Domínios vizinhos (IBGE 1968). Essa ausência de barreiras físicas explicaria a quase total ausência de gêneros lenhosos endêmicos no Cerrado, sendo os demais gêneros comuns às floras florestais atlânticas e, ou, amazônicas (Heringer et al. 1977; Ratter et al. 1997). Não obstante, Simon et al. (2009) apontaram que a flora lenhosa do Cerrado é relativamente recente e que a diversificação de suas espécies ocorreu no próprio ambiente do Cerrado.

Nosso objetivo foi investigar, para o componente arbóreo, as seguintes hipóteses: 1) Se a ausência de barreiras efetivas entre os Domínios do Cerrado e da Amazônia tivesse implicado em afinidades florísticas entre ambos, a conexão entre eles ocorreria sob a forma de um gradiente de substituição de espécies, passando pela área de transição. 2) Porém, se a especiação ocorreu dentro de cada um dos ambientes e se a transição abarcou condições ambientais muito características mantidas ao longo do tempo evolutivo, levando à ocorrência de espécies próprias (Schmida e Wilson 1985; Pianka 2000) que não ocorrem nem no Domínio do Cerrado nem no da Amazônia, não se espera um gradiente, mas a limitação de cada flora a sítios que mantêm as condições próprias de cada Domínio. O resultado seria, então, uma baixa similaridade florística

da transição em relação a esses dois Domínios, o que sugeriria que ambientes de transição em larga escala pudessem representar importantes regiões de especiação.

Material e Métodos

Preparo do banco de dados e das matrizes

Incluimos artigos publicados em periódicos científicos que obedecessem aos critérios: a) amostragem de árvores; b) informação do diâmetro ou circunferência do menor indivíduo incluído na amostra; c) indicação do método de amostragem; d) apresentação de uma lista contendo todas as espécies arbóreas amostradas; e) indicação do número de indivíduos amostrados para cada espécie ou de informações que possibilitassem o seu cálculo; f) informação sobre a fitofisionomia onde foi feita a amostragem.

Utilizamos as delimitações de Ab'Sáber (1977a; 2003) para as três grandes regiões investigadas aqui: Domínios Morfoclimáticos e Fitogeográficos (daqui em diante, Domínios) do Cerrado e da Amazônia e zona de transição entre os dois (daqui em diante, Transição). Domínios são espaços geográficos com feições coerentes de uma série de fatores ecologicamente importantes, tais como solos, relevo e vegetação (Ab'Sáber 1977a; 2003). Como esses limites não são muito claros (Ab'Sáber 2003), consideramos as localidades limítrofes (<100 km) da Transição nos dois Domínios como sendo também da Transição, concordando inclusive com os autores desses levantamentos. Não compilamos levantamentos feitos em áreas que declaradamente estão ou estiveram sob práticas de manejo ou sofreram corte raso. Também desconsideramos trabalhos publicados anteriormente a 1980, para que tivéssemos acesso a padrões atuais da vegetação. Utilizando esses critérios selecionamos 90 levantamentos: 35 no Domínio Amazônico, 34 no Domínio do Cerrado e 21 na Transição (Figura 1 e Apêndice 1 no

final da Tese). Criamos um código para cada levantamento, em que as duas primeiras letras indicavam a região (AM - Amazônia, TR - Transição ou CE - Cerrado) e as demais, a fitofisionomia onde foi conduzido o levantamento (Apêndice 1 no final da Tese).

Eliminamos sinônimas, padronizando todos os binômios pelo nome aceito, com ajuda da base de dados FLORA DO BRASIL (Forzza et al. 2010); quando necessário, recorremos ao THE PLANT LIST (2010). Lianas e táxons não identificados até o nível de espécie foram eliminados. Eliminamos também as palmeiras, pois alguns autores as incluíram em seus levantamentos e outros não. Após esses procedimentos, computamos 1.437 espécies.

Para as análises numéricas, preparamos uma matriz florístico-estrutural composta pelo número de indivíduos de cada uma das 1.437 espécies nos 90 levantamentos e uma matriz florística de ocorrência (presença vs. ausência) dessas mesmas espécies e levantamentos. Preparamos ainda outras duas matrizes: espacial e ambiental. A espacial foi composta pela latitude e longitude de cada localidade e a ambiental, pelas variáveis amplitude térmica média mensal, amplitude térmica média anual, precipitação anual, sazonalidade de precipitação, isothermalidade, temperatura média anual e sazonalidade térmica, obtidas do WORLDCLIM v.1.4 (Hijmans et al. 2005) com resolução de 2.5 min; aridez anual e evapotranspiração potencial e real anuais, obtidas do GLOBAL SOIL-WATER BALANCE GEOSPATIAL DATA BASE (Trabucco e Zomer 2010). A aridez anual é calculada dividindo-se a precipitação média anual pela evapotranspiração média anual, o que resulta em um aumento da aridez com a umidade do ambiente; assim, multiplicamos os valores de aridez por -1 para obter uma relação inversa com a umidade.

Para investigar um possível efeito dos diferentes métodos de levantamento sobre os resultados, também incluímos o diâmetro do tronco do menor indivíduo amostrado e o número

total de indivíduos (número total de indivíduos amostrados menos eventuais indivíduos de identidade específica desconhecida, de lianas e de palmeiras).

Como as escalas eram distintas, todas as variáveis da matriz ambiental acima foram padronizadas pela fórmula $\frac{(x_i - X)}{\sigma}$, em que x_i é o valor da variável em cada localidade, X é a média da variável entre todas as localidades e σ é o desvio-padrão da variável.

A partir das matrizes espacial, ambiental e florístico-estrutural, preparamos, respectivamente, as seguintes matrizes derivadas, constituídas por todos os pares de localidades: (i) de distâncias euclidianas das distâncias geográficas; (ii) de distâncias ambientais, composta pelas distâncias euclidianas entre as variáveis ambientais; e (iii) de distâncias euclidianas da dissimilaridade florístico-estrutural. Preparamos essas matrizes derivadas no PASSaGE 2.0 (Rosenberg e Anderson 2011).

Análises numéricas

Os métodos de análise que usamos foram detalhados por Legendre e Legendre (1998) e McCune e Grace (2002). Nos testes estatísticos utilizamos nível de significância (α) de 5%.

Análises exploratórias

Classificação – Para classificar as localidades em grupos, aplicamos dois métodos a partir da matriz florístico-estrutural. O primeiro deles foi o WPGMA (*Weighted Pair Grupos Method with Averaging*), usando o coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis, no programa FITOPAC 2.1 (Shepherd 2009). Obtivemos o coeficiente de correlação cofenética, que expressa o quanto da matriz original de similaridade foi reproduzida no dendrograma. Depois processamos o TWINSpan (*Two-Way Indicator Species Analysis*), no PC-ORD 5.0 (McCune e Mefford 2006),

usando um nível de corte de pseudoespécies de 0-2-5-10-20-50. Verificamos a consistência dos grupos principais que emergiram da WPGMA e da TWINSpan (segunda e terceira divisões) por meio da ANOSIM (Clarke 1993), no PAST 2.0 (Hammer et al. 2001), utilizando o coeficiente de Bray-Curtis. Obtivemos o valor R – quanto mais próximo esse valor for de 1.0, maior é a dissimilaridade entre os grupos (Clarke 1993) – e a significância do teste (p), após 999 permutações. Os p nas comparações par a par foram interpretados após aplicarmos correção sequencial de Bonferroni (Quinn e Keough 2002).

Ordenação – Conduzimos essa etapa para investigar como as localidades se ordenavam no espaço multidimensional da abundância de espécies. Utilizamos, em análises independentes, as matrizes florístico-estrutural e florística, para que pudéssemos correlacionar tanto os padrões de abundância quanto os de ocorrência com as variáveis ambientais. O comportamento da curva de resposta de cada espécie ao gradiente mostrou-se não-monotônico para a maioria das espécies. Dentre os métodos que assumem esse pressuposto, o NMDS (*Non-metric Multidimensional Scaling*) é especialmente vantajoso, pois, ao trabalhar com distâncias ordenadas (ranqueadas), tende a reduzir o problema do “zero truncado” e, além disso, fornece flexibilidade ao pesquisador para escolher o coeficiente de distância (McCune e Grace 2002). Usamos o coeficiente de Bray-Curtis como medida de dissimilaridade para a matriz florístico-estrutural (o NMDS para essa matriz será chamado de NMDS1 daqui em diante) e o coeficiente de similaridade de Sørensen para a matriz florística (NMDS2). Contudo, o NMDS1 produziu um gráfico com aspecto circular, razão pela qual decidimos verificar se um possível efeito de curvatura não estaria distorcendo a disposição das localidades, aproximando aquelas que na verdade estão situadas nos extremos do gradiente (Kershaw e Looney 1985; Wildi 2010). Após efetuarmos uma DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) no PC-ORD 6.0, nossa suspeita foi confirmada. Contudo, não

pudemos substituir a NMDS1 pela DCA devido ao excesso de resíduos nos eixos principais. Removendo espécies com apenas uma ocorrência, os problemas encontrados tanto no NMDS1 quanto na DCA foram eliminados e, então, optamos pelo NMDS devido às suas vantagens (McCune e Grace 2002). O NMDS2 não gerou efeito de curvatura, não havendo, portanto, necessidade de reduzir a matriz. Obtivemos uma solução bidimensional em ambas as ordenações após ser calculada a proporção (P) de simulações com *stress* menor ou igual ao *stress* obtido com os dados reais. Notamos que o *stress* manteve-se estável na porção final das iterações, conforme sugerem McCune e Grace (2002) para uma análise confiável. Obtivemos os coeficientes de determinação (R^2) para as correlações entre as distâncias florísticas (dissimilaridade) da ordenação e as distâncias florísticas originais entre as localidades.

Para investigar se os padrões florísticos evidenciados pelo NMDS se apresentavam estruturados no espaço, preparamos correlogramas no programa SAM 4.0 (Rangel et al. 2010), escolhendo o índice I de Moran como indicador de autocorrelação espacial (Legendre e Fortin 1989). O número e o intervalo entre as classes de distância seguiram as opções padrão (“*default*”) do SAM 4.0. Obtivemos as significâncias (p) de estrutura espacial aplicando 999 permutações e o correlograma foi considerado globalmente significativo quando pelo menos uma classe de distância apresentasse p abaixo do nível crítico considerando a correção sequencial de Bonferroni (Fortin e Dale 2005).

Composição florística vs. variáveis ambientais: correlações e regressões

Testamos a significância da correlação entre as matrizes de distância florístico-estrutural e de distâncias ambientais por meio do teste de Mantel Parcial (unilateral), mantendo constante a matriz de distâncias euclidianas das distâncias geográficas para controlar a autocorrelação

espacial. Efetuamos essa etapa no programa PASSaGE 2.0 e a significância foi obtida por 999 permutações.

Para gerar modelos preditivos para a similaridade e distribuição das espécies, efetuamos regressões lineares múltiplas. Nas regressões, utilizamos os escores do primeiro eixo das duas ordenações (NMDS1 e NMDS2) como variável resposta. O segundo eixo, embora significativo, não foi usado para esse propósito porque seus resultados apontaram apenas para gradientes internos às fitofisionomias.

Apenas no intuito de auxiliar na seleção de variáveis preditoras para os modelos de regressão múltipla, calculamos a correlação de Spearman (r_s) entre cada variável ambiental e o primeiro eixo do NMDS. A correlação de Spearman foi escolhida porque, em todos os casos, pelo menos uma das variáveis em teste apresentava distribuição não-normal pelo teste de D'Agostino. Variáveis preditoras com baixas correlações ($r_s \leq 0.3$) com esse eixo foram descartadas. A partir das variáveis remanescentes, escolhemos o modelo com o menor *Akaike Information Criterion corrected* (AICc; Burnham e Anderson 2002) dentre todas as combinações possíveis de variáveis. Os modelos selecionados foram submetidos a uma análise de colinearidade, por meio do cálculo do Fator de Inflação da Variância (VIF) de cada variável preditora (admitido até 10; Myers 1986). Quando encontramos variáveis colineares entre si, mantivemos apenas aquela com maior correlação com o eixo do NMDS analisado.

Quando o pressuposto de independência espacial é violado, a seleção automática pelo AICc e as estimativas dos coeficientes de regressão tornam-se enviesados (Diniz-Filho et al. 2003; Hoeting et al. 2006). Assim, testamos a estrutura espacial nos resíduos (Diniz-Filho et al. 2003) do modelo completo, isto é, antes da seleção pelo AICc, e nos resíduos do modelo selecionado, no SAM 4.0. No preparo dos correlogramas e teste de significância aplicamos os

mesmos procedimentos mencionados nas análises exploratórias. Nos resíduos do modelo final para o NMDS2, encontramos estrutura espacial significativa; por isso, incluímos autovetores espaciais pelo método PCNM (Borcard e Legendre 2002), definindo a distância de truncagem pelo método *Minimum Spanning Tree* (Fortin e Dale 2005), escolhendo prioritariamente os autovetores que apresentassem correlação significativa com o eixo de ordenação (Bellier et al. 2007). Após incluirmos dois autovetores PCNM no modelo, os resíduos não mais apresentaram estrutura espacial significativa.

De posse dos modelos selecionados, aferimos os pressupostos de normalidade dos resíduos, pelo teste de D'Agostino, e de homocedasticidade e linearidade, por meio da visualização gráfica dos valores preditos pelo modelo vs. resíduos (Quinn e Keough 2002), em que se espera que os pontos não formem estruturas sistemáticas como cones ou curvas (Callegari-Jacques 2003; Quinn e Keough 2002). Atendemos a esses pressupostos e então analisamos numericamente os resultados das regressões (R^2 ajustado, significâncias *etc.*) e obtivemos a equação que representava matematicamente os modelos (Quinn e Keough 2002).

Resultados

A análise de classificação aglomerativa indicou a formação de sete grandes grupos florísticos (Figura 2). Um deles foi formado por localidades do Domínio do Cerrado e da Transição (A) e outro, por localidades do Domínio Amazônico e da Transição (B). Dois pequenos grupos (C e D) foram formados por localidades do Domínio do Cerrado. Outro grupo (E) misturou amostras das três grandes regiões (Domínios do Cerrado e da Amazônia e Transição). Uma única localidade, situada no Domínio Amazônico, formou o grupo F. O grupo G consistiu predominantemente de localidades amazônicas. Do ponto de vista fisionômico, houve segregação

tanto da flora das matas de várzea do Domínio Amazônico (G) quanto da flora savânica das três regiões (E). O coeficiente cofenético foi de aproximadamente 0.87, indicando que apenas 13% da informação sobre a similaridade original entre cada par de localidades foi perdida na geração do dendrograma. Houve, em geral, consistência na formação desses grupos (ANOSIM, $R = 0.7992$, $p = 0.001$) – o único grupo que não diferiu estatisticamente de nenhum outro foi o F (Tabela 1).

A análise TWINSpan (Tabela 2) indicou, em geral, uma separação entre as floras dos dois Domínios e mistura da flora da Transição com ambos. Porém, a separação da flora entre os Domínios não foi completa na primeira divisão porque localidades de fisionomias savânicas do Domínio Amazônico permaneceram no grupo negativo, no qual predominaram as localidades do Domínio do Cerrado (Tabela 2). Na segunda e terceira divisões, duas matas de galeria do Domínio do Cerrado e as matas de várzea do Domínio Amazônico, respectivamente, separaram-se das demais amostras (Tabela 2). Os quatro grandes grupos (dois formados na segunda divisão e os outros dois na terceira divisão) foram consistentes (ANOSIM, $R = 0.8031$, $p = 0.0001$), com todas as comparações par a par significativas (Tabela 3).

O primeiro eixo do NMDS1 e do NMDS2 (Figura 3) opôs os Domínios Amazônico e do Cerrado e indicou que a Transição se associa a ambos. A forte separação das matas de várzea amazônicas confirmou os resultados das análises de agrupamento. Três localidades (AMVARZ12, AMVARZ13, AMVARZ14) de mata de várzea situadas no extremo oeste (estado do Acre), apesar de muito distantes, mantiveram-se agrupadas com as demais matas de várzea tanto no NMDS quanto nas análises de agrupamento, reforçando a afinidade florística entre as localidades dessa fitofisionomia. O segundo eixo dos dois NMDS (Figura 3) mostrou uma mescla de localidades das três regiões (Amazônia, Cerrado e Transição). Os dois eixos somados explicaram 34.2% e 49.7% (NMDS1 e NMDS2, respectivamente) das correlações entre as

distâncias florísticas da ordenação e as distâncias no espaço n-dimensional original (Tabela 4); considerando apenas o primeiro eixo, a explicação foi de 25.7% e 40.0%, respectivamente (Tabela 4).

Os correlogramas para os escores do primeiro eixo do NMDS1 e NMDS2 (Figura 4) sugeriram a existência de um gradiente florístico linear. Classes de distância curtas apresentaram autocorrelação espacial positiva e classes de distância longas (exceto a última) apresentaram autocorrelação espacial negativa (Figura 4). Esses correlogramas foram globalmente significativos pela correção sequencial de Bonferroni (dados não apresentados).

O Teste de Mantel Parcial foi significativo ($t = 5.04$, $Z = 1800282.69$, $R = 0.4101$, $p = 0.005$), apontando que, quanto mais diferente se torna o ambiente, mais dissimilar se torna a flora, controlado o efeito da autocorrelação espacial. A influência detalhada do ambiente sobre a composição florística fica mais clara quando analisamos as Tabelas 5 e 6. As variáveis ambientais mais correlacionadas com o eixo 1 das ordenações foram evapotranspiração real anual, precipitação anual, temperatura média anual, diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra (diâmetro mínimo) e sazonalidade térmica (Tabela 5). A precipitação anual foi a variável mais determinante (coeficiente padronizado mais alto) para a variação florística mostrada nesse eixo, em ambas as ordenações (Tabela 6). A outra variável significativa foi o diâmetro mínimo (Tabela 6). Mais da metade da variação no eixo 1 de cada NMDS foi explicada pelos modelos (R^2 aj. NMDS1 = 0.511; R^2 aj. NMDS2 = 0.568; Tabela 6).

Discussão

A segregação das floras arbóreas entre os Domínios do Cerrado e da Amazônia corrobora estudos prévios (e.g. Oliveira-Filho e Ratter 1995; Oliveira-Filho e Fontes 2000; Marimon et al.

2006; Kunz et al. 2009) que detectaram baixa similaridade entre essas floras. Acreditamos que variações geomorfológicas entre os Domínios do Cerrado e da Amazônia possam ter influenciado a distribuição da flora nas épocas mais secas do Quaternário, atuando de modo sinérgico com as oscilações climáticas ao longo dos últimos milhares de anos (Ab'Sáber 1977a; Ledru 1993; Salgado-Laboriau et al. 1997). Considerando trabalhos biogeográficos como os de Simpson e Haffer (1978), Clapperton (1993), Iriondo e Latrubesse (1994), Haffer (1993), Burnham e Graham (1999) e Thomas (2000), fica clara uma alternância de eventos de vicariância e dispersão ao longo dos últimos tempos geológicos. De acordo com esses autores, esses eventos não estiveram associados a barreiras físicas, como montanhas, vales ou rios, mas a variações das condições climáticas regionais e locais. Durante as oscilações para clima seco, as formações florestais teriam sofrido eventos de vicariância, e a contínua cobertura florestal teria se fragmentado em vários refúgios, mas as formações savânicas teriam sofrido eventos de dispersão, expandindo sua área e ocupando áreas antes florestadas, ocorrendo o inverso durante as oscilações para clima úmido (Ab'Sáber 1977b, 1992; Haffer and Prance 2001; mas veja Mayle et al. 2004). Essas ideias explicam o forte padrão espacial detectado aqui, que segue um gradiente linear em grande escala.

Scudeller et al. (2001) também encontraram uma redução da similaridade florística com o aumento da distância geográfica na Floresta Pluvial Atlântica em parte do Sudeste do Brasil e o atribuíram à distribuição restrita da grande maioria das espécies arbóreas. Nossos resultados também estão de acordo com a distribuição restrita de grande parte das espécies das fisionomias savânicas (Ratter e Dargie 1992; Castro et al. 1999). Encontramos que, exceto para as florestas de várzea amazônicas, fitofisionomias diferentes, mas geograficamente próximas, têm floras arbóreas mais similares que fitofisionomias semelhantes, mas distantes entre si, concordando com

os resultados de outros autores (e.g. Oliveira-Filho et al. 2006). A diminuição da similaridade florística com a distância geográfica pode ser decorrente (i) da especialização das espécies pelo seu hábitat, (ii) da existência de barreiras limitando a dispersão (limitação da dispersão), (iii) da ineficiência da dispersão (limitação da dispersão), (iv) de eventos estocásticos ou (v) de fatores exógenos (climáticos, por exemplo) autocorrelacionados no espaço (e.g. Nekola e White 1999; Duque et al. 2009). Considerando o modelo do NMDS1, no qual não encontramos estrutura espacial significativa nos resíduos, ficou claro que as variáveis ambientais “explicaram” a estrutura espacial encontrada no primeiro eixo de ordenação (ver Diniz-Filho et al. 2003), ou seja, fatores exógenos autocorrelacionados no espaço tiveram um papel crucial sobre a diminuição da similaridade florístico-estrutural com a distância geográfica.

Nossos resultados mostraram que os padrões florísticos estão mais correlacionados com as variáveis ambientais do que seria esperado pelo acaso. De fato, o limite natural da distribuição das espécies vegetais sofre influência do ambiente, principalmente do clima, que afeta o poder competitivo das espécies (Walter 1986). Encontramos fortes correlações negativas da distribuição dos escores do primeiro eixo de ordenação com a precipitação anual, o que significa que a diminuição da precipitação anual acompanha o sentido Amazônia-Transição-Cerrado. Esse resultado não causa surpresa, pois florestas pluviais, como a Amazônica, desenvolvem-se em locais muito úmidos ou onde há períodos secos curtos (Whitmore 1990). A separação florística Cerrado-Amazônia e sua estreita conexão com as variações climáticas concordam com Méio et al. (2003), que afirmaram que o clima mais seco limitaria a flora amazônica no Domínio do Cerrado. A Floresta Amazônica apresenta particularidades em sua origem e expansão (Leitão-Filho 1987) que ajudam a explicar sua composição florística bastante distinta dos demais conjuntos de vegetação do Brasil (Oliveira-Filho e Fontes 2000).

Encontramos que o diâmetro do tronco do menor indivíduo incluído na amostra (diâmetro mínimo) foi bastante influente no primeiro eixo das ordenações, apoiando Caiafa e Martins (2007), que encontraram elevada influência do tamanho do menor indivíduo amostrado sobre o número de indivíduos e a riqueza de espécies na Mata Atlântica do Brasil. Confirmamos a recomendação desses autores de que levantamentos de vegetação devam ser feitos com um critério de amostragem comum. Porém, essa padronização somente deve ser feita quando o objetivo for comparar trabalhos (Gentry 1988), como no nosso caso, uma vez que diferentes tipos de vegetação requerem métodos específicos (Felfili et al. 2011). No Brasil, algumas tentativas de padronização dentro de domínios ou biomas ou entre esses já existem, como, por exemplo, a “Rede de Manejo Florestal da Caatinga” e a “Rede de Parcelas Permanentes dos Biomas da Mata Atlântica e Pampa”, mas os nossos resultados apontam que existe a necessidade de trabalhos com diâmetro mínimo padronizado entre o Cerrado e a Amazônia. Mesmo com essa limitação, encontramos concordância do gradiente florístico com o gradiente climático, com alta predictabilidade da composição florística pela precipitação anual, confirmando a literatura (e.g. Gentry 1988), fato reforçado pelo maior peso dessa variável climática em relação ao diâmetro mínimo sobre as variações florísticas principais.

Nossos resultados ajudam a elucidar os padrões florísticos de uma grande zona de transição entre Domínios Fitogeográficos na América do Sul, evidenciando ampla afinidade às floras dos dois Domínios (Amazônico e do Cerrado) e uma resposta consistente à pluviosidade. Porém, variáveis não incluídas em nossas análises parecem ter contribuição importante, pois uma porção considerável da variância deveu-se a um componente desconhecido. Assim, é necessário que processos estocásticos atuantes na região sejam elucidados (Hubbell 2001) e análises que considerem esses processos como parte importante da explicação sobre a distribuição das

espécies sejam encorajadas. Além disso, é importante que variáveis aditivas aos modelos sejam buscadas, que no nosso caso poderiam ser, por exemplo, medidas de estresse hídrico nos solos, pois é sabido (e.g. Brito et al. 2008) que as florestas da várzea amazônica apresentam composição e estrutura distintas dos demais ecossistemas em decorrência da forte seletividade de solos com saturação hídrica permanente ou sazonal.

Áreas de transição, principalmente na escala investigada neste trabalho, tendem a oferecer maiores desafios para a compreensão das variações na composição florística, uma vez que a heterogeneidade fitofisionômica é muito grande. Essas áreas de contato entre os dois maiores Domínios do Brasil também podem ser laboratórios de campo para gerar informações importantes sobre a dinâmica da vegetação transicional e as consequências desse processo para a biodiversidade.

Agradecimentos

À Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon, pela colaboração na revisão do banco de dados e pelas sugestões. Aos Profs. Drs. Adriana Maria Zanforlin Martini, George John Shepherd, Flavio Antonio Maës dos Santos e João Augusto Alves Meira Neto, pelas sugestões.

Referências

- Ab'Sáber AN (1977a) Os Domínios Morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52:1-21.
- Ab'Sáber AN (1977b) Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* (3):1-19.

- Ab'Sáber, NA (1992) A teoria dos refúgios: Origem e significado. Revista do Instituto florestal, Edição especial.
- Ab'Sáber AN (2003) Os Domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. Ateliê Editorial, São Paulo.
- Ackerly DA, Thomas WW, Cid Ferreira CA, Pirani JR (1989) The forest–cerrado transition zone in southern Amazônia: Results of the 1985 Projeto Flora Amazônica expedition to Mato Grosso. *Brittonia* 41:113-128.
- Adejuwon JO, Adesina FA (1992) The nature and dynamics of the forest-savanna boundary in south-western Nigeria. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman and Hall Publishing, London, pp 331-352.
- Bellier E, Monestiez P, Durbec JP, Candau JN (2007) Identifying spatial relationships at multiple scales: principal coordinates of neighbour matrices (PCNM) and geostatistical approaches. *Ecography* 30:385–399.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling* 153:51-68.
- Brito ER, Martins SV, Oliveira-Filho AT, Silva E, Silva AF (2008) Estrutura fitossociológica de um fragmento natural de floresta inundável em área de Campo Sujo, Lagoa da Confusão, Tocantins. *Acta Amazonica* 38:379-386.
- Burnham RJ, Graham A (1999) The history of Neotropical vegetation: New developments and status. *Annual of Missouri Botanical Garden* 86:546-89.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

- Caiafa AN, Martins FR (2007) Taxonomic Identification, Sampling Methods, and Minimum Size of the Tree Sampled: Implications and Perspectives for Studies in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Functional Ecosystems and Communities* 1:95-104.
- Callegari-Jacques SM (2003) *Bioestatística: Princípios e Aplicações*. Artmed, Porto Alegre.
- Castro AAJF, Martins FR, Tamashiro JY, Shepherd GJ (1999) How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:192-224.
- Clapperton CM (1993) *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, Amsterdam.
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.
- Coutinho LM (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1:17-23.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 2:53-64.
- Duque A, Phillips JF, von Hildebrand P, Posada CA, Prieto A, Rudas A, Suescún M, Stevenson P (2009) Distance decay of tree species similarity in protected areas on Terra Firme forests in Colombian Amazon. *Biotropica* 41:599-607.
- Durigan G, Ratter JA (2006) Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63:119-130.
- Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA, Meira Neto JAA (eds) (2011) *Fitossociologia no Brasil: Métodos e Estudos de Casos*. Volume 1. Editora UFV, Viçosa.
- Fortin M-J, Dale MRT (2005) *Spatial analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

Forzza RC, Leitman PM, Costa AF, Carvalho Jr, AA, Peixoto AL, Walter BMT, Bicudo C, Zappi D, Costa DP, Lleras E, Martinelli G, Lima HC, Prado J, Stehmann JR, Baumgratz JFA, Pirani JR, Sylvestre L, Maia LC, Lohmann LG, Queiroz LP, Silveira M, Coelho MN, Mamede MC, Bastos MNC, Morim MP, Barbosa MR, Menezes M, Hopkins M, Secco R, Cavalcanti TB, Souza VC (2010) Introdução. In Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.

Haffer J (1993) Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica* 69:15-45.

Haffer J, Prance GT (2001) Climate forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16:579-607.

Hammer O, Harper ATD, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* 4:1-9. http://palaeo-eletronica.org/2001_1/past?issue1_01.htm

Haridasan M (1992) Observations on soils, foliar nutrient concentration and floristic composition of cerrado sensu stricto and cerradão communities in central Brazil. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds). *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman & Hall Publishing, London, pp 171-184.

Heringer EP, Barroso GM, Rizzo JA, Rizzini CT (1977) A Flora do Cerrado. In Ferri MG (coord.). *IV Simpósio sobre o cerrado*, v.38. EDUSP, São Paulo, pp 211-232.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.

- Hill MO, Bunce, RGH, Shaw MW (1975) Indicator Species Analysis, a diverse polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *Journal of Ecology* 63:597-613.
- Hoeting JA, Davis RA, Merton AA, Thompson SE (2006) Model selection for geostatistical models. *Ecological Applications* 16:87-98.
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- IBGE (1968). *Mapa de Geomorfologia do Brasil*. Escala 1:5.000.000. IBGE, Rio de Janeiro.
- IBGE (2004). *Mapa de Vegetação do Brasil*. Escala 1:5.000.000. IBGE, Rio de Janeiro.
- Iriondo M, Latrubesse EM (1994) A probable scenario for a dry climate in central Amazonia during the late Quaternary. *Quaternary International* 21:121-128.
- Ivanauskas NM, Monteiro R, Rodrigues RR (2008) Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. *Acta Amazonica* 38:387-402.
- Kershaw AP (1992) The development of rainforest-savanna boundaries in tropical Australia. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman and Hall Publishing, London, pp 255–271.
- Kershaw KA, Looney JHH (1985) *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold, Londres.
- Kunz SH, Ivanauskas NM, Martins SV, Silva E, Stefanello D (2009) Análise da similaridade florística entre florestas do Alto Rio Xingu, da Bacia Amazônica e do Planalto Central. *Revista Brasileira de Botânica* 32:725-736.
- Ledru MP (1993) Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research* 39:90-98.

- Legendre P, Fortin M-JF (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. 2 ed. Elsevier Science, Amsterdam.
- Leitão-Filho HF (1987) Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. *Revista do IPEF* 45:41-46.
- Longman KA, Jeník J (1992) Forest-savanna boundaries: general considerations. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds) *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman and Hall Publishing, London, pp 3-20.
- Marimon BS, Lima ES, Duarte TG, Chieregatto LC, Ratter JA (2006) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* 63:323-341.
- Markham RH, Babbedge AJ (1979) Soil and vegetation catenas on the forest-savanna boundary in Ghana. *Biotropica* 11:224-234.
- Martins SV, Brito-Ibrahim E, Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT, Silva AF (2011) A vegetação de ipucas no Tocantins: estudo de caso e relações florísticas com remanescentes do Cerrado e da Amazônia. In Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JAA (eds) *Fitossociologia no Brasil: Métodos e Estudos de Casos*. Editora UFV, Viçosa.
- Mayle FE, Beerling DJ, Gosling WD, Bush MB (2004) Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359:499-515.
- McCune B, Grace JB (2002) *Analysis of ecological communities*. MjM, Gleneden Beach.
- McCune B, Mefford MJ (2006) *PC-ORD – multivariate analysis of ecological data, version 5.0*. MjM Software Design, Gleneden Beach.

- Méio BB, Freitas CY, Jatobá L, Silva MEF, Ribeiro JF, Henriques RPB (2003) Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. *Revista Brasileira de Botânica* 26:437-444.
- Myers RH (1986) *Classical and Modern Regression with Applications*. Duxbury Press, Boston.
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in Biogeography and Ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- Oliveira-Filho AT, Jarenkow JA, Rodal MJN (2006) Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. In Pennington RT, Ratter JA, Lewis GP (eds). *Neotropical savannas and dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation*. The Systematics Association Special volume Series 69, CRC Press – Taylor and Francis Group, Boca Raton, pp 159-192.
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (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 AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In Oliveira PS, Marquis RJ (eds). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University, New York. pp 91-120.
- Pianka ER (2000) *Evolutionary Ecology*. 6 ed. Benjamin/Cummings, San Francisco.
- Puyravaud J-P, Pascal J-P, Dufour C (1994) Ecotone structure as an indicator of changing forest-savanna boundaries (Linganamakki Region, southern India). *Journal of Biogeography* 21:581-593.

- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2010) SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:1-5.
- Ratter JA (1992) Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds). *Nature and dynamics of Forest-Savanna boundaries*. Chapman and Hall, London, pp 417-429.
- Ratter JA, Dargie TCD (1992) An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 49:235-250.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian Cerrado Vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds). *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, Planaltina. pp. 151-212.
- Rosenberg MS, Anderson CD (2011) PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology & Evolution* 2:229-232.
- Salgado-Labouriau ML, Barberi M, Vicentini KRF, Parizzi MG (1997) A dry climatic event during the late quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99:115-129.
- Schmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1-20.
- Schmidt JCJ (1942) O clima da Amazônia. *Revista Brasileira de Geografia* 3:465-500.

- Scudeller VV, Martins FR, Shepherd GJ (2001) Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology* 152:185-199.
- Shepherd GJ (2009) FITOPAC 2.1. Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Silva NMC, Antony LMK, Rocha RM, Silva RPS, Carneiro VM, Teixeira LM, Veiga JV, Higuchi N (2004) A biosfera: seus componentes e conceitos In Higuchi MIG, Higuchi N (eds). *A Floresta Amazônica e suas múltiplas dimensões: uma proposta de educação ambiental*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus. pp 17-44.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE (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 of the United States of America* 106(48):20359-20364.
- Simpson BB, Haffer J (1978) Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:497-518.
- THE PLANT LIST (2010) The Plant List – a working list of all plant species. <http://www.theplantlist.org>
- Thomas MF (2000) Late Quaternary environmental changes and the alluvial record in humid tropical environments. *Quaternary International* 72:23-36.
- Trabucco A, Zomer RJ (2010) Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.cgiar-csi.org>
- Walter H (1986) *Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global*. Editora EPU, São Paulo.

White F (1983) The vegetation of Africa. Unesco, Paris.

Whitmore TC (1990) An introduction to tropical rain forests. Blackwell, London.

Wildi O (2010) Data Analysis in Vegetation Ecology. Wiley-Blackwell, Chichester.

Tabela 1. Comparações par a par na ANOSIM entre os grupos formados na análise de agrupamento WPGMA. Na diagonal superior, a estatística R ; na diagonal inferior, os valores de significância (p). Em negrito, os p significativos sob correção sequencial de Bonferroni. A composição dos grupos pode ser consultada na Figura 2.

	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D	Grupo E	Grupo F	Grupo G
Grupo A	-	0.778	0.580	0.624	0.579	0.677	0.821
Grupo B	0.001	-	0.979	0.974	0.987	0.952	0.553
Grupo C	0.001	0.001	-	0.833	0.936	1.000	0.772
Grupo D	0.004	0.003	0.104	-	0.869	1.000	0.824
Grupo E	0.001	0.001	0.001	0.003	-	0.945	0.955
Grupo F	0.056	0.059	0.256	0.352	0.047	-	0.613
Grupo G	0.001	0.001	0.003	0.007	0.001	0.057	-

Tabela 2. Análise TWINSpan: grupos formados nas três primeiras divisões (AM: localidades do Domínio Amazônico; TR: localidades da Transição; CE: localidades do Domínio do Cerrado; sobre a codificação para as localidades e fitofisionomias, veja Apêndice 1 no final da Tese).
*Localidades mal-classificadas; #Localidades limítrofes (veja Hill et al. 1975).

Divisão 1 (Autovalor = 0.8759)

Grupo negativo

AMSAVA1 AMSAVA2 AMSAVA3 AMSAVA4 AMSAVA5 CECERR CECERR2 CECERR3 CECERR4
CECERR5 CEGALL1 CEGALL2* CEGALL3* CEGALL4 CEIPUCA CESAVA CESAVA1 CESAVA10
CESAVA11 CESAVA12 CESAVA13 CESAVA14 CESAVA15 CESAVA16 CESAVA17 CESAVA18
CESAVA19 CESAVA2 CESAVA3 CESAVA4 CESAVA5 CESAVA6 CESAVA7 CESAVA8 CESAVA9
CESEASd1* CESEASs1 CESEASs2 CESEASs3 TRCERR1 TRCERR2 TRCERR3 TRECOT1 TRECOT3
TRSAVA1 TRSAVA2 TRSAVA3

Grupo positivo

AMMONO1# AMOMBD1 AMOMBD10 AMOMBD11 AMOMBD12 AMOMBD13 AMOMBD2
AMOMBD3 AMOMBD4 AMOMBD5 AMOMBD6 AMOMBD7 AMOMBD8 AMVARZ1 AMVARZ10
AMVARZ11 AMVARZ12 AMVARZ13 AMVARZ14 AMVARZ15 AMVARZ16 AMVARZ17 AMVARZ2
AMVARZ3 AMVARZ4 AMVARZ5 AMVARZ6 AMVARZ7 AMVARZ8 AMVARZ9 TRECOT2 TRECOT4
TRECOT5 TRECOT6 TRMONO1# TROMBA1 TROMBA2 TROMBD1 TROMBD2 TRSEASd1#
TRSEASd2# TRSEASe1 TRSEASs1

Divisão 2 (Autovalor = 0.6003)

Grupo negativo

CEGALL2 CEGALL3

Grupo positivo

AMSAVA1 AMSAVA2 AMSAVA3 AMSAVA4 AMSAVA5 CECERR CECERR2 CECERR3 CECERR4
CECERR5 CEGALL1 CEGALL4 CEIPUCA CESAVA CESAVA1 CESAVA10 CESAVA11 CESAVA12
CESAVA13 CESAVA14 CESAVA15 CESAVA16 CESAVA17 CESAVA18 CESAVA19 CESAVA2
CESAVA3 CESAVA4 CESAVA5 CESAVA6 CESAVA7 CESAVA8 CESAVA9 CESEASd1 CESEASs1
CESEASs2 CESEASs3 TRCERR1 TRCERR2 TRCERR3 TRECOT1 TRECOT3 TRSAVA1 TRSAVA2
TRSAVA3

Divisão 3 (Autovalor = 0.6573)

Grupo negativo

AMOMBD1 AMOMBD10 AMOMBD11 AMOMBD12 AMOMBD13 AMOMBD2 AMOMBD3 AMOMBD4
AMOMBD5 AMOMBD6 AMOMBD7 AMOMBD8 TRECOT2 TRECOT4 TRECOT5 TRECOT6
TRMONO1 TROMBA1 TROMBA2 TROMBD1 TROMBD2 TRSEASd1 TRSEASd2* TRSEASe1
TRSEASs1

Grupo positivo

AMMONO1# AMVARZ1 AMVARZ2 AMVARZ3 AMVARZ4 AMVARZ5 AMVARZ6 AMVARZ7
AMVARZ8 AMVARZ9 AMVARZ10 AMVARZ11# AMVARZ12 AMVARZ15 AMVARZ16 AMVARZ17
AMVARZ13 AMVARZ14

Tabela 3. Comparações par a par na ANOSIM entre os grupos formados na segunda e terceira divisões da análise TWINSpan. Na diagonal superior, a estatística R ; na diagonal inferior, os valores de significância (p). Em negrito, os p significativos sob correção sequencial de Bonferroni. A composição dos grupos pode ser consultada na Tabela 2.

	Grupo negativo (2ª divisão)	Grupo positivo (2ª divisão)	Grupo negativo (3ª divisão)	Grupo positivo (3ª divisão)
Grupo negativo (2ª divisão)	-	0.709	0.891	0.692
Grupo positivo (2ª divisão)	0.002	-	0.822	0.897
Grupo negativo (3ª divisão)	0.003	< 0.001	-	0.562
Grupo positivo (3ª divisão)	0.006	< 0.001	< 0.001	-

Tabela 4. Resultados numéricos das análises de ordenação NMDS. p : proporção de simulações com *stress* menor ou igual ao *stress* dos dados reais; R^2 : coeficiente de determinação das correlações entre as distâncias florísticas da ordenação e as distâncias no espaço n-dimensional original.

Eixos	<i>Stress</i> (médio) nos dados reais	<i>Stress</i> (médio) nos dados aleatorizados	p	R^2	R^2 acumulado
NMDS1					
1	21.81	56.80	0.0476	25.7%	25.7%
2	16.23	38.54	0.0476	8.5%	34.2%
NMDS2					
1	22.90	56.40	0.0476	40.0%	40.0%
2	14.57	39.08	0.0476	9.7%	49.7%

Tabela 5. Correlações de Spearman (r_s) entre todas as variáveis ambientais e o eixo 1 das ordenações NMDS. Em negrito, valores correspondentes a variáveis pré-selecionadas ($r_s \geq 0.3$) para a escolha do melhor modelo de regressão múltipla.

	Eixo 1 NMDS1	Eixo 1 NMDS2
Evapotranspiração Real Anual	-0.64	-0.65
Precipitação Anual	-0.62	-0.63
Temperatura Média Anual	-0.57	-0.57
Diâmetro Mínimo	-0.55	-0.56
Sazonalidade Térmica	0.54	0.57
Aridez Anual	0.51	0.52
Sazonalidade de Precipitação	0.48	0.49
Isotermalidade	-0.47	-0.49
Amplitude Térmica Anual	0.38	0.39
Amplitude Térmica Mensal Média	0.35	0.35
Evapotranspiração Potencial Anual	-0.14	-0.14
Número de indivíduos	-0.06	0.06

Tabela 6. Regressão linear múltipla para explicar a variação nos escores do eixo 1 das duas ordenações NMDS. O coeficiente não padronizado para a constante foi considerado desprezível e, portanto, não foi utilizado nas equações. Em negrito, resultados significativos. *p*: significância do teste.

Variável	Coef. padronizado	Erro-padrão	Coef. não-padronizado	Erro-padrão	<i>p</i> (Coef. não-padronizado)
NMDS1					
Constante	-	-	<0.001	0.066	> 0.999
Precipitação Anual	-0.351	0.109	-0.314	0.002	0.001
Isotermalidade	-0.191	0.104	-0.171	0.069	0.067
Diâmetro Mínimo	-0.332	0.085	-0.297	<0.001	0.002
NMDS2					
Constante	-	-	<0.001	0.063	0.998
Precipitação Anual	-0.457	0.135	-0.418	0.124	0.001
Isotermalidade	-0.268	0.140	-0.245	0.128	0.058
Diâmetro Mínimo	-0.251	0.084	-0.230	0.076	0.003
Autovetor PCNM 1	0.121	0.187	1.043	1.614	0.520
Autovetor PCNM 5	0.214	0.073	1.850	0.626	0.004

Ordenação florístico-estrutural (NMDS1): R múlt. = 0.727; R^2 aj. = 0.511; F = 32.061; p < 0.001. Equação: Eixo 1 NMDS1 = -0.314*Precipitação Anual – 0.171*Isotermalidade – 0.297*Diâmetro Mínimo + Erro.

Ordenação florística (NMDS2): R múlt. = 0.769; R^2 aj.= 0.568; F = 24.371; p < 0.001. Equação: Eixo 1 NMDS2 = -0.418*Precipitação Anual – 0.245*Isotermalidade –0.230*Diâmetro Mínimo + 1.043*Autovetor PCNM 1 + 1.850*Autovetor PCNM 2 + Erro.

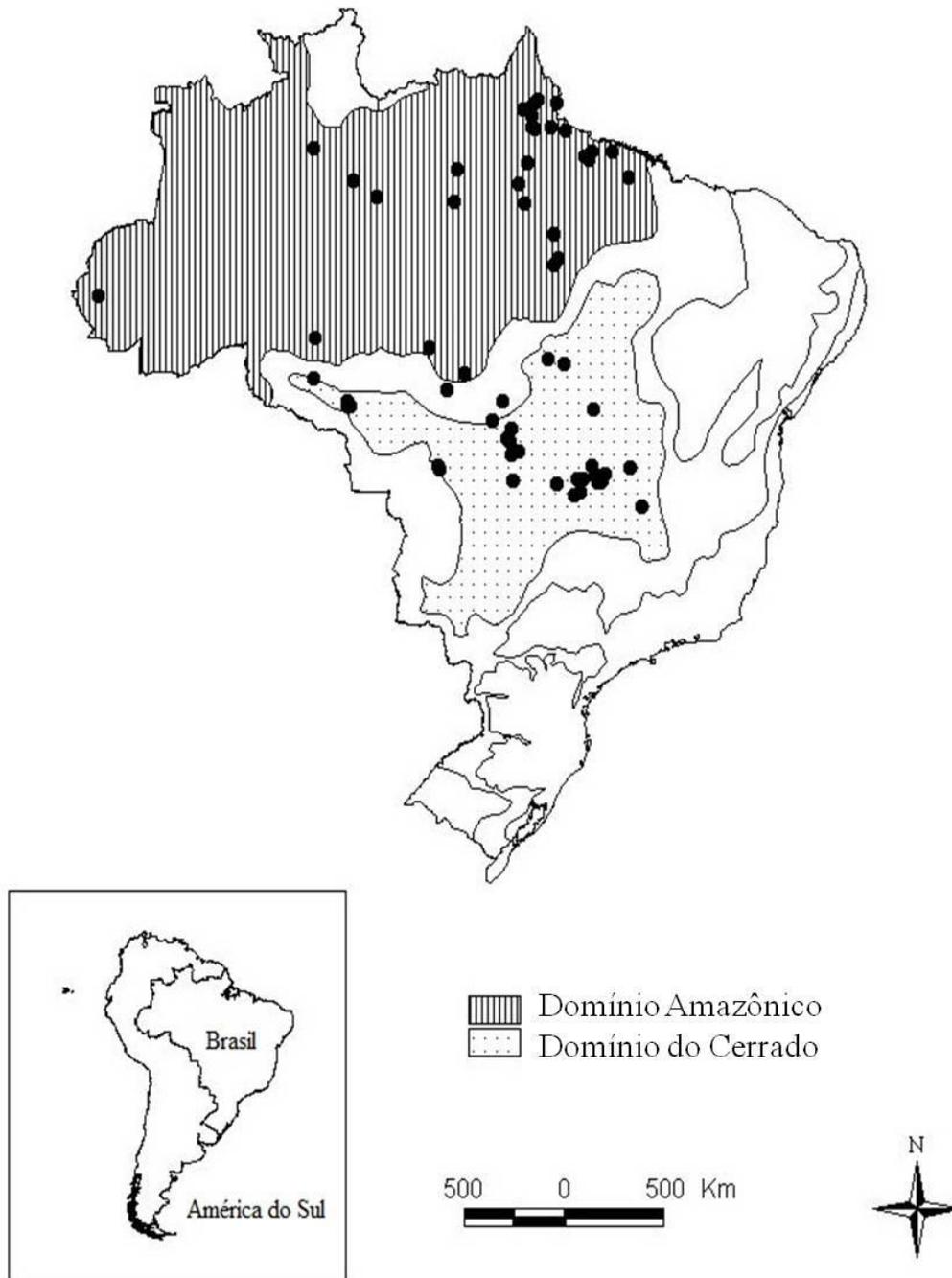


Figura 1. Localidades dos Domínios da Amazônia, do Cerrado e da Transição entre eles utilizadas nas análises deste trabalho. A delimitação dos Domínios Morfoclimáticos e Fitogeográficos segue Ab’Sáber (2003). Informações sobre cada localidade constam do Apêndice 1, no final da Tese.

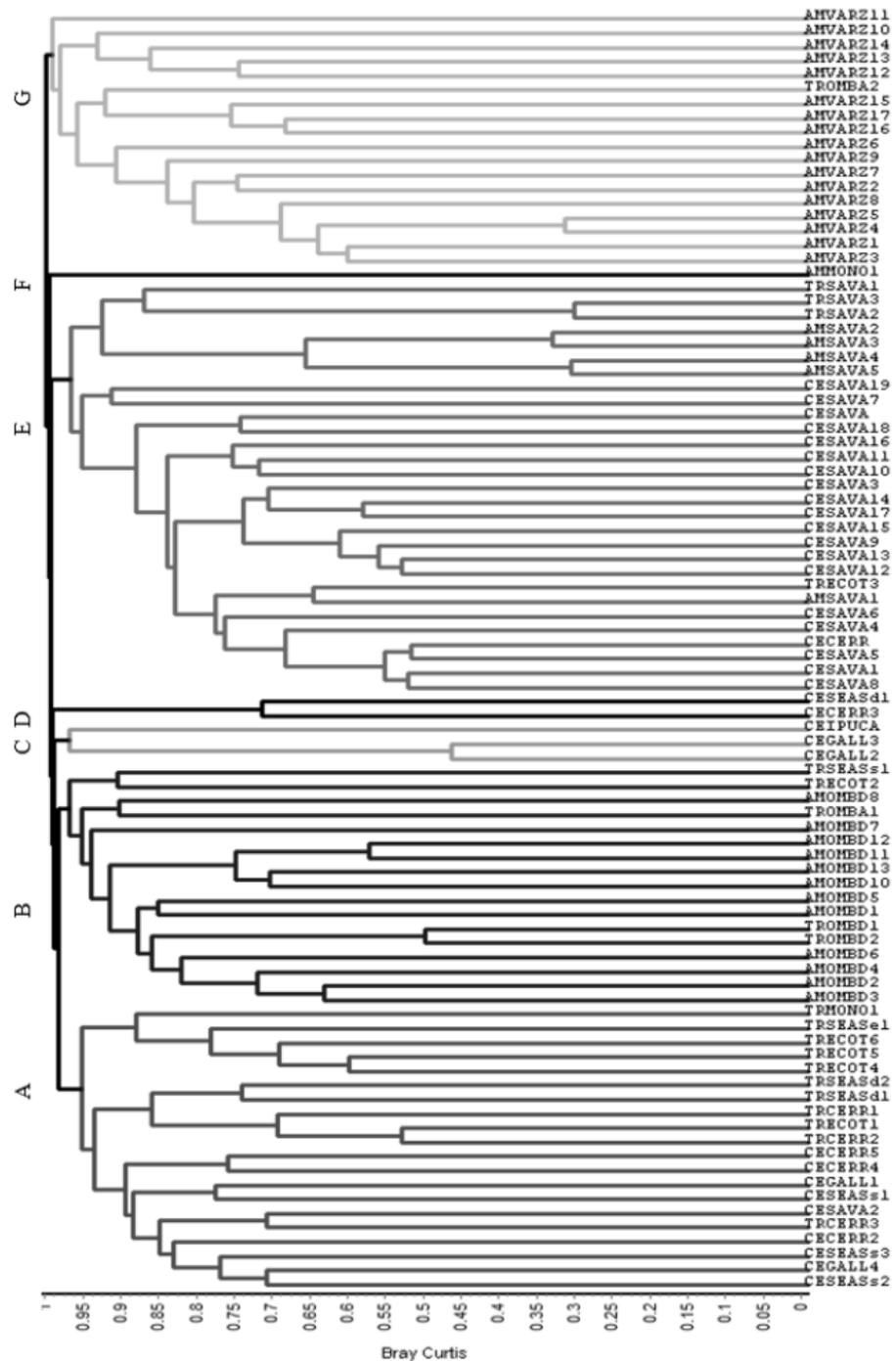


Figura 2. Dendrograma produzido pela análise de agrupamento aglomerativa segundo o algoritmo WPGMA e o coeficiente de distância de Bray-Curtis para expressar a dissimilaridade florística entre as 90 localidades dos Domínios do Cerrado e da Amazônia e da Transição entre eles. Os códigos das localidades constam do Apêndice 1, ao final da Tese.

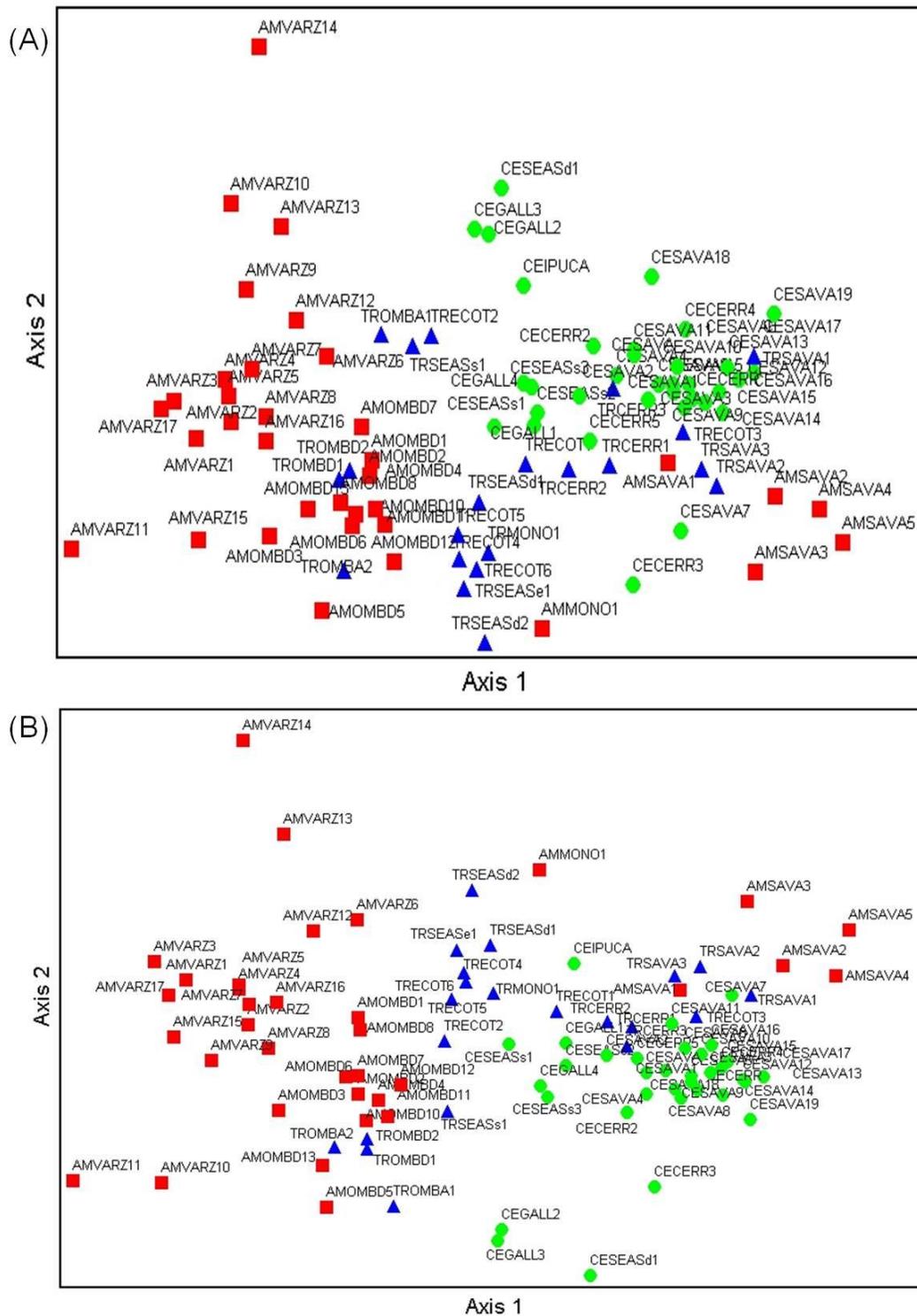


Figura 3. Resultados do NMDS processado a partir das matrizes florístico-estrutural (A) e florística (B), para as 90 localidades dos Domínios do Cerrado e da Amazônia e da Transição entre eles. Os códigos das localidades constam do Apêndice 1, ao final da Tese.

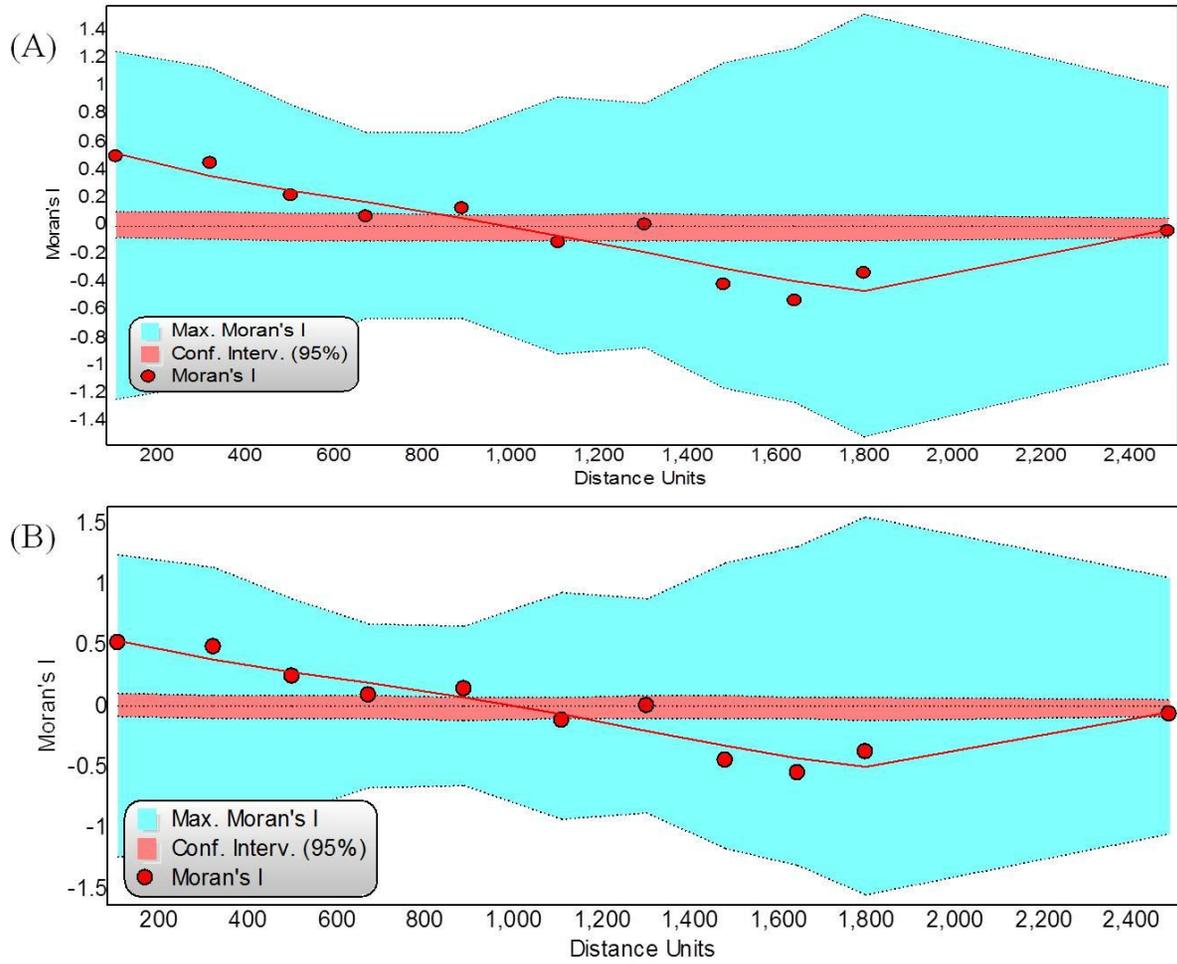


Figura 4. Correlogramas indicando a estrutura espacial dos escores do primeiro eixo das ordenações NMDS a partir das matrizes florístico-estrutural (A) e florística (B), para as 90 localidades dos Domínios do Cerrado, da Amazônia e da Transição entre eles.

CAPÍTULO 2

Variação na diversidade alfa de espécies arbóreas entre dois Domínios neotropicais megadiversos e correlações com variáveis geoclimáticas e da amostragem

Resumo

A variação da diversidade de espécies é influenciada por fatores geoclimáticos, como latitude, longitude e pluviosidade. Variáveis da amostragem (diâmetro do menor indivíduo incluído na amostragem e esforço amostral) também podem interferir em estudos comparativos de diversidade. Investigamos as hipóteses de que a diversidade alfa de espécies de árvores nos Domínios Amazônico e do Cerrado e na transição entre eles, no Brasil, seguiria padrões espaciais e climáticos, e que a diversidade seria maior na Transição do que nos dois Domínios. Aplicamos regressões múltiplas globais (OLS) e locais (GWR), correlogramas espaciais e testes de diferença de grupos a metadados levantados da literatura para analisar variações dos componentes da diversidade alfa (riqueza, dominância e heterogeneidade) com o espaço, clima e variáveis da amostragem. A diversidade alfa correlacionou-se significativamente com variáveis de precipitação e de temperatura e se mostrou influenciada pelo espaço. Também mostrou correlação significativa com o diâmetro do menor indivíduo incluído na amostragem. Alguns resultados dos modelos globais foram aparentemente contraditórios com a literatura e decorrem, pelo menos em parte, de variações locais: alguns sítios amazônicos, principalmente das matas de várzea, mostraram-se muito pobres em espécies e alguns sítios do Cerrado, como algumas matas de galeria, mostraram alta diversidade. A variação de diversidade não foi significativa entre os Domínios e a Transição, indicando que transições em larga escala não necessariamente representam áreas de maior diversidade que os Domínios adjacentes.

Palavras-chave: Amazônia, análises espaciais, área de transição, biodiversidade, Cerrado, vegetação brasileira

Abstract

Variation in the species diversity is influenced by geoclimatic conditions, such as latitude, longitude and precipitation. Sampling variables (diameter of the smallest individual included in the sample and sampling effort) can also interfere in comparative studies of diversity. We investigated the hypotheses that the alpha tree species diversity in the Amazonian and Cerrado Domains and the transition between them, in Brazil, follows spatial and climatic patterns and is higher in Transition than in both Domains. We applied global (OLS) and local (GWR) multiple regressions, spatial correlograms and tests of group differences in the metadata collected from the literature to analyze variations of the components of alpha diversity (richness, dominance and heterogeneity) with space, climate and sampling variables. The alpha diversity significantly correlated with precipitation and temperature variables and was influenced by space. It also showed significant correlation with the diameter of the smallest individual in the sample. Some results of global models were apparently contradictory to the literature and resulted from local variations, at least in part: some amazonian sites, especially lowland forests, were very poor in species and some sites of Cerrado, such as some gallery forests, showed high diversity. The variation in diversity between Domains and transition area was not significant, indicating that large-scale transitions do not necessarily represent areas of greater diversity than the adjacent domains.

Keywords: Amazonia, biodiversity, Brazilian vegetation, Cerrado, spatial analysis, transition zone

Introdução

Na variação da diversidade de espécies vegetais em nível regional, muitas explicações têm sido propostas. Fatores climáticos parecem ser relevantes, principalmente nos neotrópicos (Givnish 1999), pois é amplamente conhecido que a diversidade tende a aumentar com o aumento da precipitação e a diminuir com o aumento da sazonalidade climática (Gentry 1988; Clinebell II et al. 1995; Pitman et al. 2002; ter Steege et al. 2003). Estruturas espaciais exógenas, isto é, presentes nas variáveis climáticas (Diniz-Filho et al. 2003), podem revelar padrões ecológicos interessantes (Moorcroft et al. 2001); por sua vez, padrões espaciais “puros” (isto é, intrínsecos às espécies) de variação da diversidade já revelaram importantes aspectos de história biogeográfica, especialmente em relação a eventos de vicariância e dispersão (Brooks e McLennan 1993). O padrão espacial mais investigado, seja estruturando variáveis ambientais, seja em sua fração “pura”, é aquele que prediz um aumento da diversidade nas regiões tropicais, mas também há padrões longitudinais importantes já relatados, notadamente entre litoral e continente.

A variação inversa da diversidade com a latitude parece ser uma regra geral para a vida na Terra (Pianka 1966; Gentry 1988; Stevens 1989; Rohde 1992; Rosenzweig 1995; Hildebrand 2004) e tem sido explicada de muitas maneiras (Ricklefs e Schluter 1993; Pianka 2000; Lomolino et al. 2006), dentre as quais a maior variedade de habitats nos trópicos (Whittaker 1969; Stevens 1989). De fato, florestas tropicais são conhecidas como os ecossistemas mais ricos em espécies do planeta (Gentry 1992). Já a variação longitudinal de diversidade foi relatada, por exemplo, para a Mata Atlântica e para a Amazônia, notadamente para as árvores, foco desta contribuição. Oliveira-Filho e Fontes (2000) encontraram que parte considerável da flora arbórea da Floresta Estacional Semidecídua Atlântica (mais a oeste) é constituída por um subconjunto de espécies da Floresta Pluvial Atlântica (mais a leste) capazes de resistir à estação seca, que se torna mais

prolongada em direção ao interior do continente. Por outro lado, na Amazônia, a parte ocidental parece ser mais diversa em espécies arbóreas, provavelmente tanto por questões climáticas quanto edáficas (Gentry 1988; Clinebell et al. 1995; ter Steege et al. 2000).

O conhecimento sobre padrões regionais de variação da diversidade de espécies e suas possíveis respostas a fatores climáticos e espaciais é ainda desigual nos neotrópicos. Há regiões notadamente carentes em investigações sobre variação de diversidade, como é o caso dos Domínios Morfoclimáticos e Fitogeográficos (DMFs) do Cerrado e da Amazônia, no Brasil. Há profundas diferenças na história geomorfológica entre esses dois DMFs (Silva 1996; Ab'Sáber 2003) e é possível que a conexão entre as floras de ambos tenha sido dramaticamente afetada em períodos secos do Quaternário (Ab'Sáber 1977; Salgado-Laboriau et al. 1997). Em decorrência, poderia se esperar que a distância geográfica fosse um importante preditor da variação da diversidade de espécies arbóreas. Também as variáveis da amostragem, como o diâmetro do menor indivíduo incluído na amostragem e o esforço amostral, podem ser preditores relevantes (Caiafa e Martins 2007), pois é muito comum que localidades em tipos de vegetação diferentes sejam amostradas com métodos diferentes (Moro e Martins 2011).

Tanto o DMF do Cerrado quanto o Amazônico são megadiversos (Gentry 1988; Castro et al. 1999; Fiaschi e Pirani 2009). Porém, em relação à diversidade alfa, o Cerrado parece ser menos rico do que a Amazônia, conforme sugerem resultados e apontamentos feitos em cada um desses DMFs por Prance et al. (1976), Oliveira e Mori (1999), Ratter et al. (2003) e Oliveira e Amaral (2004). Entre esses DMFs, ocorre uma área de transição que apresenta fisionomias muito variadas, como florestas ripícolas, florestas estacionais e vários tipos de savana, com elevada diversidade de espécies (Marimon et al. 2006). Nas zonas de transição de modo geral, podem ocorrer espécies que ali evoluíram e espécies das formações vizinhas (Schmida e Wilson 1985),

resultando em elevada diversidade (Pianka 2000). Contudo, ainda não se conhece a fundo a diversidade alfa de espécies em regiões de transição entre DMFs nem foi feita uma comparação entre a diversidade alfa dos DMFs do Cerrado e da Amazônia.

Nosso objetivo foi testar as seguintes hipóteses: 1) A variação da diversidade alfa de espécies arbóreas nos Domínios do Cerrado e da Amazônia e na zona de transição entre eles (Transição, daqui em diante) seria significativamente influenciada pela variação de variáveis bioclimáticas e geográficas. 2) Variáveis da amostragem seriam influentes sobre a variação da diversidade alfa entre as comunidades. 3) Comunidades arbóreas da Transição teriam maior diversidade alfa que as comunidades do Domínio da Amazônia ou do Domínio do Cerrado e comunidades arbóreas da Amazônia teriam uma diversidade alfa superior à do Cerrado.

Material e Métodos

Preparo do banco de dados

Construímos um banco de dados com levantamentos florísticos de comunidades arbóreas locais (daqui em diante, localidades) publicados em periódicos científicos a partir de 1980 realizados nos Domínios da Amazônia e do Cerrado (*sensu* Ab'Saber 1977; 2003) e na Transição. O ano de 1980 foi arbitrariamente definido como o ponto a partir do qual poderíamos obter informações atuais sobre a vegetação. Localidades tecnicamente pertencentes a um dos dois Domínios, mas a menos de 100 km da Transição, foram consideradas como de Transição, concordando com os autores desses levantamentos e com a flexibilidade proposta por Ab'Saber (1977; 2003). Seleccionamos os artigos usando os seguintes critérios: (i) Os trabalhos deveriam apresentar as seguintes informações: definição da fitofisionomia estudada; lista de todas as espécies amostradas, com o respectivo número de indivíduos; e coordenadas geográficas de

latitude e longitude (ou fornecer elementos para que pudéssemos obtê-las). (ii) O esforço amostral deveria ser de no mínimo 1 ha ou de pelo menos 600 indivíduos arbóreos (Caiafa e Martins 2007). (iii) No mínimo 70% dos indivíduos amostrados deveriam estar identificados em nível de espécie. Aplicando esses critérios selecionamos 54 localidades (Figura 1 e Apêndice 1, no final da Tese), representando uma amplitude latitudinal de 18 graus (00.97°N a 17.03°S). Padronizamos os binômios específicos com ajuda das bases de dados FLORA DO BRASIL (Forzza et al. 2010) e, quando necessário, THE PLANT LIST (2011). Lianas e palmeiras foram excluídas. Os códigos das localidades, detalhados no Apêndice 1 (final da Tese), indicam a região a que a localidade pertence (as duas primeiras letras) e sua fitofisionomia (as demais letras).

Da base de dados WORLDCLIM v.1.14 (Hijmans et al. 2005) obtivemos as seguintes variáveis bioclimáticas para cada localidade: temperatura média anual, amplitude térmica média mensal, isotermalidade (amplitude térmica diária média/amplitude térmica anual), sazonalidade térmica, amplitude térmica anual, precipitação anual e sazonalidade de precipitação. Por meio do CONSORTIUM FOR SPATIAL INFORMATION (<http://www.cgiar-csi.org/data/>) obtivemos aridez anual (precipitação média anual/evapotranspiração potencial média anual) e evapotranspiração potencial e real anuais. Na fórmula original, a aridez anual aumenta com a umidade do ambiente; então, multiplicamos a aridez anual por -1, para obter uma relação inversa com a umidade. As variáveis bioclimáticas foram obtidas na resolução de 2.5 minutos (aproximadamente 5 km).

Além das variáveis bioclimáticas, incluímos duas variáveis da amostragem: o diâmetro do menor indivíduo amostrado (diâmetro mínimo) e o esforço amostral (número de indivíduos de cada localidade). Padronizamos as variáveis bioclimáticas e da amostragem pela fórmula $\frac{(x_i - X)}{s}$,

em que $\times i$ é o valor da variável em cada localidade, X é a média da variável entre todas as localidades e s é o desvio-padrão da variável.

Análise dos dados

Variação na diversidade alfa

Calculamos a riqueza de cada localidade por meio do estimador Chao 1 ($S_{Chao\ 1}$; Chao 1984):

$$S_{Chao\ 1} = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2}$$

em que: S_{obs} é o número de espécies encontradas no levantamento; F_1 , o número de *singletons* (espécies com apenas um indivíduo na amostra); e F_2 , o número de *doubletons* (espécies com dois indivíduos na amostra).

Como medida de dominância, utilizamos o índice de concentração de Simpson (C), que fornece a probabilidade de que dois indivíduos quaisquer retirados da amostra pertençam à mesma espécie (Simpson 1949; Fager 1972):

$$C = \Sigma \left(\frac{ni [ni - 1]}{N [N - 1]} \right)$$

em que: ni é o número de indivíduos da espécie i e N , o número total de indivíduos do levantamento.

Como medida de heterogeneidade, utilizamos o índice de Shannon (H'):

$$H' = -\Sigma pi \ln(pi)$$

em que pi é a proporção de indivíduos encontrados na espécie i .

Para considerar a variação no esforço amostral sobre essas estimativas, incluímos o número de indivíduos de cada localidade como um preditor fixo (vide abaixo). Outro ponto de

controle dessa variação foi a adoção de critérios de amostragem mínima para seleção dos trabalhos. Não utilizamos o método de rarefação porque ele assume que as áreas comparadas são homogêneas e os critérios de amostragem, equivalentes (Magurran 2004).

Para cada um desses três índices, mapeamos a variação espacial e construímos correlogramas com o índice I de Moran (Legendre e Fortin 1989). Os correlogramas serviram a dois propósitos: para a interpretação ecológica de eventuais gradientes, manchas e lacunas e para a detecção de estrutura espacial significativa (Legendre e Fortin 1989). O número de classes de distância dos correlogramas e o intervalo entre elas seguiram as opções padrão (“*default*”) do SAM v.4.0 (Rangel et al. 2010). A significância (p) dos valores de I para cada classe de distância foi obtida após 999 permutações. Testamos a significância global de cada correlograma usando a correção sequencial de Bonferroni, de forma que o correlograma seria significativo se pelo menos uma classe de distância fosse significativa no nível $\alpha' = \frac{\alpha}{ni}$, sendo α o nível de significância (0.05) e ni o número de classes de distância em cada teste (Fortin e Dale 2005). Para testar a estrutura espacial nas demais etapas deste trabalho aplicamos esses mesmos procedimentos.

Testamos correlações de Spearman (r_s) entre os índices de diversidade e o espaço (latitude e longitude). Para índices autocorrelacionados espacialmente, aplicamos correção de Duttileul (Duttileul et al. 1993).

Efetuamos os cálculos dos índices de diversidade com ajuda do programa SPECIES DIVERSITY AND RICHNESS v.4.1.2 (Seaby e Henderson 2007). Construímos os mapas, correlogramas e correlações com correção de Duttileul no SAM v.4.0 (Rangel et al. 2010). Testamos as correlações de Spearman no PAST v.2.0 (Hammer et al. 2001).

Regressão da diversidade alfa de espécies com variáveis bioclimáticas e da amostragem

Preparo dos modelos

Como a estrutura espacial pode afetar a seleção automática dos modelos (Diniz-Filho et al. 2008), testamos a significância da estrutura espacial nos resíduos dos modelos completos, contendo todas as variáveis preditoras possíveis. Não houve estrutura espacial significativa. Após serem avaliados todos os modelos OLS (*Ordinary Least Squares*) possíveis para cada variável resposta, escolhemos como melhor modelo aquele com menor AICc (*Corrected Akaike Information Criterion*; Burnham e Anderson 2002). Como variáveis fixas, incluímos as variáveis da amostragem (diâmetro mínimo e número total de indivíduos), permitindo um particionamento entre variáveis ambientais/espaciais e variáveis de amostragem. Não encontramos colinearidade entre os preditores dos modelos finais (tolerância > 0.1; Quinn e Keough 2002).

Efetuamos regressões múltiplas para os modelos finais usando os índices de diversidade como variáveis respostas e as variáveis ambientais selecionadas como preditoras. Avaliamos comparativamente os modelos obtidos pelo método GWR (*Geographically Weighted Regression*; Fotheringham et al. 2002), que faz estimativas locais de coeficientes de regressão, e os modelos obtidos pelo método OLS, que faz estimativas globais. Para os modelos GWR determinamos a largura de banda (“*bandwidth*”) de maneira a minimizar o AICc e usamos funções kernel biquadradas adaptáveis (Fotheringham et al. 2002). As funções kernel adaptáveis geram maiores larguras de banda quando os dados são esparsos e menores larguras de banda quando os dados são mais densos (Fotheringham et al. 2002). A função biquadrada diminui o peso dos pontos mais distantes de uma dada localidade e exclui todos os pontos de dados além da largura de banda (Fotheringham et al. 2002).

Para a concentração de Simpson (C) e a heterogeneidade de Shannon (H'), os modelos GWR mostraram excelente ajuste (Tabela 1). Além disso, encontramos nos modelos OLS para

esses dois índices alguns resultados contraditórios com a literatura em geral e supusemos que particularidades locais estariam causando ruídos nas análises globais. Assim, decidimos apresentar os resultados de ambas as análises (OLS e GWR), para H' e C . Nas análises acima, usamos o SAM v.4.0 (Rangel et al. 2010).

Validação e análise dos modelos selecionados

Checamos a normalidade dos resíduos dos modelos OLS finais por meio do teste de D'Agostino (Zar 2009) e a homogeneidade das variâncias e linearidade por meio da análise gráfica dos resíduos vs. valores preditos, em que estruturas sistemáticas, como cones ou curvas, indicam violação desses pressupostos (Quinn e Keough 2002). Quando necessário para atender a esses pressupostos, eliminamos localidades “*outliers*”, detectadas com base tanto nos resíduos estudentizados (Quinn e Keough 2002) quanto no “*leverage*” (Velleman e Welsch 1981). Como o índice de concentração de Simpson apresentava forte assimetria, decidimos adotar dois procedimentos: primeiro, logaritimizamos (\ln) os dados desse índice e geramos um OLS atendendo aos pressupostos acima; em seguida, aplicamos um modelo linear generalizado (GLZ) a partir dos dados originais, usando função de ligação logarítmica e testando a significância dos efeitos pela estatística de Wald (Dobson 1990). Testamos a estrutura espacial dos resíduos dos modelos por meio de correlogramas de Moran para verificar o pressuposto de independência desses resíduos (Quinn e Keough 2002, Diniz-Filho et al. 2003). Após atendermos todos os pressupostos acima, obtivemos e testamos as significâncias dos parâmetros usuais de regressão (Zar 2009). Nos modelos GWR, também obtivemos os coeficientes padronizados e as significâncias (p) das variáveis preditoras.

Para verificar qual proporção das variações nas variáveis respostas dos modelos OLS se devia (a) apenas às variáveis ambientais retidas nos modelos finais, (b) à porção espacialmente estruturada dessas variáveis ambientais, (c) apenas ao espaço e (d) a componentes não incluídos no modelo (fração indeterminada), efetuamos a partição da variância a partir da inclusão de uma ou mais variáveis espaciais com correlação significativa ($p < 0.05$) com a respectiva variável resposta, mediante a técnica PCNM (*Principal Component Neighbor Matrices*; Borcard e Legendre 2002). Executamos essas e as demais análises desse tópico no SYSTAT v.10 (Wilkinson 1998) e no SAM v.4.0 (Rangel et al. 2010).

Comparação da diversidade alfa entre a Transição, o Domínio da Amazônia e o Domínio do Cerrado

Para comparar a diversidade entre as três regiões, calculamos as medianas de cada região para os três índices calculados anteriormente e aplicamos dois testes: Análise Multivariada de Variância Não-Paramétrica (NPMANOVA) e *Multi-Response Permutation Procedures* (MRPP), ambos explicados por McCune e Grace (2002). O índice de Simpson foi utilizado em sua forma recíproca ($1/C$). As comparações par a par foram feitas sob correção de Bonferroni. Em uma dessas comparações, a NPMANOVA produziu um resultado marginalmente não significativo e o MRPP indicou significância. Decidimos confirmar o resultado dessa comparação por meio de um Teste de Mantel Parcial (unilateral), controlando a autocorrelação espacial. Para isso, preparamos três matrizes: (i) matriz de distâncias espaciais construída a partir das coordenadas geográficas; (ii) matriz de distância euclidiana dos valores dos três índices de diversidade; (iii) matriz de “distância” entre as regiões, computando zero para localidades da mesma região e um para localidades de regiões distintas, como proposto por McCune e Grace (2002). No Mantel Parcial,

mantivemos constante a matriz de distâncias espaciais. Efetuamos a NPMANOVA no PAST v.2.0 (Hammer et al. 2001), o MRPP no PC-ORD v.6.0 (McCune e Mefford 2011) e o Mantel Parcial no PASSaGE v.2.0 (Rosenberg e Anderson 2011), todos com 999 permutações.

Resultados

Variação na diversidade alfa

As estimativas de riqueza apontadas pelo índice Chao 1 variaram entre 18.50 em Alter-do-Chão-PA (AMSAVA1) e 290.40 em Melgaço-PA (AMOMBD4); os valores do índice de concentração de Simpson variaram entre 0.015 em Jaru-RO (TROMBD1) e 0.182 em Chaves-PA (AMVARZ6); e os valores da heterogeneidade de Shannon variaram entre 2.246 nats/indivíduo em Alter-do-Chão-PA (AMSAVA1) e 4.560 nats/indivíduo em Melgaço-PA (AMOMBD4) (Tabela 2). Os valores altos, intermediários e baixos de riqueza estimada de espécies (Figura 2), de concentração de Simpson (Figura 3) e de heterogeneidade de Shannon (Figura 4) em geral se distribuíram por toda a região dos Domínios do Cerrado e da Amazônia e da Transição.

A estrutura espacial foi significativa apenas para a riqueza estimada de espécies (Figura 2). Com efeito, Chao 1 foi o único índice a apresentar correlação linear significativa com uma variável espacial, a longitude ($r_s = -0.256$, $p_{\text{Dutilleul}} = 0.016$; Figura 5).

Regressão da diversidade alfa de espécies com variáveis bioclimáticas e da amostragem

O primeiro modelo selecionado (OLS, $F_{4,47} = 6.04$, $p < 0.001$) explicou 28.35% (R^2 aj.) da variação da riqueza estimada de espécies (Chao 1). Amplitude térmica média mensal (correlação positiva) e sazonalidade de precipitação (correlação negativa) foram preditores significativos desse modelo (Tabela 3).

O segundo modelo (OLS, $F_{3,46} = 4.17$, $p < 0.001$) explicou 16.25% (R^2 aj.) da variação na concentração de Simpson (C). Precipitação anual e diâmetro mínimo foram variáveis preditoras significativas – a primeira com correlação positiva e a segunda com correlação negativa com C (Tabela 3). O modelo alternativo (GLZ, Pearson $Chi^2_{50} = 17.66$, Loglikelihood = 117.44) confirmou a significância desses preditores (Tabela 5).

O terceiro modelo (OLS, $F_{3,50} = 6.52$, $p < 0.01$) explicou 23.80% (R^2 aj.) da variação na heterogeneidade de Shannon (H'). Precipitação anual (correlação negativa) e diâmetro mínimo (correlação positiva) apresentaram correlação significativa com H' (Tabela 3).

Nenhum modelo escolhido possuía estrutura espacial significativa em seus resíduos (dados não apresentados). Para a riqueza estimada, que foi uma variável espacialmente estruturada, isso indica que as variáveis preditoras captaram a estrutura espacial remanescente, tornando os resíduos livres dessa estrutura (Diniz-Filho et al. 2003). Com efeito, as variáveis preditoras foram significativamente estruturadas no espaço (Figura 6).

Os modelos GWR para C e H' evidenciaram as variações locais nas estimativas dos coeficientes padronizados de regressão (Figuras 7 e 8). Note, por meio dessas figuras e dos anexos, que as correlações dos preditores com os índices de diversidade alternam-se bastante entre sinais positivos e negativos.

A partição da variância indicou que (a) 23% da riqueza de espécies (Chao 1) seriam explicadas unicamente pelas variáveis ambientais, (b) 11% pela fração espacialmente estruturada das variáveis ambientais, (c) 19.4% apenas pelo espaço (representado por duas variáveis PCNM) e (d) 46.6% permaneceram não explicadas. Para a concentração de Simpson (C), encontramos 12.9% de variância atribuída a (a), 8.5% para (b), 5.4% para (c) (uma variável PCNM) e 73.2% para (d). Na explicação da variação na heterogeneidade de Shannon (H'), a contribuição da fração

(a) foi de 20.3%, da fração (b) de 7.9%, da fração (c) de 1.7% (uma variável PCNM) e da fração (d), de 70.1%.

Comparação da diversidade alfa entre a Transição, o Domínio da Amazônia e o Domínio do Cerrado

As medianas para a riqueza de espécies (Chao 1) foram de 113.35 no Domínio da Amazônia; de 92.94 na Transição; e de 77.78 no Domínio do Cerrado; para o índice de concentração de Simpson recíproco ($1/C$), foram de 27.62 (Amazônia), 18.62 (Transição) e 20.92 (Cerrado); e para a heterogeneidade de Shannon (H'), de 3.8675 (Amazônia), 3.3650 (Transição) e 3.3945 (Cerrado).

Na NPMANOVA ($F = 2.75$, $p = 0.073$), a comparação par a par dentre os Domínios do Cerrado e da Amazônia não foi significativa ($p = 0.027$, acima do valor crítico de Bonferroni). No MRPP ($A = 0.049$, $p = 0.032$), essa comparação foi significativa ($p = 0.008$). Ao remover possíveis interferências da autocorrelação espacial mediante o Teste de Mantel Parcial, a diferença não se mostrou consistente ($t = 1.46$, $p = 0.137$).

Discussão

Muitas explicações e possíveis causas para a variação na diversidade de espécies vegetais têm sido propostas e discutidas (Gentry 1988; Clinebell II et al. 1995; Hugget 1995; Hubbell 2001; Hawkins et al. 2003; Scheiner e Willig 2005). Embora comum em estudos da vegetação (ter Braak 1987), a grande variação não explicada pelas variáveis explanatórias é um fator complicador na busca de possíveis causas dos padrões de diversidade. Apesar de grande parte da

variação da diversidade entre os Domínios da Amazônia e do Cerrado permanecer desconhecida, obtivemos resultados com importantes implicações biogeográficas e metodológicas.

Nossa hipótese (i) foi aceita em grande parte. Algumas variáveis bioclimáticas – amplitude térmica média mensal, sazonalidade de precipitação e precipitação anual – foram importantes para explicar a variação da diversidade. Além disso, a proximidade espacial influenciou os padrões de diversidade que encontramos, seja em sua fração “pura”, seja na estruturação das variáveis preditoras. Longitude mostrou-se significativamente correlacionada à riqueza estimada de espécies. O único ponto que contrariou nossa expectativa foi o fato de a latitude não ter apresentado correlações lineares significativas com os índices de diversidade.

A amplitude térmica média mensal foi correlacionada positivamente com a riqueza. Principalmente na porção sul do Cerrado, a amplitude térmica poderia afetar o estabelecimento de espécies, pois os valores de temperaturas mínimas caem significativamente no inverno, oscilando entre 8°C e 15°C nos estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso (Silva et al. 2008). Os resultados do presente trabalho, contudo, indicam que as espécies arbóreas seriam tolerantes a essas variações térmicas, as quais parecem conseguir abarcar, e não eliminar localmente, grande quantidade de espécies.

Em um cenário amplo, considerando o conjunto das florestas neotropicais, a significância de variáveis de precipitação concorda com Clinebell II et al. (1995), que afirmaram que a pluviosidade seria o principal preditor da variação da riqueza de espécies. De fato, nossos resultados indicaram que a sazonalidade de precipitação influenciaria negativamente a riqueza estimada de espécies. No Brasil, resultado semelhante foi detectado por Oliveira-Filho e Fontes (2000), na Mata Atlântica. Porém, nossos modelos globais para dominância e heterogeneidade detectaram uma surpreendente relação inversa da diversidade com precipitação anual, o que em

geral contraria a literatura. Phillips et al. (1994) encontraram que altos níveis de pluviosidade se associam a elevadas taxas de substituição de espécies; Grubb (1977) afirmou que frequentes distúrbios de pequena intensidade (ex: chuvas) poderiam aumentar o número de nichos regenerantes disponíveis, o que elevaria a riqueza de espécies; Gentry (1988), Oliveira-Filho e Fontes (2000) e Pitman et al. (2002) encontraram maior riqueza de espécies associada a pluviosidades crescentes; ter Steege et al. (2003) detectaram a constância na precipitação como um preditor essencial na variação dos máximos de diversidade alfa na Amazônia. Por que ao longo da área estudada encontramos um resultado aparentemente implausível?

Evidenciamos que a Amazônia, embora reconhecidamente megadiversa (Gentry 1988), apresenta localidades muito pobres em espécies, notavelmente as localidades da várzea amazônicas. Ali, o substrato, embora rico em nutrientes, é crítico para o estabelecimento e manutenção das espécies vegetais, exigindo profundas adaptações anatômicas e fisiológicas (Almeida et al. 2004). Vários autores (*e.g.* Campbell et al. 1986; Pires e Koury 1958) já haviam indicado uma baixa diversidade de espécies nas matas de várzea. Por sua vez, encontramos no Domínio do Cerrado algumas localidades muito diversas, como as situadas em matas de galeria. As matas de galeria, por se situarem em ambientes altamente heterogêneos (Rodrigues e Leitão-Filho 2000), são amplamente reconhecidas como locais de elevada diversidade local de espécies (Oliveira-Filho 1989; Ribeiro e Schiavini 1998; Rodrigues e Leitão-Filho 2000). Assim, localidades pobres em diversidade em um cenário ambiental de maior pluviosidade (Domínio da Amazônia) e localidades ricas em diversidade em um cenário ambiental de menor pluviosidade (Domínio do Cerrado) explicam a correlação inversa entre pluviosidade e diversidade em algumas regiões de abrangência deste estudo. Os modelos locais (GWR) evidenciaram essas particularidades e os modelos globais (OLS) parecem ter sido influenciados por essas localidades.

Há trabalhos que, como o nosso, não encontraram correlações lineares claras entre latitude e diversidade. No norte da Austrália, Bowman (1996) não detectou correlação significativa entre latitude e os valores de riqueza de espécies e heterogeneidade de Shannon. O mesmo ocorreu com o trabalho de Porembski et al. (1996) em *inselbergs* ao longo de um gradiente na costa africana. Segundo Willig et al. (2003), 10% dos trabalhos que investigaram gradientes de diversidade não encontraram uma correlação significativa entre riqueza de espécies e latitude, atribuindo parte desses resultados às curtas extensões latitudinais (<20°) examinadas. Para o autor, maiores extensões latitudinais representam maiores possibilidades de se encontrar variações associadas à geografia local, geologia, hidrologia ou eventos históricos, potencializando assim os efeitos de mecanismos causais associados com a latitude. A extensão latitudinal que investigamos (18°) encontra-se dentro do limite definido por Willig et al. (2003) e, assim, pode ao menos ajudar a explicar a ausência de padrões claros nesse sentido.

A ausência de localidades notadamente pobres em espécies nos Estados do Amazonas e de Rondônia (Amazônia Central) impulsionou um aumento da riqueza estimada de espécies em direção às longitudes mais negativas. Oliveira et al. (2008) salientaram que localidades da Amazônia Central, embora sob condições climáticas relativamente sazonais e solos pouco férteis, apresentam riqueza de espécies arbóreas próxima à encontrada na Amazônia Ocidental, reconhecidamente megadiversa (Gentry 1988; Clinebell et al. 1995; ter Steege et al. 2000). Uma possível justificativa para a elevada riqueza na Amazônia Central seria a confluência de regiões geográficas distintas (Oliveira e Daly 1999). Porém, o resultado que encontramos necessita de cautela, pois a correlação, embora significativa, foi inferior a 30%.

Nossa hipótese (ii) foi aceita. A variável diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra (diâmetro mínimo) mostrou-se influente nos índices de diversidade. Condit et al. (1996) notaram

um declínio na riqueza com o aumento no diâmetro mínimo. Caiafa e Martins (2007), revisando a influência de variáveis metodológicas sobre os estudos de vegetação na Floresta Atlântica, ressaltaram a forte influência do número de indivíduos amostrados sobre a riqueza de espécies, o que não detectamos aqui, e encontraram uma correlação apenas marginalmente significativa entre o diâmetro mínimo e a riqueza de espécies. No nosso caso, o diâmetro mínimo foi um preditor significativo em todos os modelos, concordando com Condit et al. (1996). O que contraria esses autores é que, no nosso estudo, a diversidade foi maior quanto maior o diâmetro, ou seja, quanto mais maduro foi o estrato amostrado. Condit et al. (1996) justificaram a correlação negativa entre diâmetro mínimo e diversidade afirmando que há espécies que simplesmente nunca atingem grandes tamanhos. No nosso caso, a correlação positiva parece ser resultante do fato de que, em sítios extremamente ricos em espécies, como as florestas amazônicas de terra firme, seja comum a amostragem da vegetação com critérios menos inclusivos (maior diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra) do que os praticados para a vegetação do Cerrado. A influência de parâmetros metodológicos nas medidas de diversidade aponta para a necessidade de padronização nos delineamentos amostrais dos diferentes levantamentos quando o trabalho tiver o objetivo de comparação, como feito, por exemplo, por Gentry (1988). Não obstante, Condit et al. (1996) indicaram que comparações são possíveis mesmo quando áreas sob diferentes critérios de amostragem mínima são analisadas em conjunto. Além disso, ao incluirmos o diâmetro mínimo como variável fixa, conseguimos particionar o peso que essa variável possui em relação às variáveis geoclimáticas e confirmar a importância de algumas dessas últimas para a variação na diversidade alfa.

A hipótese (iii) foi rejeitada: a diversidade alfa não foi maior na Transição do que a encontrada nos Domínios da Amazônia e do Cerrado. Ambientes transicionais tendem a ser

especialmente ricos (Pianka 2000) porque agregam espécies dos dois conjuntos de habitats vizinhos (Schmida e Wilson 1985). Elevada diversidade de espécies vegetais em grandes áreas de transição foi encontrada, por exemplo, por Scheiner e Rey-Benayas (1994), na América do Norte, por Rey-Benayas e Scheiner (2002), na Península Ibérica, e por Marimon et al. (2006), no Brasil. Outro ponto que contrariou nossas expectativas foi que a maior diversidade no Domínio Amazônico em relação ao Cerrado não foi consistente estatisticamente. Ratter et al. (2003) haviam encontrado baixa diversidade alfa em comunidades florestais e savânicas do Domínio do Cerrado, afirmando ser raro registrar mais de 100 espécies em alguma dessas localidades. De fato, em números absolutos, não encontramos nenhum levantamento no bioma cerrado (*sensu* Coutinho 1978, i.e., excluindo as matas de galeria) com riqueza superior ao valor apontado por Ratter et al. (2003). A localidade mais rica desse bioma, CESAVA4, em Buritis, MG, teve sua riqueza estimada em 110 espécies, mas em números absolutos, teve 90 espécies registradas. No Domínio do Cerrado, outras localidades apresentaram riqueza um pouco maior, ambas situadas em matas de galeria. Por sua vez, a Amazônia é conhecida por possuir elevada diversidade alfa, principalmente em suas florestas de terra firme (Prance et al. 1976; Oliveira e Mori 1999; Oliveira e Amaral 2004). Uma provável explicação para a diferença não significativa é que, no Domínio Amazônico, incluímos localidades com baixa diversidade, notavelmente uma localidade savânica e várias florestas de várzea, e não apenas as florestas de terra firme megadiversas.

A presente contribuição confirmou a importância de variáveis bioclimáticas, do espaço e do diâmetro do menor indivíduo incluído na amostragem para a variação nas estimativas de diversidade alfa de espécies. Indicamos, por fim, que transições em larga escala não necessariamente representam áreas com maior diversidade alfa que os Domínios adjacentes.

Agradecimentos

Aos profissionais que nos auxiliaram a revisar o banco de dados de espécies, em especial à Profa. Dra. Beatriz S. Marimon (UNEMAT). A essa mesma doutora e aos Prof. Drs. Adriana Maria Zanforlin Martini, Flavio Antonio Maës dos Santos, George John Shepherd e João Augusto Alves Meira Neto, pelas sugestões e correções.

Referências

- Ab'Sáber AN (1977) Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52:1-21.
- Ab'Sáber AN (2003) Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo, Ateliê Editorial.
- Almeida, SS, Amaral DD, Silva ASL (2004) Análise florística e estrutura de florestas de Várzea no estuário amazônico. *Acta Amazonica* 34:513-524.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling* 153:51-68.
- Bowman DMJS (1996) Diversity patterns of woody species on a latitudinal transect from the monsoon tropics to desert in the Northern Territory, Australia. *Australian Journal of Botany* 44:571-580.
- Brooks DR, McLennan DA (1993) Historical Ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In Ricklefs RE, Schluter D (eds). *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 267-280.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

- Caiafa AN, Martins FR (2007) Taxonomic Identification, Sampling Methods, and Minimum Size of the Tree Sampled: Implications and Perspectives for Studies in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Functional Ecosystems and Communities* 1:95-104.
- Campbell DG, Daly DC, Prance GT, Maciel UN (1986) Quantitative ecological inventory of terra firme and varzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazonia. *Brittonia* 38:369-393.
- Castro AAJF, Martins FR, Tamashiro JY, Shepherd GJ (1999) How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:192-224.
- Chao A (1984) Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11:265-270.
- Clinebell II RR, Phillips OL, Gentry AH, Stark N, Zuuring H (1995) Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4:56-90.
- Condit R, Hubbell SP, Lafrankie JV, Sukumar R, Manokaran N, Foster, RB, Ashton PS (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical tree: a comparison of three 50-ha plots. *The Journal of Ecology* 84:549-562.
- Coutinho LM (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1:17-23.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Hawkins BA (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 2:53-64.
- Diniz-Filho JAF, Rangel TFLVB, Bini LM (2008) Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 17:479-488.
- Dobson AJ (1990) *An introduction to generalized linear models*. New York, Chapman & Hall.
- Dutilleul P, Clifford P, Richardson S, Hemon D (1993) Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49:305-314.

- Fager EW (1972) Diversity: A Sampling Study. *The American Naturalist* 106:293-310.
- Fiaschi P, Pirani JR (2009) Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution* 47:477-496.
- Fortin M-J, Dale MRT (2005) *Spatial analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forzza RC, Leitman PM, Costa AF, Carvalho Jr AA, Peixoto AL, Walter BMT, Bicudo C, Zappi D, Costa DP, Lleras E, Martinelli G, Lima HC, Prado J, Stehmann JR, Baumgratz JFA, Pirani JR, Sylvestre L, Maia LC, Lohmann LG, Queiroz LP, Silveira M, Coelho MN, Mamede MC, Bastos MNC, Morim MP, Barbosa MR, Menezes M, Hopkins M, Secco R, Cavalcanti TB, Souza VC (2010) Introdução. In *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Fotheringham AS, Brunson C, Charlton M (2002) *Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Gentry AH (1992) Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63:19-28.
- Givnish TJ (1999) On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87:193-210.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- Hammer O, Harper DAT, Rian PD (2001) PAST: Paleontological Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* <http://palaeo-electronica.org/>

- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan J-F, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdoff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hildebrand H (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163:192-211.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hugget RJ (1995) *Geoecology, an evolutionary approach*. Routledge, London.
- Legendre P, Fortin M-J (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107–138.
- Lomolino MV, Riddle BR, Brown JH (2006) *Biogeography*. 3 ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford.
- Marimon BS, Lima ES, Duarte TG, Chieregatto LC, Ratter JA (2006) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* 63:323-341.
- McCune B, Grace JB (2002) *Analysis of ecological communities*. MjM, Gleneden Beach.
- McCune B, Mefford MJ (2011) *PC-ORD – multivariate analysis of ecological data, version 6.0*. MjM Software Design, Gleneden Beach.
- Moorcroft PR, Hurtt GC, Pacala SW (2001) A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecological Monographs* 71:557-586.

- Moro MF, Martins FR (2011) Métodos de levantamento do componente arbóreo-arbustivo. In Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JAA (eds). *Fitossociologia no Brasil: Métodos e Estudos de Casos*. Editora UFV, Viçosa, pp.174-212.
- Oliveira AN, Amaral IL (2004) Florística e fitossociologia de uma floresta de vertente na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 34:21-34.
- Oliveira AA, Daly DC (1999) Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation* 8:1245-1259.
- Oliveira AN, Amaral IL, Ramos MBP, Nobre AD, Couto LB, Sahdo RM (2008) Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 38:627-641.
- Oliveira AA, Mori SA (1999) A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8:1219-1244.
- Oliveira-Filho AT (1989) Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do córrego da Paciência, Cuiabá (MT). *Acta Botanica Brasilica* 3:91-112.
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.
- Phillips OL, Hall P, Gentry AH, Vázquez R, Sawyer S (1994) Dynamics and species richness of tropical rain forests. *PNAS* 91:2805-2809.
- Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100:33-46.
- Pianka ER (2000) *Evolutionary Ecology*. 6 ed. Benjamin/Cummings, San Francisco.

- Pires JM, Koury HM (1958) Estudo de um trecho de mata de várzea próximo a Belém. Boletim Técnico do Instituto Agronômico Norte 36:3-44.
- Pitman NCA, Terborgh JW, Silman MR, Núñez P, Neill DA, Cerón CE, Palácios WA, Aulestia M (2002) A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. Ecology 83:3210-3224.
- Porembski S, Brown G, Barthlott W (1996) A species-poor tropical sedge community: *Afrotrilepis pilosa* mats on inselbergs in West Africa. Nordic Journal of Botany 16:239-45.
- Prance GT, Rodrigues WA, Silva MF (1976) Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme, km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. Acta Amazonica 6:9-35.
- Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2010) SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. Ecography 33:1-5.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF (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.
- Rey-Benayas JM, Scheiner SM (2002) Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: patterns and possible causal factors. Journal of Vegetation Science 13:245-258.
- Ribeiro JF, Schiavini I (1998) Recuperação de matas de galeria: integração entre a oferta ambiental e a biologia das espécies. In Ribeiro JF (ed). Cerrado: matas de galeria. EMBRAPA/CPAC, Planaltina, pp.137-153.
- Ricklefs RE, Schluter D (1993) Species diversity in Ecological Communities. University of Chicago Press, Chicago.

- Rodrigues RR, Leitão-Filho HF (2000) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. EDUSP, São Paulo.
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Rosenberg MS, Anderson CD (2011) PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology & Evolution* 2:229-232.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Salgado-Labouriau ML, Barberi M, Vicentini KRF, Parizzi MG (1997) A dry climatic event during the late quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99:115-129.
- Scheiner SM, Rey-Benayas JM (1994) Global patterns of plant diversity. *Evolutionary Ecology* 8:331-347.
- Scheiner SM, Willig MR (2005) Developing unified theories in ecology as exemplified with diversity gradients. *American Naturalist* 166:458-469.
- Schmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1-20.
- Seaby RMH, Henderson PA (2007) *Species Diversity and Richness version 4.1.2*. Pisces Conservation Ltd., Lymington.
- Silva JMC (1996) Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of the cerrado region, South America. *Ornitologia Neotropical* 7:1-18.

Silva FAM, Assad ED, Evangelista BA (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds). Cerrado: Ecologia e Flora. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília. pp 69-88.

Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163:688.

Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the Tropics. *The American Naturalist* 133:240-256.

ter Braak CJF (1987) The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.

ter Steege H, Sabatier D, Castellanos H, Andel TV, Duivenvoorden J, Oliveira AA, Renske E, Lilwah R, Maas P, Mori S (2000) A regional perspective: analysis of Amazonian floristic composition and diversity that includes a Guyana Shield. In ter Steege H (ed). Plant diversity in Guyana: whit recommendations for a National Protected Areas Strategy. The Tropenbos Foundation, Wageningen, pp 19-32.

ter Steege H, Pitman N, Sabatier D, Castellanos H, van der Hout P, Daly DC, Silveira M, Phillips O, Vasquez R, van Andel T, Duivenvoorden J, De Oliveira AA, Ek R, Lilwah R, Thomas R, van Essen J, Baider C, Maas P, Mori S, Terborgh J, Núñez Vargas P, Mogollón H, Morawetz W (2003) A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.

THE PLANT LIST (2011) The Plant List - a working list of all plant species. www.theplantlist.org

Velleman PF, Welsch RE (1981) Efficient computing of regression diagnostics. *The American Statistician* 35:234-242.

Whittaker RH (1969) Evolution of diversity in plant communities. In Woodwell GM, Smith HH (eds). Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven National Laboratory, Upton, pp. 178-196.

Wilkinson L (1998) SYSTAT: The system for Statistics. Systat Inc., Evanston.

Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematic* 34:273-309.

Zar JH (2009) Biostatistical analysis. 5 ed. Prentice Hall Inc., Upper Saddle River, New Jersey.

Tabela 1. Performance dos modelos selecionados (métodos OLS e GWR) para a variação na diversidade de espécies. MeanMTR: amplitude térmica média mensal; PrecSeas: sazonalidade de precipitação; AnnPrec: Precipitação Anual; MinimDiam: diâmetro mínimo; NIndiv: número de indivíduos.

Variáveis preditoras	Método	R^2	$p (R^2)$	AICc
Chao 1				
MeanMTR, PrecSeas, NIndiv	OLS	0.340	<.001	541.956
	GWR	0.680	0.38	2108.252
Simpson (C)				
AnnPrec, MinimDiam, NIndiv	OLS	0.196	0.012	-205.177
	GWR	0.823	0.012	-0.407
Shannon (H')				
AnnPrec, MinimDiam, NIndiv	OLS	0.281	<0.001	86.512
	GWR	0.857	0.003	285.124

Tabela 2. Diversidade estimada pelos índices de riqueza (Chao 1), concentração de Simpson (C) e heterogeneidade de Shannon (H') para 54 localidades arranjadas por latitude crescente. As coordenadas geográficas estão aproximadas. Os valores diferem dos obtidos nos trabalhos originais em razão das padronizações. Os valores de H' são expressos em nats.indivíduo⁻¹.

	Latitude	Longitude	Chao 1	Simpson (C)	Shannon (H')
AMVARZ3	0.97N	50.07W	29.00	0.071	2.878
AMVARZ1	0.08S	50.33W	60.90	0.070	3.158
AMVARZ5	0.15S	51.17W	43.75	0.088	2.830
AMVARZ6	0.25S	49.65W	46.00	0.182	2.386
AMOMBD1	1.03S	62.08W	190.90	0.022	4.350
AMVARZ7	1.16S	48.29W	78.07	0.125	2.747
AMOMBD2	1.18S	47.32W	250.30	0.024	4.516
AMVARZ8	1.43S	48.65W	84.76	0.041	3.558
AMOMBD3	1.45S	48.47W	183.60	0.045	3.891
AMOMBD4	1.72S	51.53W	290.40	0.023	4.560
AMSAVA1	2.02S	55.00W	18.50	0.134	2.246
AMOMBD6	2.33S	46.50W	175.00	0.027	4.106
AMOMBD5	2.50S	60.13W	147.00	0.019	4.240
AMVARZ9	2.63S	51.93W	35.14	0.116	2.685
AMOMBD7	3.47S	55.13W	161.90	0.025	4.213
AMOMBD13	4.85 S	50.17W	105.30	0.031	3.844
AMOMBD10	6.23S	50.23W	186.40	0.021	4.128
AMOMBD11	6.23S	50.23W	121.40	0.025	4.082
TROMBD1	9.50S	62.00W	179.50	0.015	4.449
TROMBD2	9.50S	62.00W	202.20	0.017	4.454
CEIPUCA	10.63S	49.72W	48.05	0.122	2.718
TROMBA2	11.32S	62.05W	122.30	0.114	2.998
TRSEASs1	11.85S	55.52W	106.90	0.054	3.410
TRSEASe1	12.32S	52.72W	52.08	0.061	3.163
CESAVA1	12.69S	48.22W	98.06	0.066	3.394
TRECOT6	13.10S	53.38W	91.33	0.094	2.914
TRECOT5	13.17S	53.45W	69.50	0.099	2.960
TRECOT4	13.20S	53.33W	64.75	0.054	3.320
TRCERR3	13.58S	52.27W	94.55	0.032	3.811
TRSAVA	13.58S	52.27W	91.00	0.041	3.745

	Latitude	Longitude	Chao 1	Simpson (C)	Shannon (H')
CESAVA8	14.17S	52.38W	78.00	0.045	3.576
CECERR	14.68S	52.33W	77.56	0.036	3.745
CESAVA	14.68S	52.33W	98.25	0.062	3.343
CESAVA2	14.68S	52.33W	78.17	0.041	3.627
CECERR2	15.20S	48.35W	35.00	0.049	3.231
CESEASs1	15.25S	55.88W	202.20	0.020	4.311
CESAVA4	15.30S	46.43W	110.00	0.041	3.748
CEGALL1	15.35S	55.82W	122.10	0.027	3.858
CESAVA6	15.35S	55.82W	82.00	0.057	3.352
CEGALL2	15.58S	48.17W	45.67	0.063	3.033
CESAVA9	15.77S	47.85W	70.67	0.046	3.395
CESEASs2	15.77S	49.07W	88.14	0.038	3.725
CESAVA10	15.80S	48.75W	65.03	0.050	3.396
CESAVA11	15.87S	48.88W	92.25	0.036	3.605
CESAVA12	15.87S	47.85W	73.25	0.078	3.164
CESAVA13	15.87S	47.85W	56.13	0.043	3.367
CECERR4	15.90S	47.83W	37.00	0.101	2.769
CESAVA14	15.90S	48.02W	91.00	0.080	3.010
CEGALL3	15.92S	48.03W	46.00	0.068	2.993
CEGALL4	15.93S	47.93W	124.00	0.020	4.202
CESAVA15	15.95S	47.90W	70.13	0.042	3.473
CESAVA16	16.03S	50.07W	66.10	0.069	3.134
CESEASs3	16.55S	49.17W	132.30	0.028	4.033
CESAVA18	17.03S	45.83W	66.25	0.096	2.896

Tabela 3. Coeficientes parciais (b) e padronizados (β) de regressão entre cada variável preditora e a variável resposta correspondente dos modelos OLS. Coeficientes significativos ($p < 0.05$) são mostrados em negrito. Chao 1: R^2 adj. = 0.2835; p (ANOVA) = 0.0005. Simpson: R^2 adj. = 0.1625; p (ANOVA) = 0.0108. Shannon: R^2 adj. = 0.2380; p (ANOVA) = 0.0008.

Modelos e Variáveis	b	Erro-padrão b	β	Erro-padrão β
CHAO 1:				
Amplitude Térmica Média Mensal	17.93	6.76	0.37	0.14
Sazonalidade de Precipitação	-23.15	8.88	-0.48	0.18
Diâmetro Mínimo	12.37	8.02	0.25	0.16
Número de Indivíduos	0.70	6.01	0.01	0.13
CONCENTRAÇÃO DE SIMPSON:				
Precipitação Anual	0.35	0.12	0.51	0.17
Diâmetro Mínimo	-0.39	0.12	-0.53	0.16
Número de Indivíduos	0.02	0.14	0.02	0.14
HETEROGENEIDADE DE SHANNON:				
Precipitação Anual	-0.27	0.09	-0.46	0.16
Diâmetro Mínimo	0.37	0.09	0.64	0.15
Número de Indivíduos	-0.05	0.08	-0.09	0.13

Tabela 4. Modelo linear generalizado (GLZ) para o índice de concentração de Simpson. Pearson $Chi^2_{50} = 17.66$; Loglikelihood = 117.44.

Variáveis	Estimativa do parâmetro	Erro-padrão da estimativa	Estatística de Wald	<i>p</i>
Precipitação Anual	0.33	0.1013	10.73	0.0011
Diâmetro Mínimo	-0.32	0.0975	11.06	0.0009
Número de Indivíduos	0.09	0.0850	1.24	0.2654



Figura 1. Localização dos 54 levantamentos compilados para este estudo. A delimitação dos Domínios Morfoclimáticos e Fitogeográficos segue Ab'Sáber (2003). Informações sobre cada localidade constam do Apêndice 1, no final da Tese.

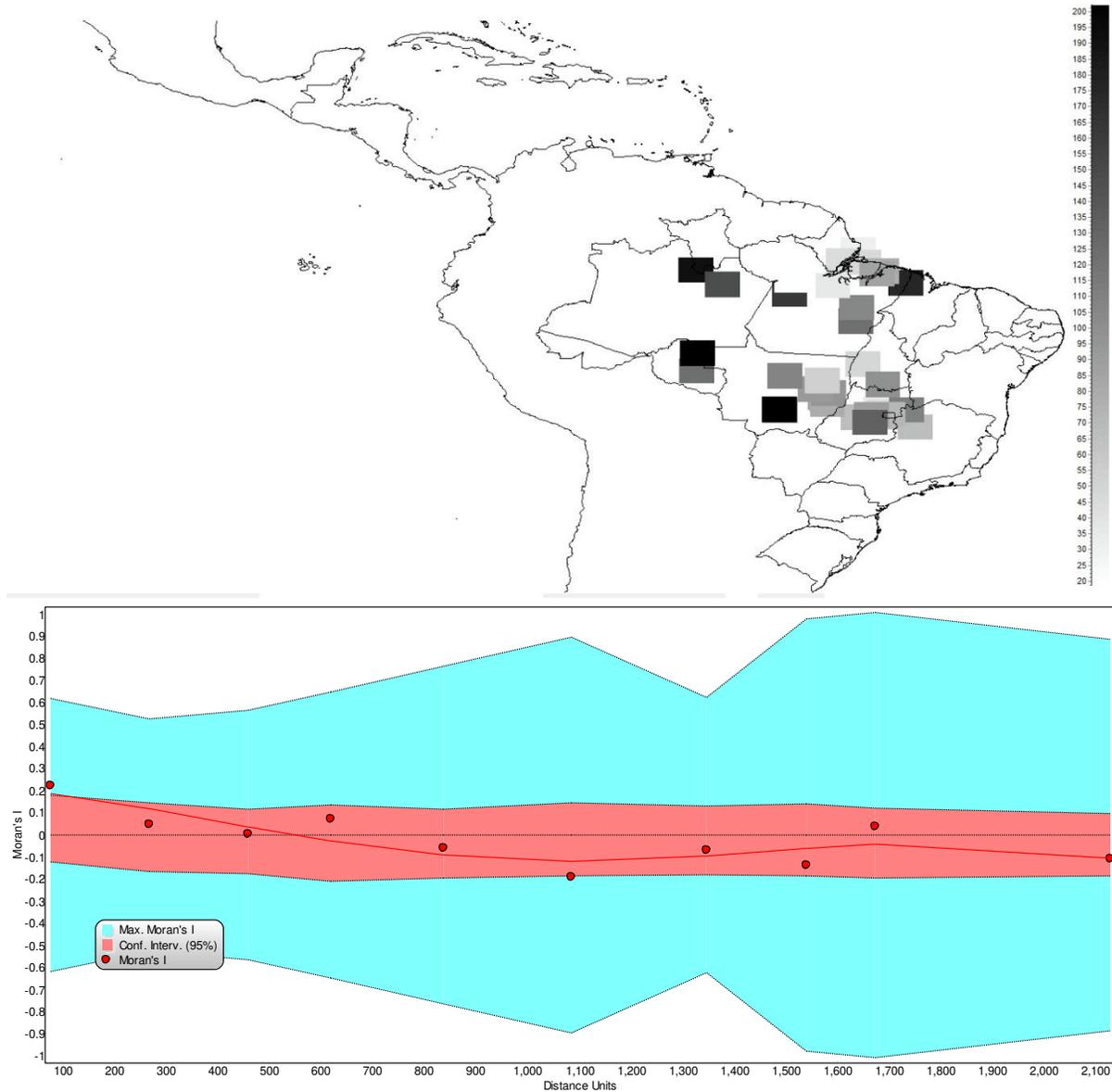


Figura 2. Variação espacial do estimador de riqueza de espécies Chao 1. Acima, mapa com os valores da riqueza; abaixo, o correlograma de Moran. O correlograma foi globalmente significativo sob correção sequencial de Bonferroni (p 1ª classe de distância = 0.01).

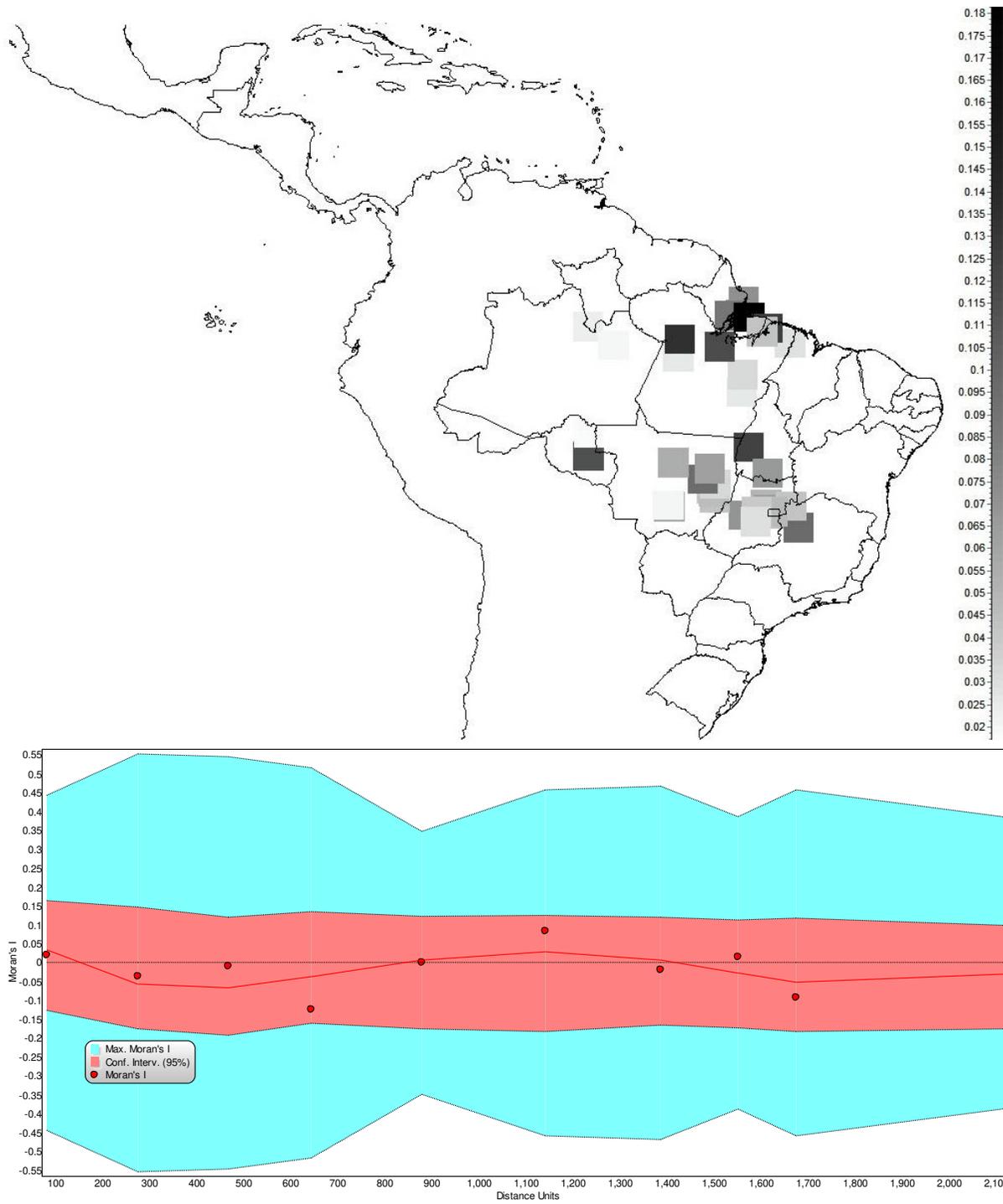


Figura 3. Variação espacial do índice de concentração de Simpson (C). Acima, mapa com os valores de concentração; abaixo, o correlograma de Moran.

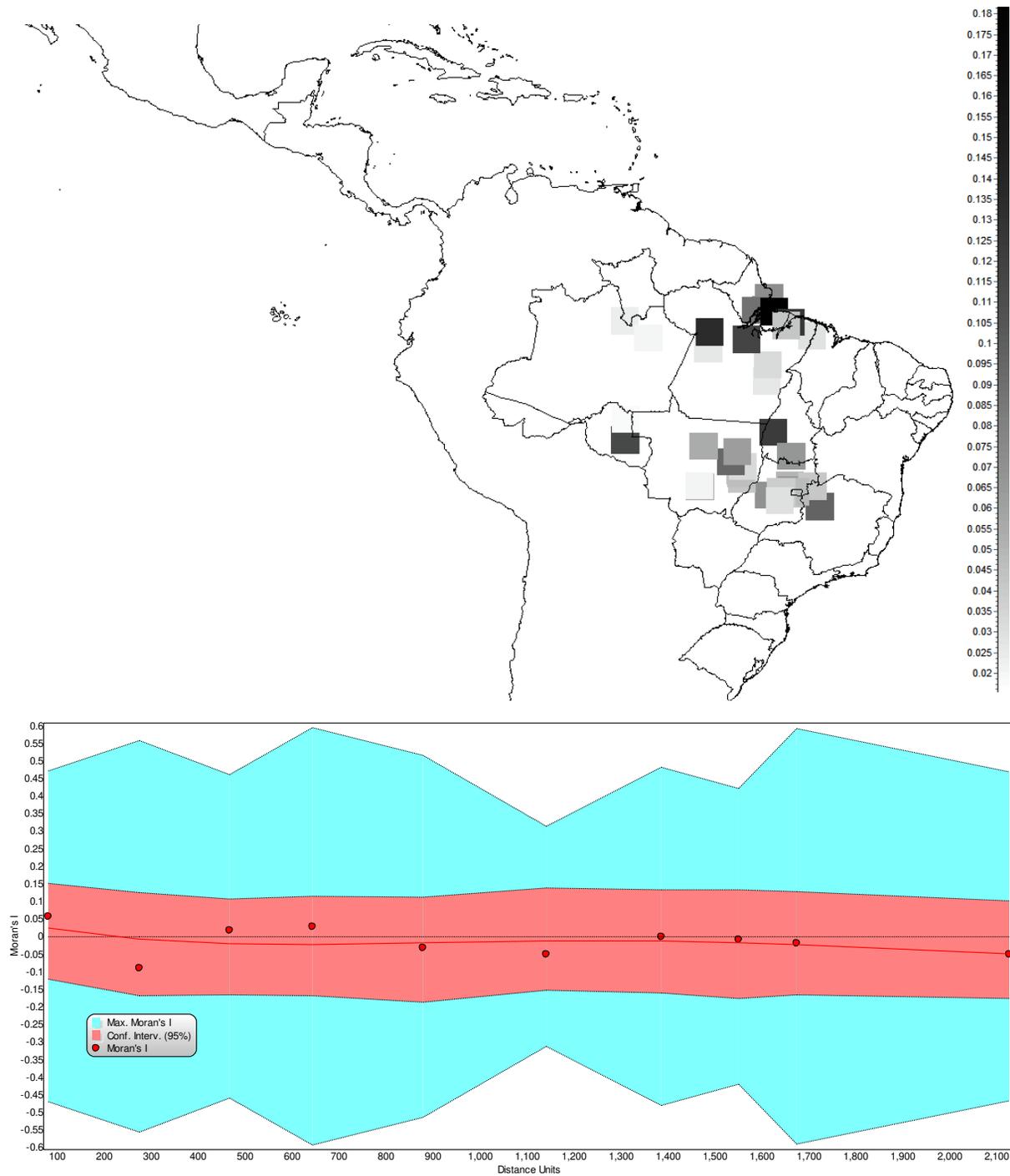


Figura 4. Variação espacial da heterogeneidade de Shannon (H'). Acima, mapa com os valores de H' ; abaixo, o correlograma de Moran.

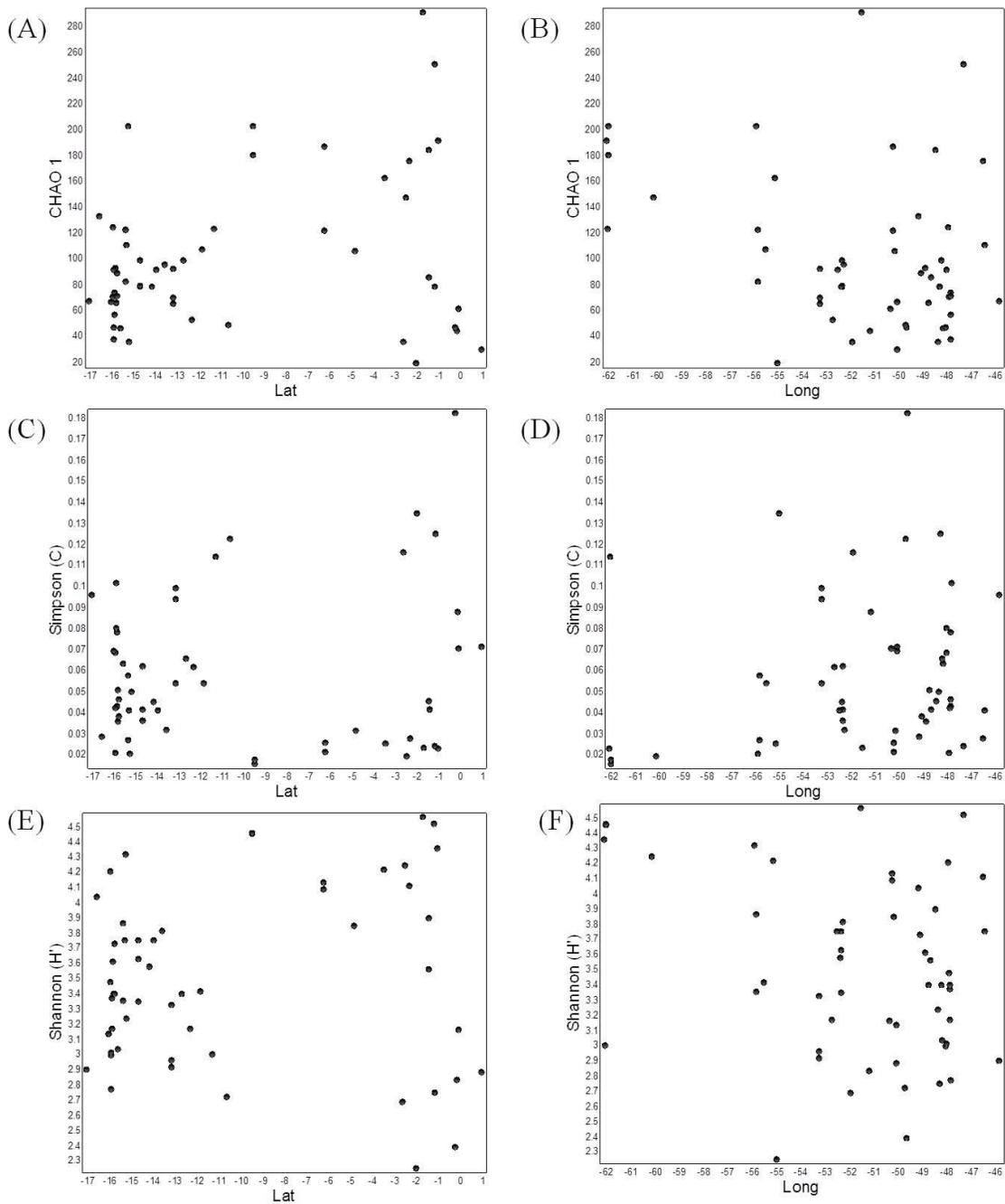


Figura 5. Diagramas de dispersão entre latitude e longitude e os índices de diversidade: (a) Chao 1 vs. latitude ($r_s = 0.152$, $p_{\text{Duttileul}} = 0.271$); (b) Chao 1 vs. longitude ($r_s = -0.256$, $p_{\text{Duttileul}} = 0.016$); (c) concentração de Simpson vs. latitude ($r_s = -0.011$, $p = 0.950$); (d) concentração de Simpson vs. longitude ($r_s = 0.193$, $p = 0.159$); (e) heterogeneidade de Shannon vs. latitude ($r_s = 0.065$, $p = 0.650$); (f) heterogeneidade de Shannon vs. longitude ($r_s = -0.188$, $p = 0.169$).

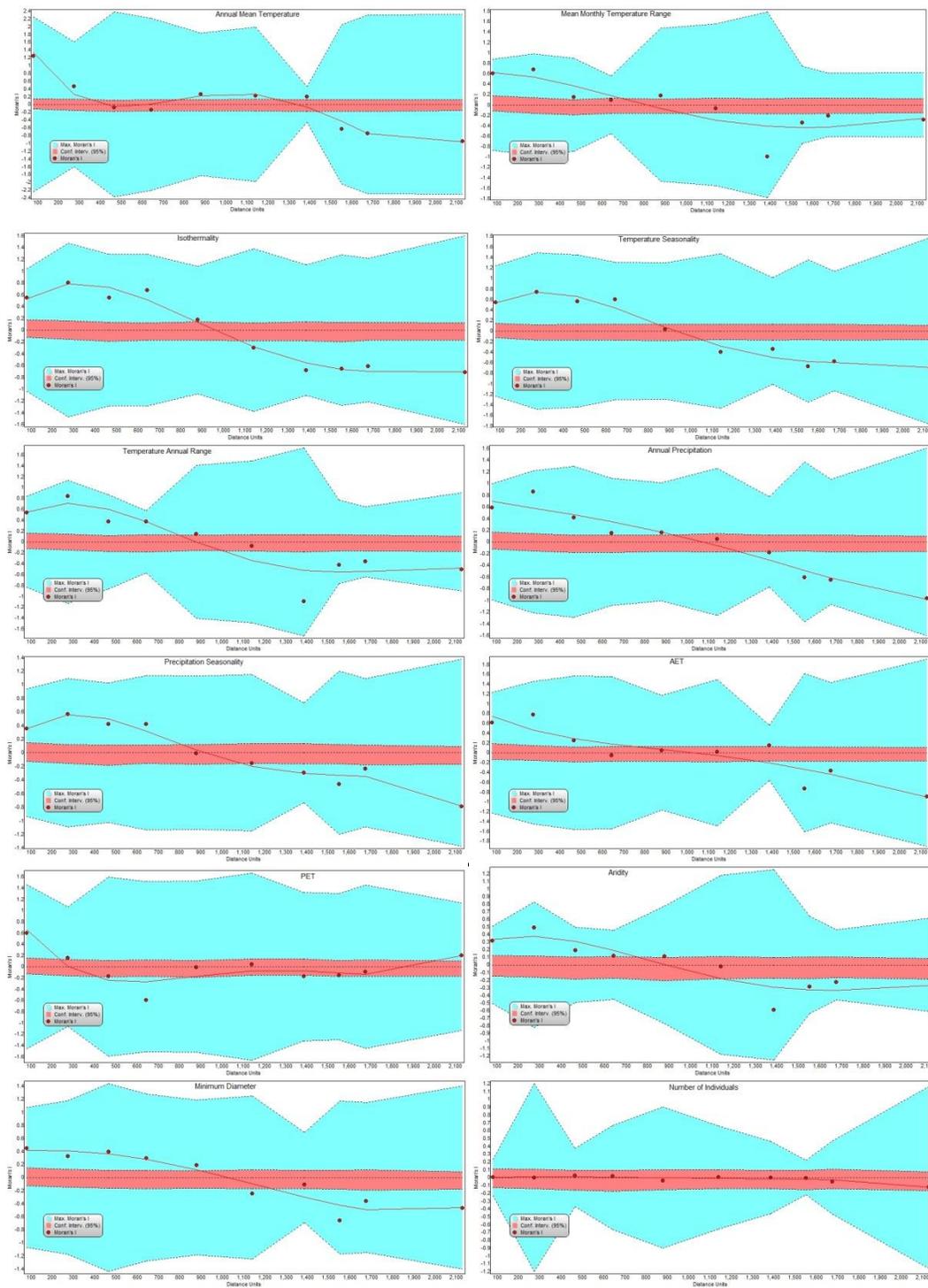


Figura 6. Variação espacial das variáveis preditoras dos modelos de diversidade de espécies mostrada por correlogramas de Moran. Todos os correlogramas, exceto o de número de indivíduos, são globalmente significativos sob a correção sequencial de Bonferroni.

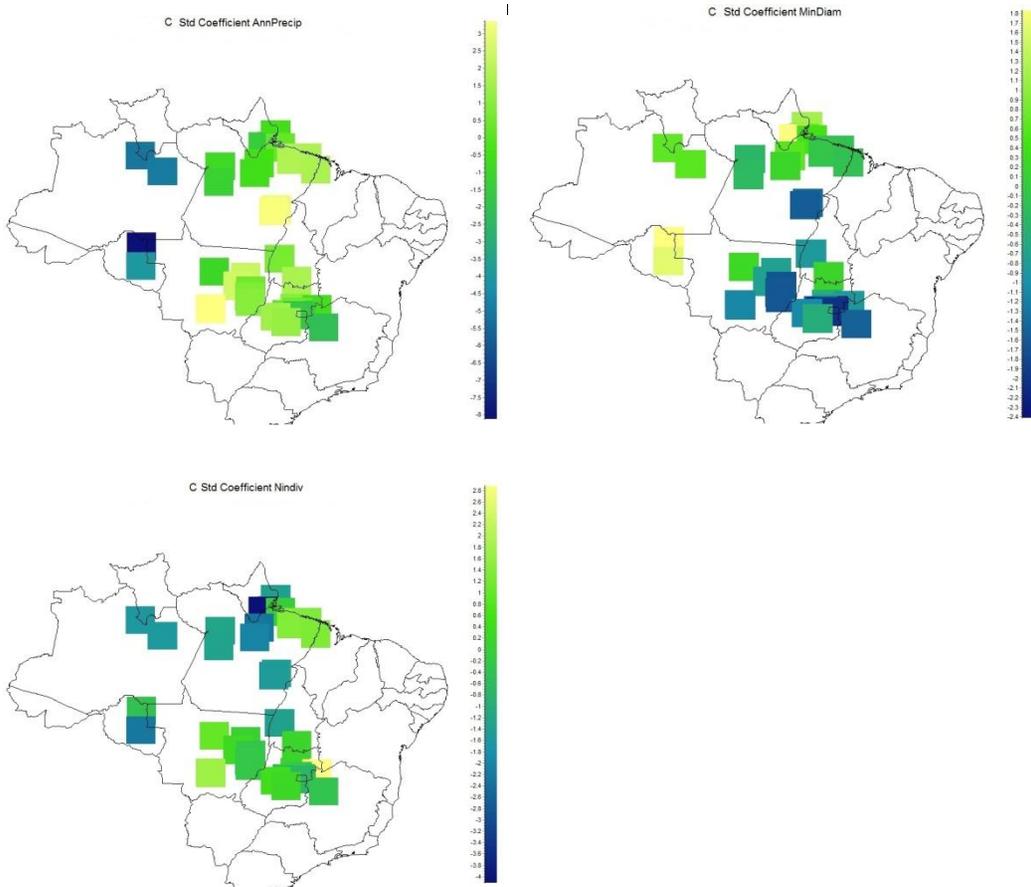


Figura 7. Variação nos coeficientes padronizados dos preditores de dominância (Concentração de Simpson, C) de acordo com os modelos locais GWR. AnnPrecip: precipitação anual; MinimDiam: diâmetro mínimo; NIndiv: número de indivíduos.

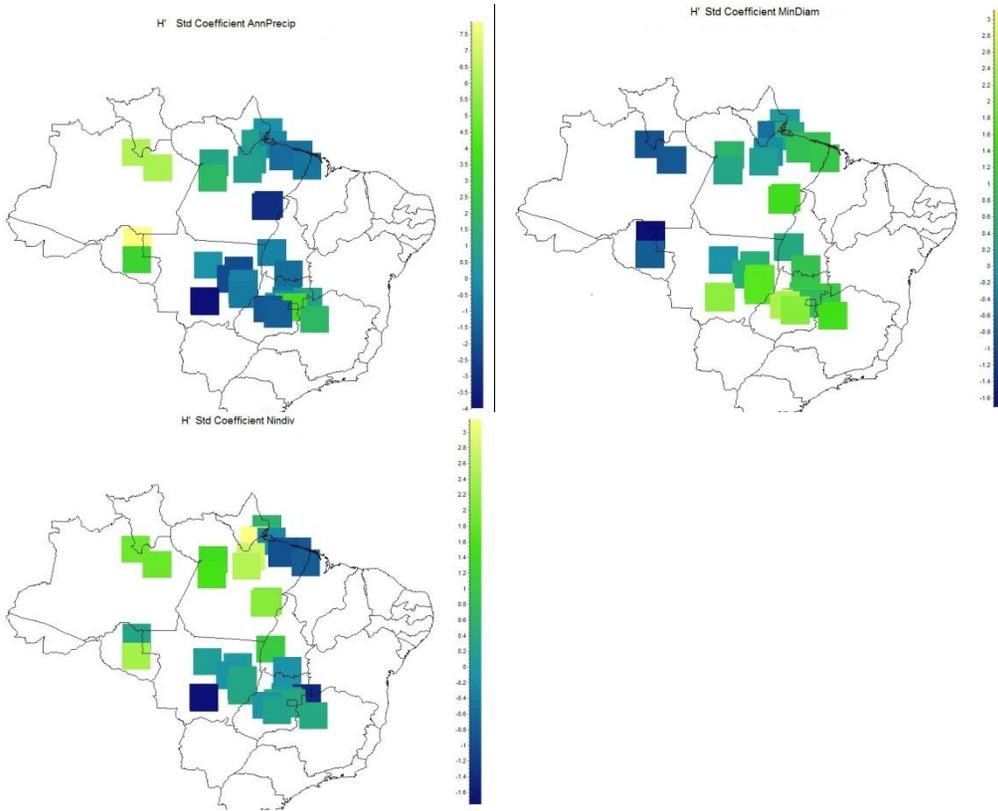


Figura 8. Variação nos coeficientes padronizados dos preditores de heterogeneidade de Shannon (H') de acordo com os modelos locais GWR. AnnPrecip: precipitação anual; MinDiam: diâmetro mínimo; NIndiv: número de indivíduos.

ANEXO 1.

Modelos GWR para dominância (Concentração de Simpson, C): coeficientes parciais (b) e suas significâncias (p).

Localidades	Precipitação Anual		Diâmetro mínimo		Número de indivíduos	
	b	p	b	p	b	p
AMVARZ3	-0.596	0.726	1.147	0.531	-1.392	0.572
AMVARZ1	-0.235	0.868	0.715	0.638	-1.384	0.510
AMVARZ5	-1.509	0.678	1.807	0.639	-4.120	0.527
AMVARZ6	0.275	0.715	0.428	0.612	-0.058	0.958
AMOMBD1	-5.111	0.712	0.631	0.865	-1.597	0.699
AMVARZ7	1.747	0.055	-0.123	0.925	1.340	0.299
AMOMBD2	1.705	0.051	-0.165	0.894	1.298	0.268
AMVARZ8	1.758	0.087	-0.097	0.943	1.361	0.329
AMOMBD3	1.763	0.061	-0.114	0.931	1.359	0.303
AMOMBD4	-0.480	0.750	0.578	0.794	-2.308	0.460
AMSAVA1	-0.910	0.377	-0.381	0.656	-1.267	0.253
AMOMBD6	1.677	0.109	-0.181	0.884	1.282	0.267
AMOMBD5	-4.996	0.703	0.595	0.866	-1.573	0.693
AMVARZ9	-0.656	0.605	0.193	0.915	-2.029	0.419
AMOMBD7	-1.302	0.570	-0.294	0.756	-1.326	0.270
AMOMBD13	3.062	0.542	-1.426	0.777	-1.384	0.690
AMOMBD10	3.254	0.558	-1.584	0.581	-1.522	0.685
AMOMBD11	3.254	0.558	-1.584	0.581	-1.522	0.685
TROMBD1	-8.139	0.812	1.835	0.874	-0.432	0.987
TROMBD2	-8.139	0.812	1.835	0.874	-0.432	0.987
TROMBA2	-4.006	0.692	1.634	0.796	-2.269	0.831
TRSEASs1	-1.030	0.886	0.237	0.918	0.985	0.922
TRSEASe1	2.248	0.511	-0.750	0.635	0.039	0.987
TRECOT4	2.437	0.488	-0.750	0.649	0.263	0.920
TRECOT5	2.520	0.494	-0.756	0.655	0.341	0.920
TRECOT6	2.477	0.493	-0.756	0.651	0.289	0.914
TRCERR3	0.462	0.907	-1.670	0.706	-0.327	0.859
TRSAVA	0.462	0.907	-1.670	0.706	-0.327	0.859
CEIPUCA	0.637	0.852	-0.874	0.578	-1.339	0.604
CESAVA1	1.658	0.503	0.176	0.964	0.152	0.931

Localidades	Precipitação Anual		Diâmetro mínimo		Número de indivíduos	
	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>b</i>	<i>p</i>
CESAVA8	0.761	0.898	-1.638	0.688	-0.269	0.855
CECERR	0.957	0.883	-1.649	0.680	-0.261	0.854
CESAVA	0.957	0.883	-1.649	0.680	-0.261	0.854
CESAVA2	0.957	0.883	-1.649	0.680	-0.261	0.854
CECERR2	0.971	0.786	-0.515	0.899	0.152	0.897
CESEASs1	3.286	0.528	-1.125	0.830	1.696	0.814
CESAVA4	-0.604	0.949	-0.878	0.858	2.885	0.819
CEGALL1	3.369	0.536	-1.118	0.835	1.693	0.819
CESAVA6	3.369	0.536	-1.118	0.835	1.693	0.819
CEGALL2	0.332	0.933	-0.700	0.890	-0.155	0.908
CESAVA9	-0.405	0.974	-2.416	0.791	-0.589	0.869
CESEASs2	-0.044	0.994	-1.359	0.722	-0.405	0.879
CESAVA10	0.598	0.927	-1.553	0.812	-0.210	0.922
CESAVA11	0.072	0.992	-2.143	0.795	-0.519	0.900
CESAVA12	-1.179	0.933	-2.227	0.830	-0.701	0.864
CESAVA13	-1.179	0.933	-2.227	0.830	-0.701	0.864
CECERR4	-1.253	0.930	-2.206	0.834	-0.705	0.866
CESAVA14	-2.741	0.887	-1.688	0.902	-0.826	0.877
CEGALL3	-2.908	0.885	-1.628	0.909	-0.830	0.880
CEGALL4	-1.907	0.906	-1.997	0.866	-0.773	0.868
CESAVA15	-1.791	0.909	-2.038	0.861	-0.760	0.870
CESAVA16	1.471	0.490	-1.092	0.661	0.402	0.854
CESEASs3	1.245	0.545	-0.537	0.921	0.214	0.922
CESAVA18	-2.172	0.787	-1.538	0.725	-0.379	0.849

ANEXO 2.

Modelos GWR para heterogeneidade de Shannon (H'): coeficientes parciais (b) e suas significâncias (p).

	Precipitação Anual		Diâmetro mínimo		Número de indivíduos	
	b	p	b	p	b	p
AMVARZ3	0.006	0.994	0.040	0.967	0.571	0.662
AMVARZ1	-0.191	0.833	0.285	0.768	0.853	0.522
AMVARZ5	0.763	0.774	-0.524	0.852	3.172	0.505
AMVARZ6	-0.415	0.451	0.379	0.540	-0.255	0.752
AMOMBD1	6.225	0.698	-0.871	0.839	1.886	0.693
AMVARZ7	-1.207	0.067	0.815	0.390	-0.953	0.308
AMOMBD2	-1.079	0.076	0.863	0.323	-0.846	0.301
AMVARZ8	-1.225	0.100	0.782	0.425	-0.988	0.330
AMOMBD3	-1.205	0.074	0.801	0.401	-0.963	0.310
AMOMBD4	0.515	0.752	-0.166	0.945	2.745	0.418
AMSAVA1	0.923	0.360	0.581	0.488	1.381	0.203
AMOMBD6	-0.927	0.199	0.921	0.285	-0.801	0.316
AMOMBD5	6.124	0.687	-0.836	0.838	1.867	0.687
AMVARZ9	0.691	0.629	0.141	0.945	2.512	0.375
AMOMBD7	1.805	0.480	0.269	0.798	1.543	0.250
AMOMBD13	-2.943	0.609	1.374	0.812	2.003	0.615
AMOMBD10	-3.119	0.624	1.391	0.672	2.128	0.620
AMOMBD11	-3.119	0.624	1.391	0.672	2.128	0.620
TROMBD1	7.889	0.811	-1.719	0.878	0.263	0.992
TROMBD2	7.889	0.811	-1.719	0.878	0.263	0.992
TROMBA2	3.126	0.717	-0.758	0.888	2.386	0.792
TRSEASs1	0.012	0.998	-0.085	0.946	0.134	0.981
TRSEASe1	-2.097	0.573	0.484	0.778	0.044	0.987
TRECOT4	-2.160	0.557	0.478	0.782	-0.063	0.982
TRECOT5	-2.211	0.561	0.481	0.783	-0.111	0.969
TRECOT6	-2.191	0.561	0.482	0.782	-0.083	0.976
TRCERR3	-0.598	0.860	1.718	0.652	0.306	0.847
TRSAVA	-0.598	0.860	1.718	0.652	0.306	0.847
CEIPUCA	-0.481	0.873	0.343	0.804	1.031	0.650
CESAVA1	-1.149	0.415	0.887	0.694	-0.094	0.925
CESAVA8	-0.552	0.920	1.671	0.657	0.300	0.824

	Precipitação Anual		Diâmetro mínimo		Número de indivíduos	
	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>b</i>	<i>p</i>	<i>b</i>	<i>p</i>
CECERR	-0.718	0.904	1.683	0.647	0.298	0.819
CESAVA	-0.718	0.904	1.683	0.647	0.298	0.819
CESAVA2	-0.718	0.904	1.683	0.647	0.298	0.819
CECERR2	-0.829	0.803	0.950	0.802	-0.129	0.906
CESEASs1	-3.937	0.520	2.137	0.729	-1.762	0.836
CESAVA4	0.733	0.910	1.013	0.764	-1.464	0.866
CEGALL1	-4.000	0.528	2.132	0.733	-1.763	0.838
CESAVA6	-4.000	0.528	2.132	0.733	-1.763	0.838
CEGALL2	0.092	0.983	0.855	0.876	0.120	0.934
CESAVA9	2.080	0.883	1.245	0.903	0.222	0.956
CESEASs2	-0.208	0.978	2.372	0.630	0.553	0.872
CESAVA10	0.506	0.949	1.293	0.870	0.035	0.989
CESAVA11	-0.168	0.985	3.113	0.766	0.682	0.896
CESAVA12	2.990	0.858	0.972	0.937	0.290	0.953
CESAVA13	2.990	0.858	0.972	0.937	0.290	0.953
CECERR4	3.082	0.856	0.941	0.940	0.292	0.953
CESAVA14	4.650	0.845	0.375	0.982	0.362	0.956
CEGALL3	4.835	0.845	0.303	0.986	0.362	0.957
CEGALL4	3.788	0.847	0.701	0.961	0.335	0.953
CESAVA15	3.672	0.848	0.741	0.958	0.327	0.953
CESAVA16	-1.828	0.556	2.392	0.511	-0.053	0.987
CESEASs3	-1.604	0.569	2.075	0.780	0.217	0.942
CESAVA18	1.782	0.785	1.447	0.686	0.339	0.834

CAPÍTULO 3

Distribuição geográfica e conexões florísticas potenciais em dois Domínios neotropicais megadiversos: até que ponto vão as fronteiras climáticas?

Resumo

Fatores climáticos como temperatura e precipitação são de importância notável para a distribuição das espécies vegetais. Nos Domínios do Cerrado e Amazônico, no Brasil, onde há um cenário preocupante de devastação, esses e outros componentes abióticos vêm sendo amplamente investigados em relação aos padrões florísticos, mas pouco se sabe sobre a distribuição potencial de suas espécies arbóreas. Nossos objetivos foram verificar se algumas espécies características do Cerrado e da Amazônia poderiam ser encontradas em outras regiões da América do Sul, do ponto de vista climático, e qual variável bioclimática seria a mais importante para a distribuição potencial dessas espécies. Partimos de um amplo banco de dados fitossociológicos (90 levantamentos) e selecionamos 32 espécies típicas do Cerrado e sete típicas da Amazônia. Aplicamos o algoritmo Maxent e testamos os modelos por Jackknife. Espécies do Cerrado, influenciadas primariamente por sazonalidade de precipitação, seriam encontradas principalmente na Floresta Semidecídua Atlântica, no sudeste do Brasil, e espécies amazônicas, influenciadas predominantemente por variáveis térmicas, seriam encontradas em outras florestas pluviais do norte e noroeste da América do Sul e em algumas áreas sazonalmente secas, inclusive no Brasil Central, onde predomina o Domínio do Cerrado. Os modelos foram estatisticamente significativos mesmo para espécies com número relativamente baixo de registros. Nossos resultados podem ser especialmente úteis na discussão sobre possíveis expansões da Floresta Amazônica sobre o Cerrado desde o Holoceno Médio até os dias atuais. A adequabilidade climática de espécies amazônicas em parte do Domínio do Cerrado suporta essa hipótese.

Palavras-chave: Cerrado, expansão da Floresta Amazônica, Maxent, modelagem de distribuição de espécies, sazonalidade de precipitação, temperatura

Abstract

Climatic factors such as temperature and rainfall precipitation are of notable importance for the plant species distribution. In the Cerrado and Amazonian Domains, where there is a serious environmental disturbance, these and other abiotic components have been widely investigated in relation to floristic patterns, but little is known about the potential distribution of the tree species. Our objectives were to verify whether some characteristic species of the Cerrado and Amazonia could be found in other regions of South America, at the climatic point of view, and what would be the most important climatic variable for the potential distribution of these species. We started with a large phytosociological database (90 surveys) and selected 32 Cerrado and seven Amazonian typical species. We applied the Maxent algorithm and tested the models with Jackknife. Species of Cerrado, primarily influenced by precipitation seasonality, would be found mainly in the Semideciduous Atlantic Forest, in southeastern Brazil; amazonian species, influenced predominantly by thermal variables, would be found in other rainforests of the north and northwest of South America and in some seasonally dry areas, including those of Central Brazil, where the Cerrado Domain is predominant. Models were statistically significant even for species with relatively low number of records. Our results can be especially useful in the discussion about possible expansions of the Amazonian rainforest on the Cerrado from the Middle Holocene to the present day. The climate suitability of Amazonian species in part of the Cerrado Domain supports this hypothesis.

Keywords: Amazonian rainforest expansion, Cerrado, Maxent, precipitation seasonality, species' distribution modeling, temperature

Introdução

A distribuição de espécies no espaço ocorre em função de condições abióticas e bióticas favoráveis. Dentre as condições abióticas, fatores climáticos como precipitação e temperatura parecem ser determinantes para a distribuição das plantas (Holdridge 1947; Ledru 1993; Gaston 2003), principalmente em escalas espaciais mais amplas (Woodward e Williams 1987). A disponibilidade de recursos nos solos e as variações topográficas influenciariam a distribuição das espécies vegetais em escalas mais finas (e.g. Pagano e Leitão-Filho 1987; Rodrigues et al. 1989). Dois dos Domínios Fitogeográficos da América do Sul em que as condições abióticas e suas relações com os padrões florísticos mais têm sido investigadas são o Cerrado e a Amazônia.

A distribuição da flora do Cerrado parece ser determinada pela sazonalidade da precipitação (Oliveira-Filho e Ratter 2002), pela drenagem e fertilidade do solo, pelo regime de fogo e pela interação entre esses fatores (Joly et al. 1999; Oliveira-Filho e Ratter 2002). Heringer et al. (1977) e Ratter et al. (1997) encontraram elevado compartilhamento da flora do Cerrado com a da Mata Atlântica e da Amazônia. Na mesma direção, Oliveira-Filho e Ratter (1995) apontaram que várias espécies amazônicas e atlânticas teriam penetrado no Cerrado através das matas de galeria. Oliveira-Filho e Fontes (2000) indicaram um gradiente florístico de substituição de espécies da Floresta Ombrófila Densa Atlântica até o Cerrado, passando pela Floresta Estacional Semidecídua. Por outro lado, Simon et al. (2009) indicaram que a diversificação das espécies do Cerrado ocorreu em seu próprio ambiente.

Com relação à distribuição da flora da Amazônia, há indícios de que ela seria fortemente limitada pelo clima (Méo et al. 2003; Eisenlohr e Martins, dados não publicados), o que encontra respaldo na segregação florística entre Cerrado e Floresta Amazônica detectada por Oliveira-Filho e Fontes (2000), Kunz et al. (2009) e Eisenlohr e Martins (dados não publicados). Nesse

sentido, Eisenlohr e Martins (dados não publicados) mostraram que a precipitação anual é um componente importante para explicar a dissociação atual da flora da Amazônia em relação à do Cerrado. Borchert (1998) reforça essa ideia ao afirmar que períodos com pouca precipitação representam a principal restrição climática em florestas pluviais de terras baixas onde as temperaturas variam pouco. A atual configuração geográfica da flora desses dois Domínios também seria resultado das flutuações climáticas do Quaternário, durante as quais teria havido sucessivos episódios de retração e expansão das vegetações savânicas e florestais (Ledru 1993).

Os Domínios do Cerrado e da Amazônia são considerados singulares, megadiversos (Gentry 1988; Castro et al. 1999; Fiaschi e Pirani 2009), e apresentam um quadro extremamente preocupante de devastação (Mittermeier et al. 2005). O Cerrado, um dos “*hotspots*” mundiais para conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000), passou por um processo de intensa fragmentação, tendo por volta de 80% de sua área convertida a formas variadas de utilização humana (Myers et al. 2000; Cavalcanti e Joly 2002). A Amazônia, considerada uma das “Grandes Regiões Naturais” do planeta (Mittermeier et al. 2005), também está ameaçada com a crescente fragmentação ocasionada principalmente pelo desmatamento e pela exploração madeireira (Fearnside 2003), podendo acarretar em consequências severas para a preservação de sua biodiversidade (Bawa e Seidler 1998). Até 2009, cerca de 20% da área florestada total da Amazônia legal brasileira havia sido desmatada (INPE 2009).

Nesse sentido, é amplamente reconhecido que tanto o Cerrado quanto a Amazônia necessitam de ações conservacionistas urgentes. Contudo, ainda faltam informações para que estratégias eficientes de conservação sejam efetuadas (Vieira et al. 2005). Essas informações são necessárias, por exemplo, para a implantação de novas áreas prioritárias para conservação (Siqueira e Peterson 2003). Essas podem ser selecionadas com base em aspectos como

distribuição de riqueza de espécies e características ambientais cruciais para a conservação da biodiversidade, como os atributos climáticos (Cavalcanti e Joly 2002). Outra estratégia interessante para a conservação da biodiversidade, e que ainda é pouco explorada no Brasil, é a construção de corredores ecológicos. Hábitats não interligados frequentemente levam ao isolamento de algumas populações e, em última análise, à redução na biodiversidade (Rosenberg et al. 1997). Os corredores ecológicos estão entre as principais estratégias possíveis para promover a conectividade entre fragmentos até então isolados (Meffe e Carroll 1994), pois o contato entre populações é maior em fragmentos interligados (Tonhasca Jr. 2005).

Para traçar estratégias de conservação consistentes como essas, podem ser utilizadas técnicas de modelagem de distribuição de espécies (MDE), as quais se apóiam no conceito de nicho de Hutchinson (1957). As técnicas de MDE, ao buscarem associações entre variáveis ambientais (geralmente climáticas) e registros de ocorrência, têm como meta identificar condições nas quais as populações poderiam ser mantidas (Pearson 2007; Elith e Leathwick 2009; Franklin 2009). O nicho realizado seria a base correta para o emprego de técnicas de MDE (Franklin 2009), e o que é de fato modelado é a distribuição do ambiente mais adequado para essas espécies (Pearson 2007). Embora o uso de MDE para a vegetação brasileira seja ainda incipiente, alguns importantes trabalhos já foram realizados, como o de Siqueira e Peterson (2003) no Cerrado, que sob o clima atual detectaram distribuição potencial de espécies desse Domínio em parte do setor sazonalmente seco da Mata Atlântica, cujo tipo de vegetação predominante é a Floresta Estacional Semidecídua. Esses autores trabalharam apenas com espécies com mais de 30 registros, justificando esse nível de corte por ser geralmente considerado como o adequado para predições de alta qualidade. No entanto, mais recentemente foi mostrado que o algoritmo Maxent apresentaria alta performance para predições realizadas com um número

relativamente pequeno (<25) de registros de espécies (Hernández et al. 2006; Pearson et al. 2007), o que o torna especialmente promissor para MDE em ecossistemas tropicais.

Nosso objetivo foi responder às perguntas:

1) Espécies arbóreas do Cerrado e da Amazônia potencialmente se distribuiriam em outras regiões da América do Sul, do ponto de vista climático? Haveria adequabilidade climática que possibilitasse a interpenetração florística entre esses dois Domínios? Considerando a maioria dos resultados sobre a distribuição atual das floras (e.g. Heringer et al. 1977; Ratter et al. 1997; Oliveira-Filho e Fontes 2000; Méio et al. 2003; Eisenlohr e Martins, dados não publicados) e os resultados da distribuição potencial de espécies do Cerrado obtidos por Siqueira e Peterson (2003), nossas expectativas eram (i) de que espécies do Cerrado encontrariam condições para se estabelecer no Domínio Atlântico, pelo menos na região de ocorrência da Floresta Estacional Semidecídua; (ii) que espécies amazônicas seriam severamente limitadas pelo clima, não sendo potencialmente encontradas em regiões que não as florestas pluviais da América do Sul; e (iii) que a possibilidade de interpenetração florística entre esses dois Domínios seria baixa. O ponto-chave aqui é que as conexões florísticas entre regiões biogeográficas (e, por extensão, entre tipos de vegetação) seriam favorecidas ou desfavorecidas por maiores ou menores adequabilidades climáticas das espécies a essas regiões (Ab'Sáber 1970; Fernandes 2003).

2) Qual variável bioclimática contribuiria mais para os mapas de distribuição potencial de espécies? Apoiados em Eisenlohr e Martins (dados não publicados), Oliveira-Filho e Fontes (2000), Oliveira-Filho e Ratter (2002) e Oliveira-Filho et al. (2006), acreditávamos que a sazonalidade de precipitação fosse o principal preditor da distribuição potencial da flora desses dois Domínios, pois a flora da Amazônia teria evoluído em ambientes não sazonais e a flora do Cerrado, em ambientes sazonais.

Material e Métodos

Selecionamos as espécies para modelagem a partir de um banco de dados constituído por 90 levantamentos fitossociológicos feitos nos Domínios do Cerrado e da Amazônia (Figura 1), contendo 1.437 espécies de árvores. Para fazer parte desse banco, os levantamentos deveriam indicar o método de amostragem, apresentar uma lista contendo todas as espécies arbóreas amostradas e informar a fitofisionomia onde foi feito o estudo, dentre outros filtros (detalhes em Eisenlohr e Martins, dados não publicados).

Decidimos selecionar espécies para a modelagem a partir desse banco de dados por três motivos: (i) acreditamos que dados cujos levantamentos passaram por filtros rigorosos possam reduzir ruídos e aumentar a qualidade e confiabilidade das informações; (ii) buscas exaustivas, com grande número de pontos de ocorrência, não necessariamente representam boa qualidade dos dados, devido à grande quantidade de informações redundantes (Franklin 2009); (iii) trabalhos fitossociológicos não apresentam o problema de coletas enviesadas (tendenciosas), i.e., que são feitas preferencialmente próximas a estradas ou trilhas, salvo se a amostragem nessas áreas for objetivo do pesquisador, o que não foi o caso de nenhum dos levantamentos do banco de dados.

Preparo das matrizes para modelagem

Seleção e processamento das espécies – dados bióticos

Para escolhermos as espécies que seriam modeladas dentre aquelas 1.437, inicialmente efetuamos uma análise de espécies indicadoras – ISA (Dufrene e Legendre 1997) no programa PC-ORD versão 6.0 (McCune e Mefford 2011). A seleção de espécies usando ISA aponta como indicadoras as espécies com frequências e abundâncias diferenciais em relação ao esperado por dados gerados após uma série de permutações (Dufrene e Legendre 1997), que no presente

trabalho foram de 1.000. Usamos um nível de significância mais rigoroso (1%) do que o convencional (5%) para que pudéssemos refinar a seleção de espécies, escolhendo apenas aquelas com fortes afinidades à Amazônia ou ao Cerrado. Porém, essa pré-seleção desconsiderou a possibilidade de que essas espécies ocorressem amplamente em outras regiões além da área de interesse para o presente estudo (p.ex., poderiam ocorrer amplamente na Mata Atlântica, que não foi considerada na ISA). Por isso, as espécies pré-selecionadas foram verificadas em relação à sua distribuição geográfica com base em consulta ao banco de dados TREEATLAN 2.0 (Oliveira-Filho 2010), o que permitiu detectar e descartar espécies com distribuição muito ampla e, portanto, não típicas do Cerrado ou da Amazônia como desejado. Pearson et al. (2007) encontraram que a performance do algoritmo Maxent, quando usado o LPT (“*Lowest Presence Threshold*”) como critério de decisão, decai quando o número de ocorrências é inferior a 10. Por isso, eliminamos espécies com menos de 10 ocorrências.

Após efetuarmos esses procedimentos, mantivemos selecionadas para a modelagem 32 espécies para o Cerrado e sete para a Amazônia. Com essas espécies, construímos uma matriz biótica, incluindo cada registro de espécie e suas coordenadas binárias conforme constavam nos respectivos levantamentos.

Seleção e processamento das variáveis ambientais – dados abióticos

Construímos uma matriz ambiental por meio da obtenção de quatro variáveis bioclimáticas não redundantes documentadas na literatura (e.g., Oliveira Filho e Fontes 2000; Eisenlohr e Marins, dados não publicados) como importantes para os padrões de similaridade e diversidade das espécies arbóreas tropicais. As variáveis utilizadas foram temperatura média anual, isothermalidade (amplitude térmica diária média dividida pela amplitude térmica anual) e

sazonalidade de precipitação, obtidas junto ao WORLDCLIM v.1.4 (Hijmans et al. 2005), e a aridez anual (quociente da precipitação média anual pela evapotranspiração potencial média anual), obtida junto ao GLOBAL ARIDITY AND GLOBAL PET DATABASE (<http://www.cgiar-csi.org/data/item/51-global-aridity-and-pet-database>). Utilizamos resolução de 2.5 minutos (aproximadamente 5 km). Editamos as camadas ambientais no ArcView 9.2 (ESRI), circunscrevendo-as à América do Sul.

Modelagem

Utilizamos o algoritmo Maxent (Máxima Entropia), processado no programa MAXENT versão 3.3.2 (Phillips et al. 2006). Escolhemos esse algoritmo por sua larga utilização em MDE e por apresentar boa performance em relação a outros métodos (Phillips et al. 2006; Pearson et al. 2007), principalmente quando há poucos pontos de registro de espécies (Hernández et al. 2006; Pearson et al. 2007). O número de modelos gerados foi o mesmo que o número de pontos de registro para cada espécie (Pearson et al. 2007).

A partir das médias dos mapas de adequabilidade climática produzidos para cada espécie, criamos os mapas de presença/ausência, que serviram como base para construir os mapas de riqueza para cada Domínio, usando o critério “*Minimum training presence*” (também conhecido por LPT - “*Lowest Presence Threshold*”). O LPT identifica a mínima área predita possível enquanto mantém em zero o erro de omissão nos dados de treino (Pearson et al. 2007; Franklin 2009). Testamos a significância dos modelos aplicando Jackknife (“*leave-one-out*”; Pearson et al. 2007). Obtivemos curvas características da operação (ROC) e a área sob a curva (AUC), cujo valor fornece uma medida de desempenho dos modelos independentemente de um limite de corte (Fawcett 2003). Quanto mais próximo de um, mais distante será o modelo em relação à predição

aleatória (Rushton et al. 2004; Phillips et al. 2006). Porém, como o uso da AUC tem sido objeto de muitas críticas (Lobo et al. 2008), optamos por interpretá-lo como um instrumento complementar, e não único, para a avaliação do desempenho dos modelos.

Construímos os mapas de riqueza para cada Domínio a partir das 32 espécies modeladas para o Cerrado e das sete para a Amazônia, somando os mapas de ocorrência (presença/ausência) de cada espécie para verificar o quanto a área de distribuição geográfica das espécies modeladas potencialmente se expandiria para outras regiões da América do Sul.

Resultados

A soma das médias dos mapas de distribuição potencial das 32 espécies modeladas do Domínio do Cerrado indica uma reduzida adequabilidade climática para grande parte da América do Sul (Figura 2). Além do próprio Domínio do Cerrado, o interior da região sudeste do Brasil, onde predomina a Floresta Estacional Semidecídua, parece ser a mais adequada nesse sentido. Outras regiões do continente, como parte das regiões da Venezuela (*La Gran Sabana*), do nordeste brasileiro (serras do Araripe, Borborema e Ibiapaba) e do Equador, mostram pequenos sítios com adequabilidade climática a essas espécies (Figura 2), nas quais também predominam tipos de vegetação sazonalmente secas. Os mapas resultantes das médias de adequabilidade climática para cada uma das 32 espécies modeladas do Cerrado são apresentados no Anexo 1.

A contribuição relativa das variáveis bioclimáticas mostra que a sazonalidade de precipitação foi a mais determinante para os mapas de distribuição potencial das espécies do Cerrado (Tabela 1). Para a modelagem de *Strychnos pseudoquina* e *Rourea induta*, a percentagem de contribuição dessa variável ultrapassou 80% (Tabela 1).

A soma dos mapas de distribuição potencial para as sete espécies do Domínio Amazônico mostrou uma tendência diferente da apresentada pelas espécies do Domínio do Cerrado (Figura 3). Aqui, a região sudeste do Brasil não se mostra climaticamente adequada. As espécies amazônicas encontrariam condições climáticas propícias em parte das regiões central (sazonalmente seca) e nordeste (no litoral, sob regime pluvial, e no interior, sob regime sazonal de pluviosidade) do Brasil, além do norte e noroeste da América do Sul, onde predominam florestas pluviais, com algumas poucas exceções (Figura 3). Os mapas médios de adequabilidade climática das sete espécies amazônicas modeladas constam do Anexo 2.

As variáveis térmicas foram as mais importantes para os mapas específicos de adequabilidade (Tabela 2). Temperatura média anual foi a de maior influência para a distribuição potencial de *Sterculia excelsa*, *Virola surinamensis*, *Carapa guianensis* e *Hevea brasiliensis*, enquanto isothermalidade foi preponderante para a distribuição potencial de *Virola michelii*, *Theobroma speciosum* e *Eschweilera coriacea* (Tabela 2).

A performance dos modelos foi muito alta pelo critério AUC, tanto para espécies do Cerrado quanto para espécies da Amazônia (Tabelas 1 e 2). Apenas duas espécies (*Strychnos pseudoquina* e *Rourea induta*) apresentaram modelos médios com AUC inferior a 0.8 (Tabela 1). O teste Jackknife foi significativo para todos os modelos, com altas taxas de acerto (Tabelas 1 e 2).

Discussão

Nossos resultados são reveladores sobre onde várias das espécies modeladas dos Domínios do Cerrado e da Amazônia poderiam ser encontradas na América do Sul sob o ponto de vista climático. A distribuição potencial dessas espécies e seus preditores climáticos confirmaram

em geral o que prevíamos para o Cerrado e apresentaram alguns resultados surpreendentes para a Amazônia.

As espécies do Cerrado de fato encontrariam condições climáticas favoráveis no Domínio Atlântico, notadamente na região sazonalmente seca do sudeste brasileiro. A adequabilidade climática das espécies de Cerrado nas regiões pluviais do Brasil (atlântica e amazônica) foi muito baixa, o que corrobora Siqueira e Peterson (2003). Adotando a premissa de que as conexões florísticas seriam influenciadas por condições climáticas adequadas (Ab'Sáber 1970; Fernandes 2003), algumas considerações em relação a essas conexões podem ser feitas em face à adequabilidade climática das espécies. Por exemplo, a reduzida adequabilidade em regiões pluviais refuta alguns dos achados de Heringer et al. (1977) e Ratter et al. (1997), que encontraram avanço da flora do Cerrado sobre as florestas úmidas do Brasil. Com relação às fracas conexões potenciais entre a flora arbórea dos Domínios do Cerrado e da Amazônia, nossos resultados concordam com Oliveira-Filho e Fontes (2000) e Eisenlohr e Martins (dados não publicados). Nossos resultados também apóiam Oliveira-Filho e Fontes (2000) sobre a afinidade entre a flora do Domínio do Cerrado e a da Floresta Semidecídua Atlântica. A ocorrência potencial de várias espécies do Cerrado na Venezuela confirma Ledru (1993, 2002) e Salgado-Labouriau (1997), segundo os quais as savanas do Brasil Central e os *Llanos* venezuelanos apresentariam essencialmente o mesmo clima desde 7.000 AP. Além disso, espécies do Cerrado não seriam restritas geograficamente por ambientes secos (Joly et al. 1999). Embora climaticamente possível, a colonização de espécies do Cerrado no Equador seria pouco provável devido às limitações à dispersão (desconsideradas na modelagem de distribuição potencial; Ozinga et al. 2005), devido à presença da Cordilheira dos Andes.

Com relação às espécies da Amazônia, de certa forma surpreende a adequabilidade climática em regiões onde o clima é sazonalmente seco e não pluvial, notadamente em alguns sítios das regiões central e interior do nordeste do Brasil. Esse resultado encontra, porém, respaldo ecológico nas rotas migratórias da flora amazônica passando pelas regiões secas do nordeste, com algumas de suas espécies permanecendo na Caatinga ou nas serras altas (Rizzini 1963; Fernandes 2003) e sugere a possibilidade de se promover uma conectividade entre fragmentos amazônicos e dos Domínios do Cerrado e Caatinga. O intercâmbio de espécies como medida mitigadora das taxas de extinção e como medida promotora da colonização de habitats é amplamente recomendado no âmbito das estratégias de conservação (Simberloff 1988; Rosenberg et al. 1997).

A adequabilidade de espécies amazônicas em ambientes mais secos também se justifica se considerarmos que a variação climática dos ecossistemas amazônicos é muito grande, o que tende a estimular diferentes adaptações fisiológicas, morfológicas e fenológicas em diferentes ambientes (Miles 2002). Esse modelo teórico faz sentido ecológico, mas não explica como a modelagem teria captado essas possibilidades, i.e., porque espécies tão características da Amazônia foram modeladas para áreas sazonalmente secas. A explicação mais provável é que há regiões sazonalmente secas formando vegetações savânicas espalhadas como manchas em grande parte da bacia amazônica (Sanaiotti et al. 1997), muitas delas próximas aos sítios de obtenção dos registros de ocorrência das espécies modeladas neste estudo. A vegetação savânica da bacia amazônica compõe refúgios pleistocênicos em sítios com menos de 2.000 mm de precipitação anual (Prance 1978) que conectariam as savanas ao norte (*Llanos venezuelanos*) e ao sul (Cerrado) do continente sul-americano (Haffer 1985).

A sazonalidade de precipitação foi a variável mais importante para a distribuição potencial das espécies do Cerrado. Autores que investigaram a influência do clima sobre as savanas apontaram para a mesma direção. Para Cole (1986), por exemplo, a seca é mais determinante no desenvolvimento de uma savana do que o fogo. Walter (1986) argumentou que a distribuição de precipitação ao longo do ano tem consequências diretas na ocorrência das savanas e Hopkins (1992) apontou a severidade da estação seca como principal preditor dessa ocorrência. Uma variável relacionada (precipitação anual) foi altamente correlacionada com os padrões florísticos do gradiente Cerrado-Transição-Amazônia (Eisenlohr e Martins, dados não publicados).

Para a distribuição das espécies amazônicas, a sazonalidade da precipitação teve importância secundária, sendo muito menos explicativa do que as variáveis de temperatura (temperatura média anual e isotermalidade), o que contraria Borchert (1998) e a análise fitogeográfica de Eisenlohr e Martins (dados não publicados). Não obstante, variáveis térmicas são, juntamente com variáveis de precipitação, determinantes para a distribuição de espécies vegetais tropicais (e.g. Oliveira-Filho e Fontes 2000). Méio et al. (2003) sugeriram que a flora amazônica seria sensível a climas mais secos e frios. Uma pista importante para se explicar a maior importância relativa da temperatura em relação à precipitação na distribuição potencial das espécies amazônicas poderia ser a inexistência de adequabilidade climática dessas espécies na Floresta Atlântica. Silva (1996) propôs a existência de uma segregação altitudinal entre espécies atlânticas (habitando os planaltos) e amazônicas (nas depressões periféricas). Como a altitude e a temperatura frequentemente estão altamente correlacionadas, poderíamos deduzir que as diferenças nas temperaturas seriam um fator determinante dessa segregação ao longo dos últimos milhares de anos.

Os resultados deste trabalho confirmam Hernández et al. (2006) e Pearson et al. (2007), que mostraram ser possível encontrar elevada performance de modelos de distribuição potencial mesmo para espécies com número relativamente baixo de registros (<25). Além disso, lançam mais elementos para a discussão sobre possíveis expansões da Floresta Amazônica sobre o Cerrado (Ratter et al. 1973; Ratter 1992; Marimon et al. 2006; Durigan e Ratter 2006). Expansões e retrações da Floresta Amazônica ocorrem desde o Pleistoceno e acompanham as flutuações climáticas de períodos secos e frios a períodos quentes e úmidos (Servant et al. 1989; Thomas e Thorp 1992), sendo possível que a última fase de expansão tenha se iniciado no Holoceno Médio (Bigarella e Andrade-Lima 1982) e se mantenha até os dias de hoje, chegando a uma velocidade de até 7 km em 35 anos (Marimon et al. 2006). A adequabilidade climática de espécies amazônicas em parte do Domínio do Cerrado suporta essa hipótese de expansão. Resta saber se, em cenários climáticos futuros, essa adequabilidade se manterá, o que poderá ser verificado em novos trabalhos. As fronteiras climáticas à distribuição das espécies amazônicas e do Cerrado existem e parecem bem claras com os resultados que encontramos, mas a magnitude e a persistência dessas fronteiras necessitarão ser continuamente reavaliadas.

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho, pelas sugestões e auxílio na escolha das espécies para a modelagem à luz do TREEATLAN 2.0. Aos Profs. Drs. Beatriz Schwantes Marimon, Adriana Maria Zanforlin Martini, George John Shepherd, João Augusto Alves Meira Neto e Flavio Antonio Maës dos Santos, pelas sugestões e correções.

Referências

- Ab'Sáber AN (1970) Províncias geológicas e domínios morfoclimáticos do Brasil. EDUSP, São Paulo.
- Ab'Sáber AN (2003) Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo, Ateliê Editorial.
- Bawa KS, Seidler R (1998) Natural forest management and conservation of biodiversity in Tropical Forests. *Conservation Biology* 12:46-55.
- Bigarella JJ, Andrade-Lima D (1982) Paleoenvironmental changes in Brazil. In *Biological diversification in the Tropics*. Plenum Press, New York, pp 27-40.
- Borchert R (1998) Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change* 39:381-393.
- Castro AAJF, Martins FR, Tamashiro JY, Shepherd GJ (1999) How rich is the flora of Brazilian Cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:192-224.
- Cavalcanti RB, Joly CA (2002) Biodiversity and Conservation Priorities in the Cerrado Region. In Oliveira PS, Marquis RJ (eds). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York, pp 351-367.
- Cole MM (1986) *The savannas: biogeography and geobotany*. Academic Press, London.
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Durigan G, Ratter JA (2006) Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63:119-130.

- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:677-697.
- Fawcett T (2003) ROC graphs: notes and practical considerations for data mining researchers. Technical Report HPL-2003-4. HP Laboratories, Palo Alto.
- Fearnside PM (2003) *A Floresta Amazônica nas mudanças globais*. 2 ed. INPA, Manaus.
- Fernandes A (2003) *Conexões florísticas do Brasil*. Banco do Nordeste, Fortaleza.
- Fiaschi P, Pirani JR (2009) Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution* 47:477-496.
- Franklin J (2009) *Mapping species distributions - spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gaston KJ (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford.
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Haffer J (1985) Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornithological Monographs* 36:113-145.
- Heringer EP, Barroso GM, Rizzo JA, Rizzini CT (1977) A Flora do Cerrado. In Ferri MG (coord). *IV Simpósio sobre o cerrado*, v.38. EDUSP, São Paulo, pp 211-232.
- Hernández PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climate* 25:1965-1978.

- Holdridge L (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.
- Hopkins B (1992) Ecological processes at the forest-savanna boundary. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds) *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London, pp 21-33.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22:415-427.
- INPE (2009) Projeto PRODES. <http://www.obt.inpe.br/prodes>
- Joly CA, Aidar MPM, Klink CA, McGrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC, Oliveira AA, Pott A, Rodal MJN, Sampaio EVSB (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: Implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51:331-348.
- Kunz SH, Ivanauskas NM, Martins SV, Silva E, Stefanello D (2009) Análise da similaridade florística entre florestas do Alto Rio Xingu, da Bacia Amazônica e do Planalto Central. *Revista Brasileira de Botânica* 32:725-736.
- Ledru MP (1993) Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research* 39:90-98.
- Ledru MP (2002) Late Quaternary history and evolution of the Cerrados. In Oliveira PS, Marquis RJ (eds). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, pp 33-50.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distributions. *Ecography* 28:385-393.

- Marimon BS, Lima ES, Duarte TG, Chieregatto LC, Ratter JA (2006) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* 63:323-341.
- McCune B, Mefford MJ (2011) PC-ORD – multivariate analysis of ecological data, version 6.0. MjM Software Design, Gleneden Beach.
- Meffe GK, Carroll CR (1994) The design of conservation reserves. In *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp 265-306.
- Méio BB, Freitas CV, Jatobá L, Silva MEF, Ribeiro JF, Henriques RPB (2003) Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. *Revista Brasileira de Botânica* 26:437-444.
- Miles LJ (2002) The Impact of Global Climate Change on Tropical Forest Biodiversity in Amazonia. PhD Thesis, University of Leeds, Leeds
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamourex J, Fonseca GAB (2005) Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions". CEMEX, Cidade do México.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Oliveira-Filho AT (2010) TREEATLAN 2.0 - Flora arbórea da América do Sul cisandina tropical e subtropical: um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. <http://www.icb.ufmg.br/treetlan/>
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793-810.

- Oliveira-Filho AT, Jarenkow JA, Rodal MJN (2006) Floristic Relationships of Seasonally Dry Forests of Eastern South America Based on Tree Species Distribution Patterns. In Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (orgs). Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. CRC Press, Boca Raton, pp 151-184.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (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 AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In Oliveira PS, Marquis RJ (eds). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York. pp 91-120.
- Ozinga WA, Schaminée JHJ, Bekker RM, Bonn S, Poschlod P, Tackenberg O, Bakker J, van Groenendael JM (2005) Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108:555-561.
- Pagano SN, Leitão-Filho HF (1987) Composição florística do estrato arbóreo de mata mesófila semidecídua, no município de Rio Claro (Estado de São Paulo). *Revista Brasileira de Botânica* 10:37-47.
- Pearson RG (2007) *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners*. Synthesis. American Museum of Natural History. <http://ncep.amnh.org>
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT (2007) Predicting species' distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102-117.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological Modeling* 190:231-259.
- Prance GT (1978) The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciência* 3:207-222.

- Ratter JA (1992) Transitions between cerrado and forest vegetation in Brasil. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds). Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. Chapman & Hall, London, pp 51-76.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian Cerrado Vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- Ratter JA, Richards PN, Argente GE, Gifford DRG (1973) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 226:449-492.
- Rizzini CT (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia e Estatística* 25:3-64.
- Rodrigues RR, Morellato LPC, Joly CA, Leitão-Filho HF (1989) Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 12:71-84.
- Rosenberg DK, Noon BR, Meslow EC (1997) Biological corridors: form, function, and efficacy. *Bioscience* 47:677-687.
- Rushton SP, Ormerod SJ, Kerby G (2004) New paradigms for modeling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41:193-200.
- Salgado-Labouriau ML (1997) Late Quaternary palaeoclimate in the savannas of South America. *Journal of Quaternary Science* 12:371-379.
- Sanaiotti TM, Bridgewater S, Ratter JA (1997) A floristic study of the savanna vegetation of the State of Amapá, Brazil, and suggestions for its conservation. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, série Botânica* 13:3-29.

- Servant M, Soubie's F, Suguio K, Turcq B, Founier M (1989) Alluvial fans in Southern Brazil as evidence for Early Holocene dry climate periods, Vol. 1. International Symposium on Global Changes in South America During the Quaternary, Special Publication, pp 75-77.
- Silva JMC (1996) Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of the cerrado region, South America. *Ornitologia Neotropical* 7:1-18.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* 106:20359-20364.
- Simberloff DS (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecological Systematics* 19:473-511.
- Siqueira MF, Peterson AT (2003) Consequences of global climate change for geographic distributions of Cerrado tree species. *Biota Neotropica* 3(2)
<http://www.biotaneotropica.org.br/v3n2/pt/abstract?article+BN00803022003>
- Silva JMC (1996) Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of the cerrado region, South America. *Ornitologia Neotropical* 7:1-18.
- Thomas MF, Thorp MB (1992) Landscape dynamics and surface deposits arising from late Quaternary fluctuations in the forest-savanna boundary. In Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds). *Nature and dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman & Hall, London, pp 215-253.
- Tonhasca Jr A (2005) *Ecologia e História Natural da Mata Atlântica*. Editora Interciência, Rio de Janeiro.
- Vieira ICG, Silva JMC, Toledo PM (2005) Estratégias para evitar a perda da biodiversidade na Amazônia. *Estudos Avançados* 19:153-164.

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

Woodward FI, Williams BG (1987) Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69:189-197.

Tabela 1. Contribuição relativa das variáveis preditoras para a distribuição geográfica potencial das espécies do Cerrado, em percentagem; a AUC com base nos pontos de teste, obtida em cada mapa médio de adequabilidade ambiental para cada espécie; o número de modelos processados (N); a taxa de acerto; e a significância (p) pelo teste do Jackknife. Os mapas médios de adequabilidade para cada espécie são apresentados no Anexo 1. TMA: temperatura média anual; ISOT: isotermalidade; SAZP: sazonalidade de precipitação.

	TMA	ISOT	SAZP	ARIDEZ	AUC	N	Acerto	p
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltdl.	20.1	1.9	69.9	8.1	0.827	10	90.0%	0.0002
<i>Rourea induta</i> Planch.	13.1	0.9	81.2	4.8	0.795	10	90.0%	0.0009
<i>Strychnos pseudoquina</i> A.St.-Hil.	9.9	0.1	88.5	1.5	0.793	10	90.0%	0.0007
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	4.9	0.6	66.6	27.9	0.920	11	90.9%	0.0001
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	13.2	2.8	60.4	23.5	0.950	12	91.7%	<0.0001
<i>Eriotheca pubescens</i> (Mart. & Zucc.) Schott & Endl.	21.5	10	51.3	17.3	0.979	12	83.3%	<0.0001
<i>Salacia crassifolia</i> (Mart. ex Schult.) G.Don	4.1	3.4	61.6	31.0	0.913	12	91.7%	<0.0001
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.	8.9	2.4	49.8	38.9	0.905	12	91.7%	<0.0001
<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	17.2	4.1	62.4	16.3	0.932	13	92.3%	<0.0001
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	3.9	4.3	67.2	24.7	0.917	13	76.9%	<0.0001
<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil.	18.2	6.8	56.3	18.7	0.908	13	92.3%	<0.0001
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	5.9	1.7	61.2	31.2	0.89	13	92.4%	<0.0001
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	14.0	2.5	57.7	25.7	0.952	14	92.9%	<0.0001
<i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart. & Zucc.) A.Robyns	12.6	2.7	66.4	18.3	0.923	14	92.9%	<0.0001
<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	6.4	1.3	70.0	22.2	0.915	14	92.9%	<0.0001
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A. Juss.	5.2	2.2	58.5	34.0	0.912	14	92.9%	<0.0001
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	8.7	4.4	61.4	25.5	0.942	14	92.9%	<0.0001
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	4.4	9.4	66.8	19.5	0.940	14	92.9%	<0.0001
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	6.1	4.6	65.8	23.5	0.938	15	93.3%	<0.0001

	TMA	ISOT	SAZP	ARIDEZ	AUC	N	Acerto	<i>p</i>
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	23.5	12.1	43.8	20.6	0.970	16	93.8%	<0.0001
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	13.1	16.8	44.1	26.0	0.932	16	93.8%	<0.0001
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	9.3	13.8	55.1	21.8	0.952	17	88.2%	<0.0001
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.Moore	9.4	13.7	55.2	21.8	0.948	17	88.2%	<0.0001
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	17.9	15.2	44.2	22.6	0.959	18	94.4%	<0.0001
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	16.1	17.0	44.0	23.0	0.956	18	94.4%	<0.0001
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	12.4	18.9	46.6	22.0	0.963	21	95.2%	<0.0001
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	24.5	19.2	33.7	22.6	0.963	21	95.2%	<0.0001
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	18.7	26.3	34.4	20.7	0.945	21	95.2%	<0.0001
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	7.2	20.1	48.8	23.8	0.949	22	95.5%	<0.0001
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	14.0	24.4	39.2	22.3	0.950	23	95.8%	<0.0001
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	9.5	12.2	52.4	26.0	0.942	25	96.0%	<0.0001
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	11.7	17.0	43.0	28.4	0.890	30	93.3%	<0.0001

Tabela 2. Contribuição relativa das variáveis preditoras para a distribuição geográfica potencial das espécies da Amazônia, em porcentagem; a AUC com base nos pontos de teste, obtida em cada mapa médio de adequabilidade ambiental para cada espécie; o número de modelos processados (N); a taxa de acerto; e a significância (p) pelo teste do Jackknife. Os mapas médios de adequabilidade para cada espécie são apresentados no Anexo 2. TMA: temperatura média anual; ISOT: isotermalidade; SAZP: sazonalidade de precipitação. N: número de modelos processados.

	TMA	ISOT	SAZP	ARIDEZ	AUC	N	Acerto	p
<i>Sterculia excelsa</i> Mart.	48.4	28.1	11.2	12.3	0.873	10	80.00%	0.0050
<i>Virola michelii</i> Heckel	35.4	52.8	11.8	0.0	0.813	10	90.00%	0.0092
<i>Virola surinamensis</i> (Rol. ex Rottb.) Warb.	55.3	26.5	4.6	13.7	0.931	10	90.00%	0.0005
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	62.8	22.5	4.6	10.0	0.909	11	90.91%	0.0006
<i>Theobroma speciosum</i> Willd. ex Spreng.	44.0	52.3	3.5	0.2	0.822	11	81.82%	0.0198
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	41.7	54.8	2.8	0.8	0.823	15	93.33%	0.0003
<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.	81.5	0.5	8.0	9.9	0.805	15	86.67%	0.0014

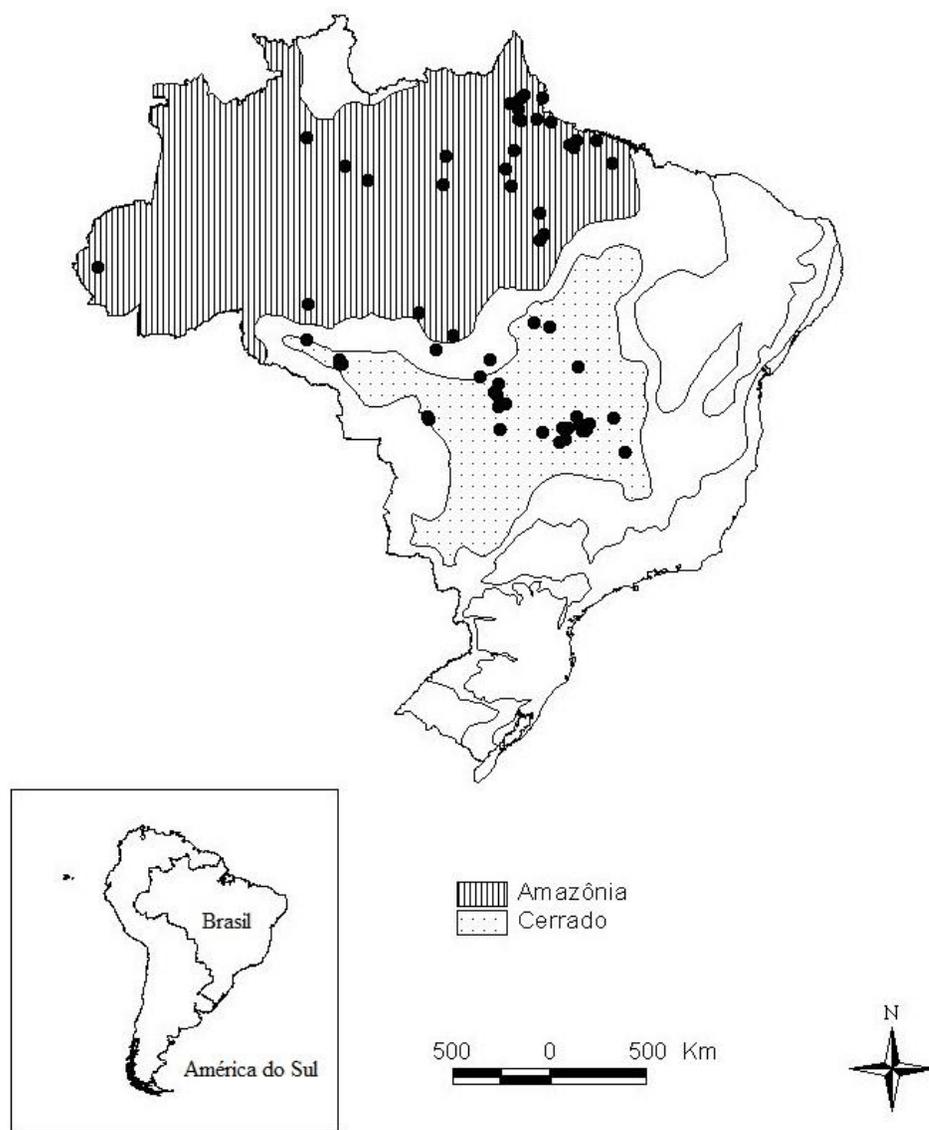


Figura 1. Localização dos 90 levantamentos compilados por Eisenlohr e Martins (dados não publicados), que geraram os dados usados na modelagem do presente trabalho. A delimitação dos Domínios Morfoclimáticos e Fitogeográficos segue Ab’Sáber (2003). Informações sobre cada localidade constam do Apêndice 1, no final da Tese.

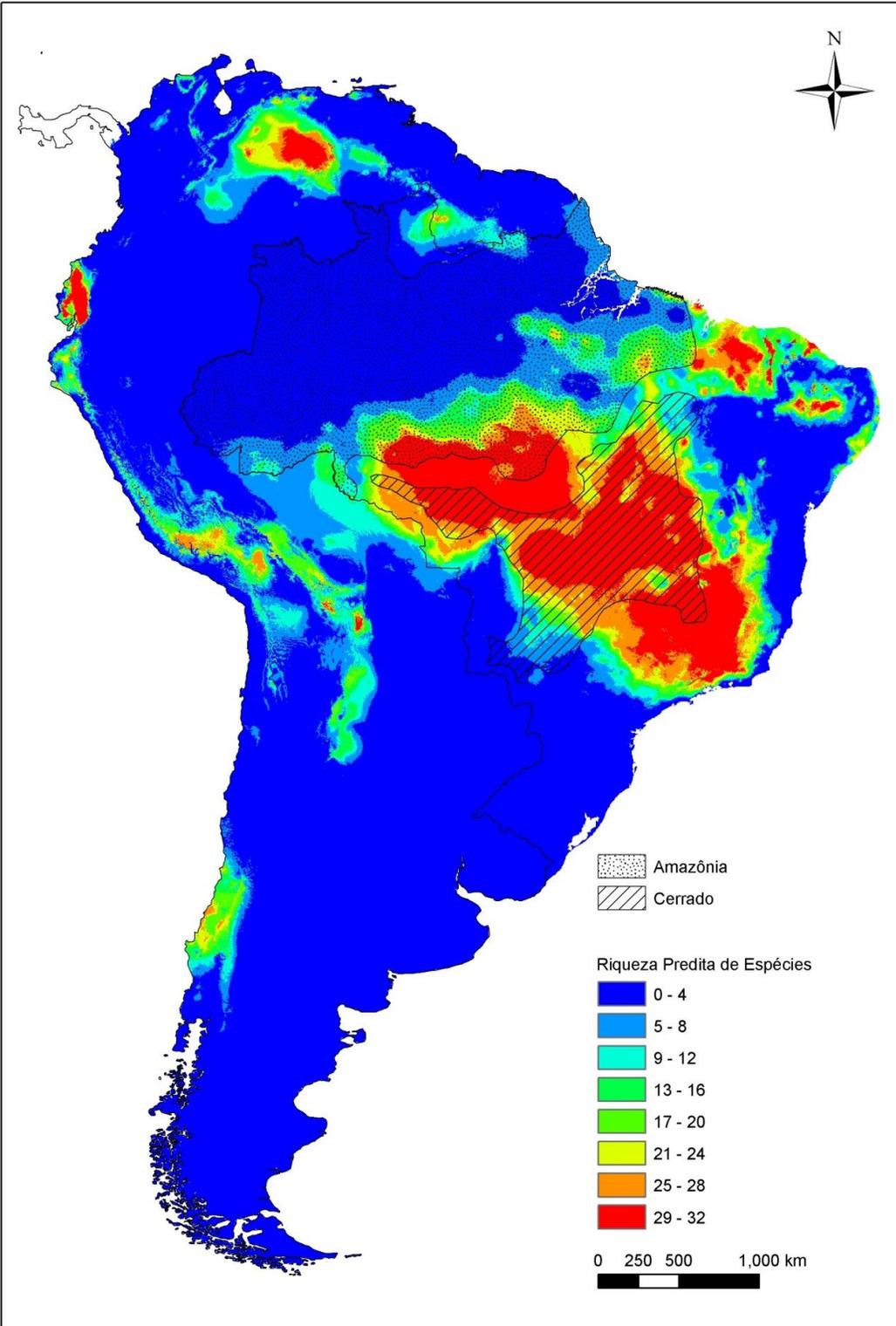


Figura 2. Mapa de riqueza predita a partir das 32 espécies do Domínio do Cerrado modeladas neste estudo.

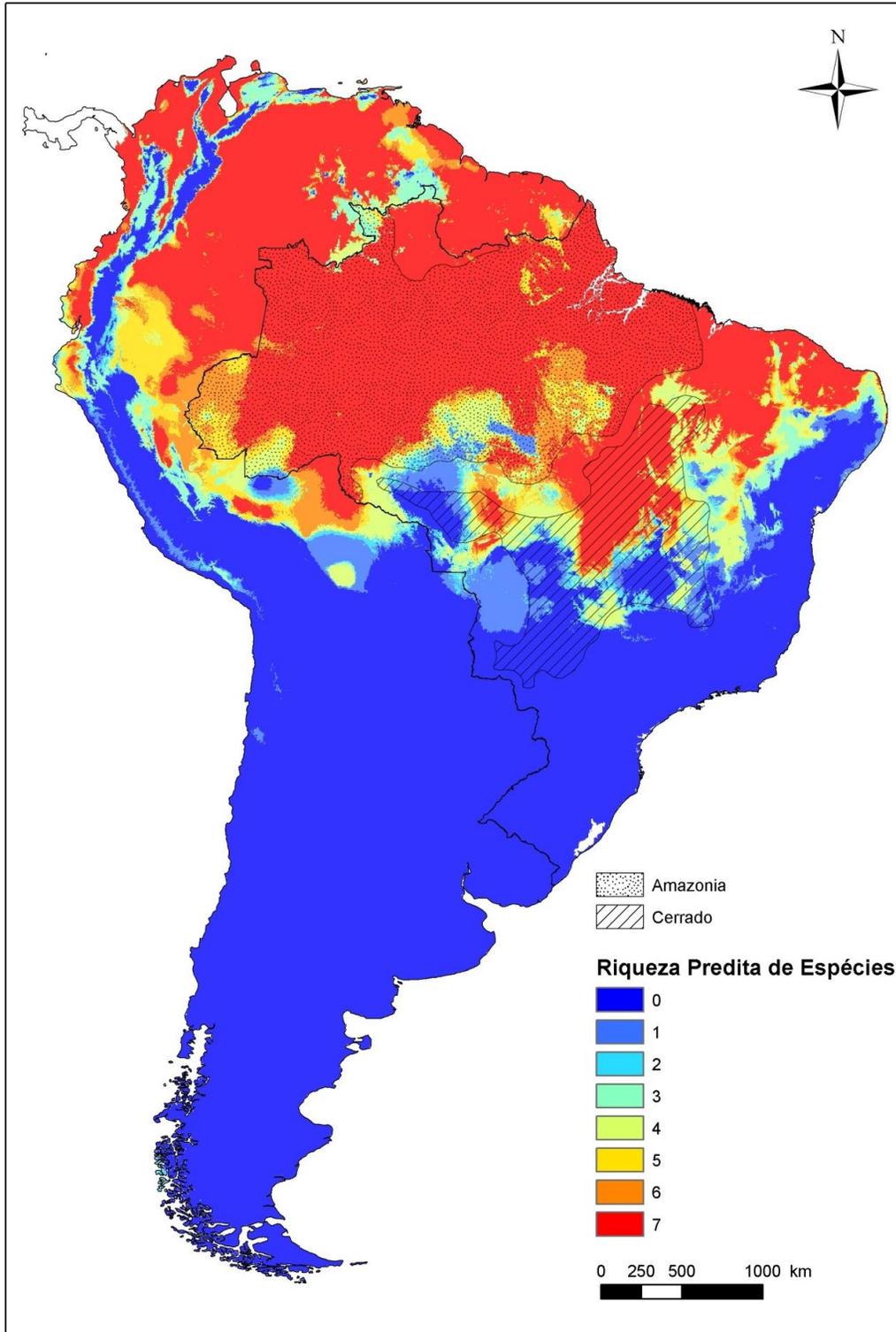
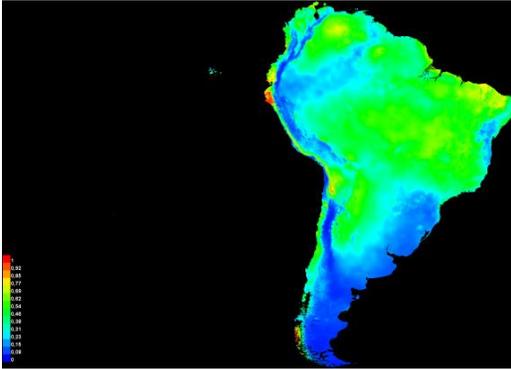


Figura 3. Mapa de riqueza predita a partir das sete espécies do Domínio da Amazônia modeladas neste estudo.

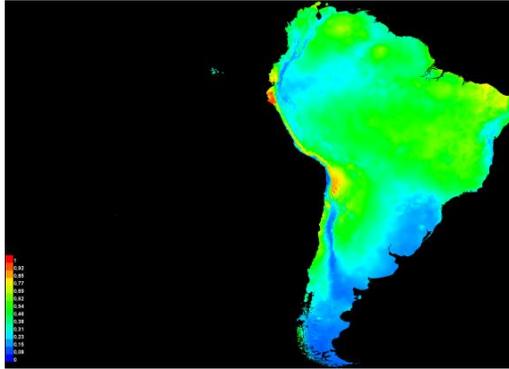
ANEXO 1.

Mapas médios de adequabilidade climática para cada espécie modelada do Domínio do Cerrado.

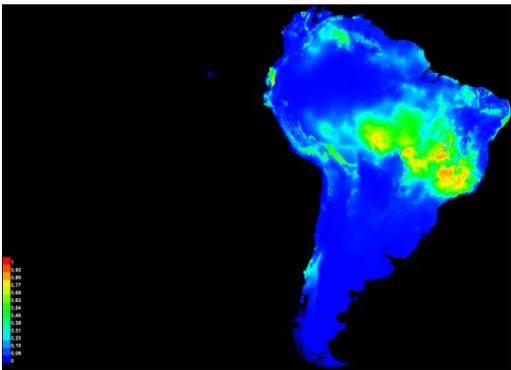
Guettarda viburnoides



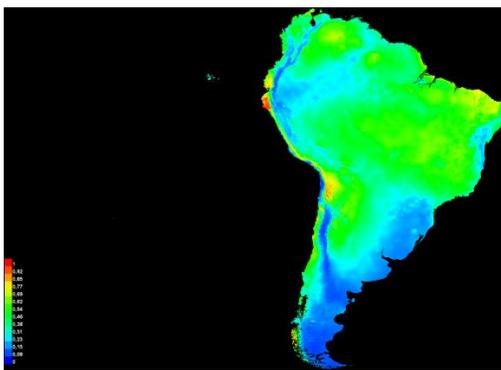
Strychnos pseudoquina



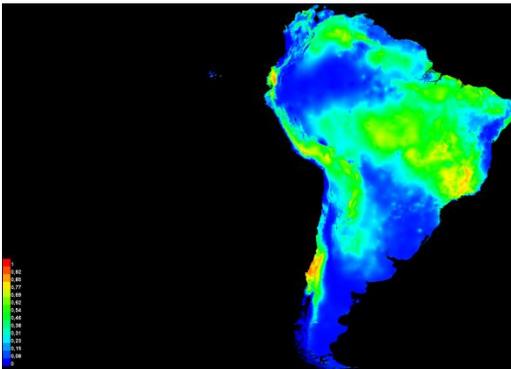
Palicourea rigida



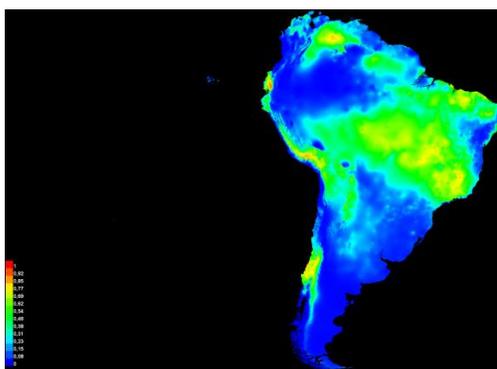
Rourea induta



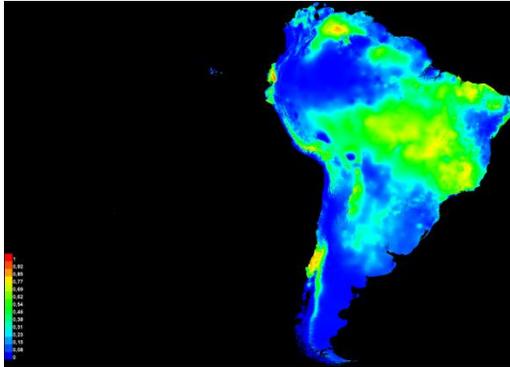
Syrax ferrugineus



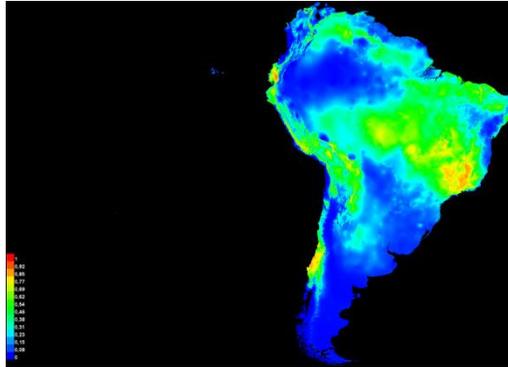
Salacia crassifolia



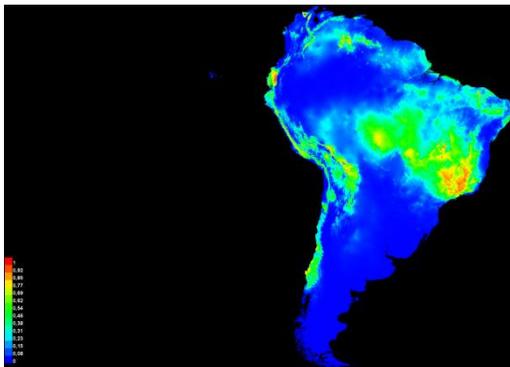
Aspidosperma macrocarpon



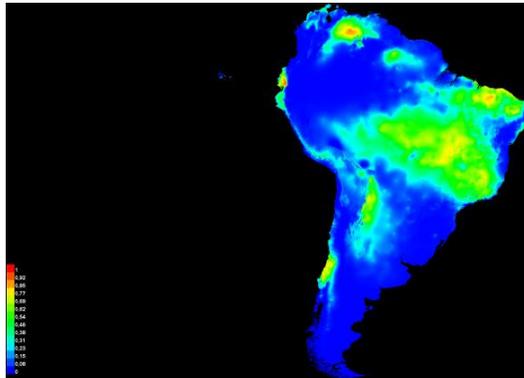
Byrsonima verbascifolia



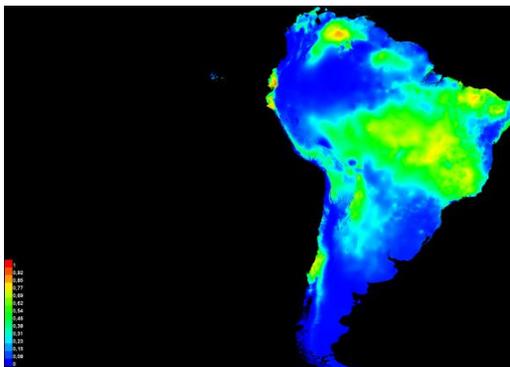
Eriotheca pubescens



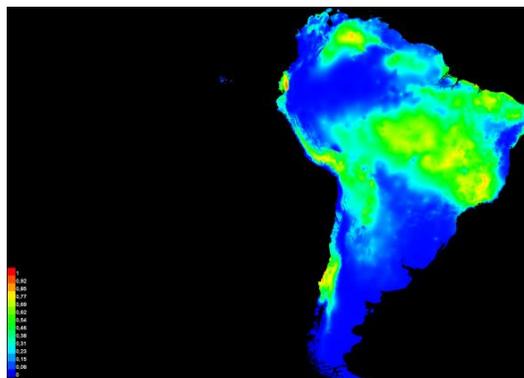
Magonia pubescens



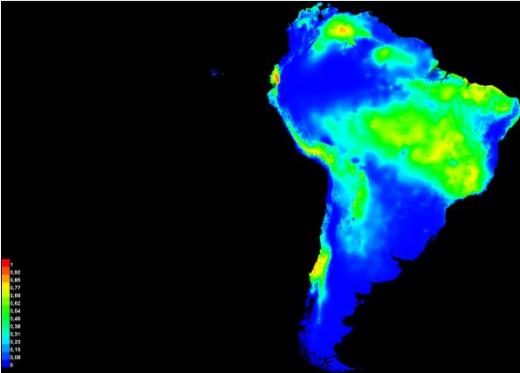
Simarouba versicolor



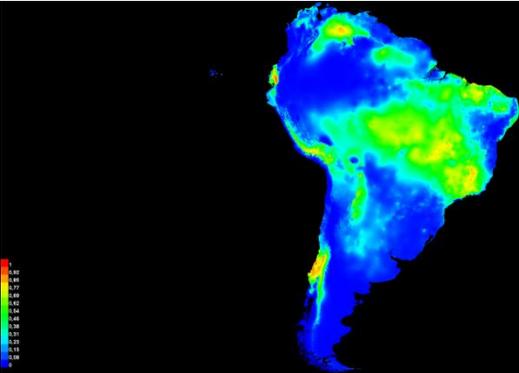
Stryphnodendron adstringens



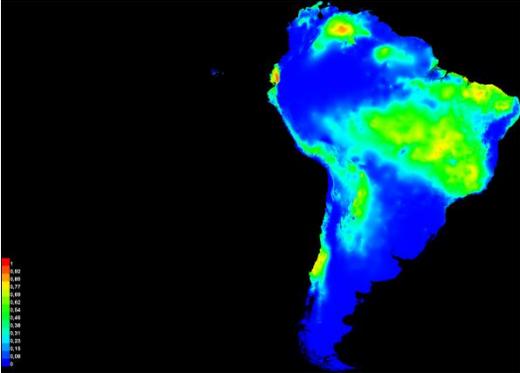
Eugenia dysenterica



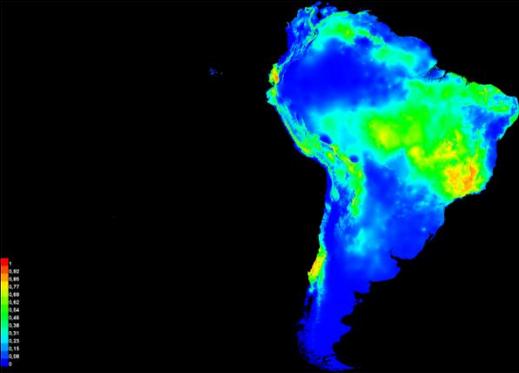
Heteropterys byrsonimifolia



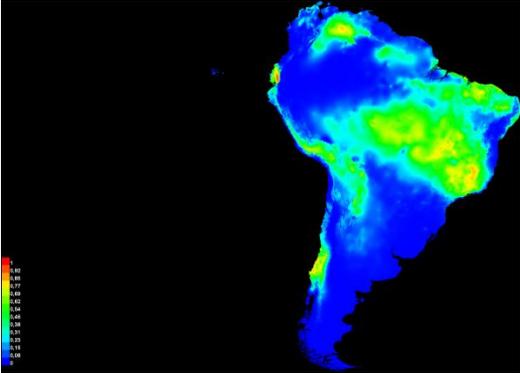
Pseudobombax longiflorum



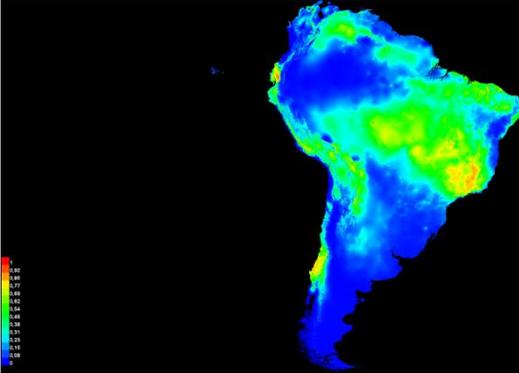
Piptocarpha rotundifolia



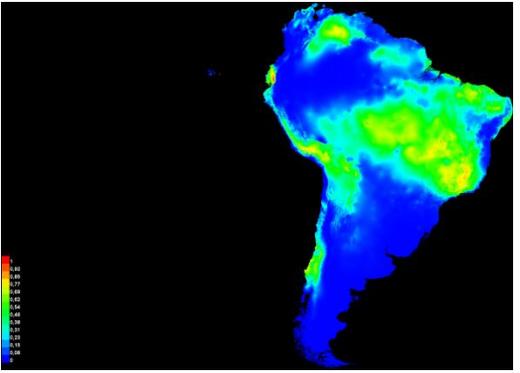
Davilla eliptica



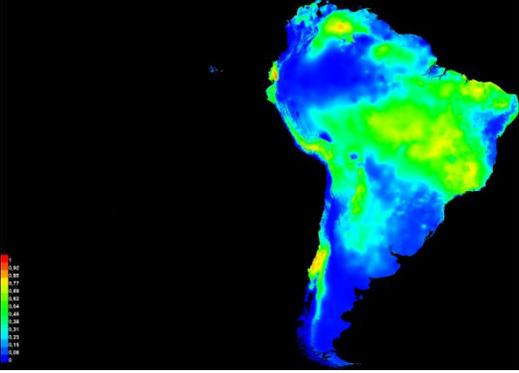
Erythroxylum tortuosum



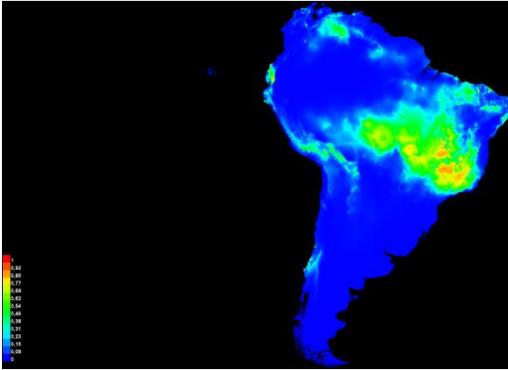
Leptolobium dasycarpum



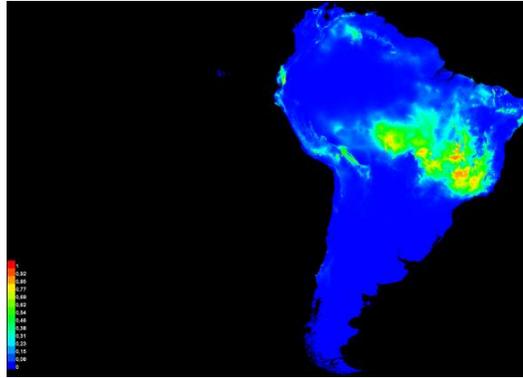
Pterodon pubescens



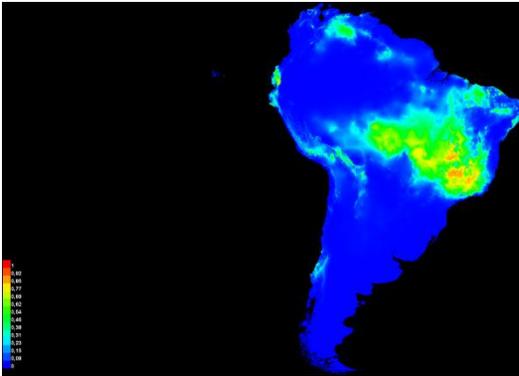
Tabebuia aurea



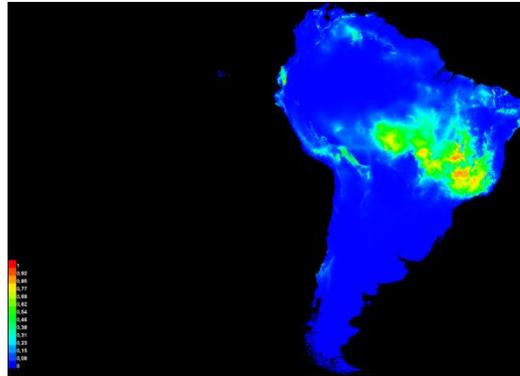
Aspidosperma tomentosum



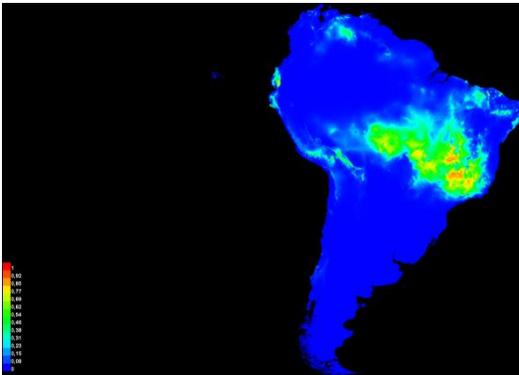
Dimorphandra mollis



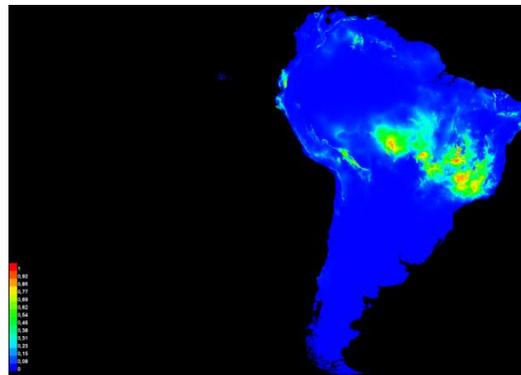
Guapira noxia



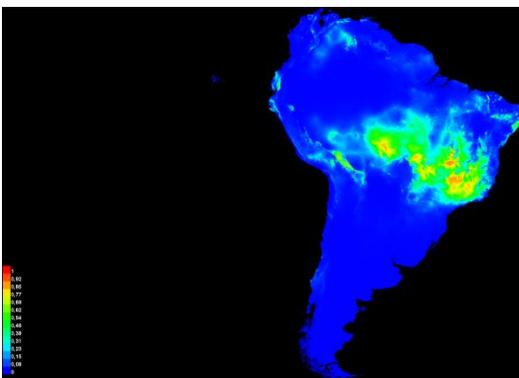
Hymenaea stigonocarpa



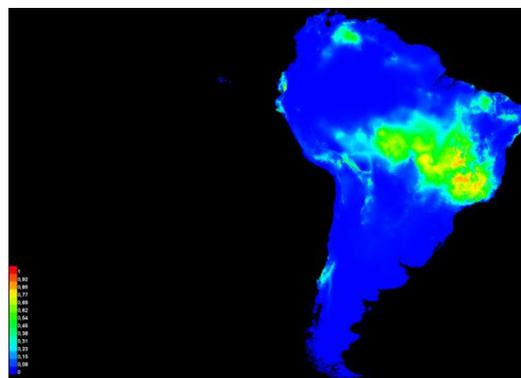
Kielmeyera coriacea



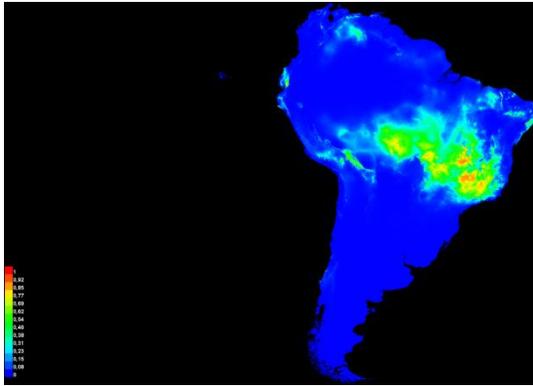
Caryocar brasiliense



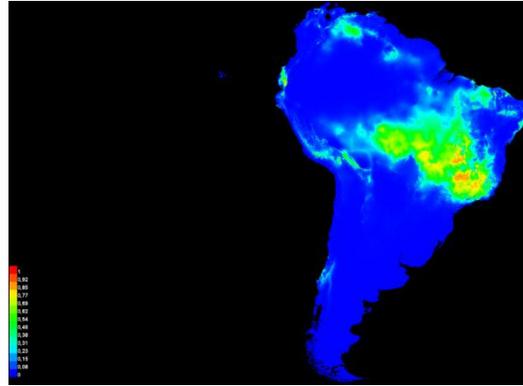
Qualea parviflora



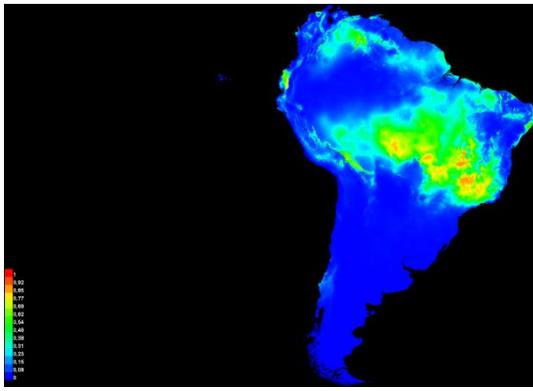
Connarus suberosus



Qualea grandiflora



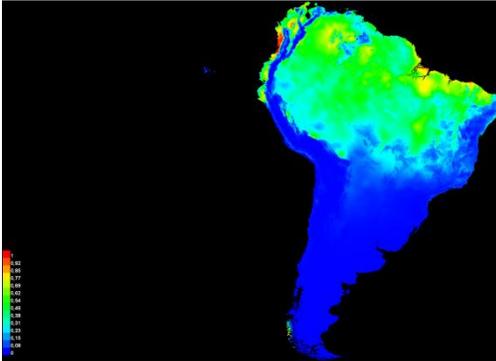
Byrsonima coccolobifolia



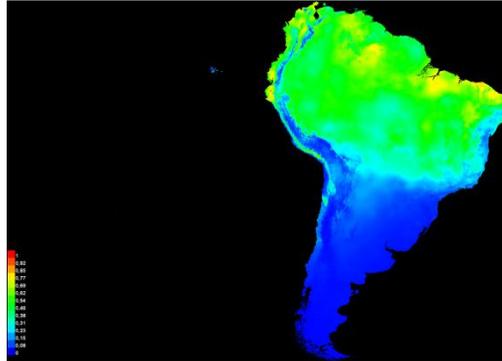
ANEXO 2.

Mapas médios de adequabilidade climática para cada espécie modelada do Domínio da Amazônia.

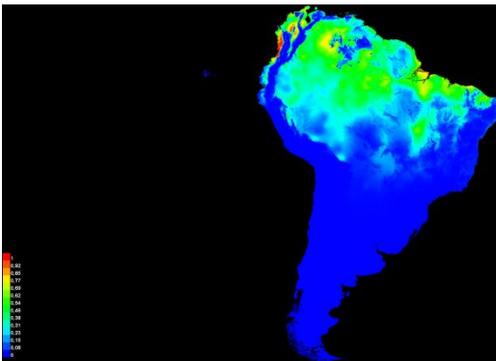
Sterculia excelsa



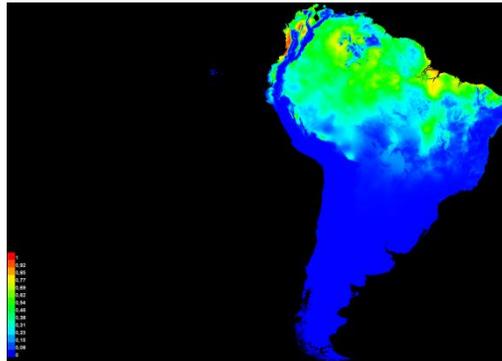
Virola michelii



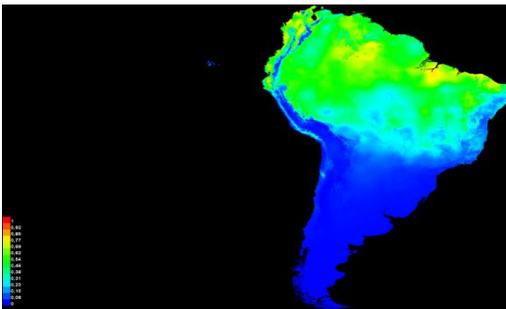
Virola surinamensis



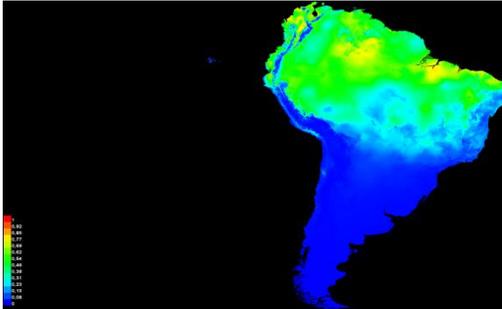
Carapa guianensis



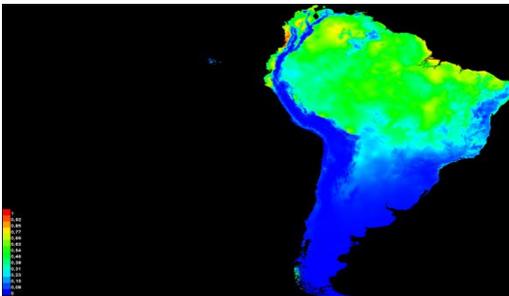
Theobroma speciosum



Eschweilera coriacea



Hevea brasiliensis



CONCLUSÕES GERAIS

As principais conclusões desta Tese foram:

1) A flora arbórea dos Domínios do Cerrado e da Amazônia e da Transição apresenta forte padrão espacial, que segue um gradiente linear em grande escala separando parte considerável das espécies dos dois Domínios.

2) A principal variável bioclimática correlacionada ao gradiente Cerrado-Transição-Amazônia foi a precipitação anual.

3) A diversidade alfa correlacionou-se significativamente com amplitude térmica média mensal, sazonalidade de precipitação e precipitação anual e se mostrou influenciada pelo espaço.

4) A variação de diversidade não foi significativa entre os Domínios e a Transição, indicando que transições em larga escala não necessariamente representam áreas de maior diversidade que os Domínios adjacentes.

5) O diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra também foi um importante preditor dos padrões de similaridade e diversidade alfa ao longo da área de estudo. O mesmo não ocorreu com o número de indivíduos amostrados.

6) Conforme alguns autores já haviam indicado, é possível encontrar elevada performance de modelos de distribuição potencial mesmo para espécies com número relativamente baixo de registros (<25).

7) As variáveis bioclimáticas mais determinantes para a distribuição potencial das espécies modeladas foram sazonalidade de precipitação, para espécies do Cerrado, e temperatura média anual e isotermalidade, para espécies da Amazônia.

8) A adequabilidade climática de espécies amazônicas em parte do Domínio do Cerrado suporta a hipótese de expansão da Floresta Amazônica, que ocorre desde o Pleistoceno e acompanha as flutuações climáticas de períodos secos e frios a períodos quentes e úmidos.

APÊNDICE 1.

Levantamentos utilizados nas análises desta Tese. Em cada código, as duas primeiras letras indicam a região (AM: Domínio Amazônico; TR: Transição; CE: Domínio do Cerrado) e as quatro letras seguintes indicam a fitofisionomia (MONO: floresta monodominante; OMBD: floresta ombrófila densa; SAVA: savana – savana amazônica, campo sujo de cerrado, campo cerrado ou cerrado *sensu stricto*; VARZ: mata de várzea; CERR: cerradão; ECOT: ecótono entre duas fitofisionomias; OMBA: floresta ombrófila aberta; SEASd: floresta estacional decídua; SEASE: floresta estacional perenifólia; SEASS: floresta estacional semidecídua; GALL: mata de galeria; IPUC: ipuca). As referências completas podem ser consultadas no APÊNDICE 2.

Código	Localidade e/ou Município	Coordenadas geográficas aproximadas	Diâmetro do menor indivíduo incluído na amostra*	Número de indivíduos**	Referência
AMMONO1	Parauapebas-PA	6.00 S; 50.00 W	5 cm	40	Morellato e Rosa (1991)
AMOMBD1	Caracaraí-RR	1.03 S; 62.08 W	10 cm	433	Alarcón e Peixoto (2007)
AMOMBD2	Peixe-Boi-PA	1.18 S; 47.32 W	10 cm	1171	Salomão et al. (2002)
AMOMBD3	Belém-PA	1.45 S; 48.47 W	10 cm	767	Pires e Salomão (2000)
AMOMBD4	Melgaço-PA	1.72 S; 51.53 W	10 cm	1971	Almeida et al. (1993)
AMOMBD5	Manaus-AM	2.50 S; 60.13 W	20 cm	240	Silva et al. (2008)
AMOMBD6	Bacia do Rio Gurupi-PA	2.33 S; 46.50 W	10 cm	369	Balée (1987)
AMOMBD7	FLONA Tapajós-PA	3.47 S; 55.13 W	10 cm	3329	Espírito-Santo et al. (2005)
AMOMBD8	Altamira/Rio Xingu-PA	3.48 S; 51.67 W	10 cm	1237	Campbell et al. (1986)
AMOMBD10	Serra dos Carajás-PA	6.23 S; 50.23 W	9.55 cm	440	Silva e Rosa (1989)
AMOMBD11	Marabá/Carajás-PA	6.23 S; 50.23 W	10 cm	407	Salomão et al. (1988)
AMOMBD12	Parauapebas-PA	6.00 S; 50.00 W	5 cm	189	Morellato e Rosa (1991)
AMOMBD13	Rio Gelado-PA	4.85 S; 50.17 W	9.55 cm	386	Silva et al. (1987)
AMSAVA1	Alter-do-Chão-PA	2.02 S; 55.00 W	5 cm	1114	Miranda (1993)
AMSAVA2	45 km N Macapá-AP	0.42 N; 51.28 W	5 cm	81	Sanaiotti et al. (1997)
AMSAVA3	4 km N Ferreira Gomes-AP	0.90 N; 51.18 W	5 cm	80	Sanaiotti et al. (1997)
AMSAVA4	50 km S Tartarugalzinho-AP	1.15 N; 51.03 W	5 cm	30	Sanaiotti et al. (1997)
AMSAVA5	78 km Macapá-AP	0.67 N; 51.75 W	5 cm	16	Sanaiotti et al. (1997)
AMVARZ1	Afuá-PA	0.08 S; 50.33 W	10 cm	265	Almeida et al. (2004)
AMVARZ2	Mazagão-AP	0.12 S; 51.28 W	10 cm	1473	Carim et al. (2008)
AMVARZ3	Bailique-AP	0.97 N; 50.07 W	5 cm	199	Queiroz et al. (2005)
AMVARZ4	Furo do Mazagão-AP	0.13 S; 51.27 W	5 cm	509	Queiroz et al. (2005)
AMVARZ5	Rio Maniva-AP	0.15 S; 51.17 W	5 cm	464	Queiroz et al. (2005)
AMVARZ6	Chaves-PA	0.25 S; 49.65 W	10 cm	145	Almeida et al. (2004)
AMVARZ7	Santa Bárbara do Pará-PA	1.16 S; 48.29 W	10 cm	2351	Santos e Jardim (2006)
AMVARZ8	Barcarena-PA	1.43 S; 48.65 W	10 cm	550	Almeida et al. (2004)
AMVARZ9	Senador José Porfírio-PA	2.63 S; 51.93 W	10 cm	638	Almeida et al. (2004)
AMVARZ10	Ilha de Marchantaria/Baixo	3.25 S; 58.97 W	5 cm	888	Klinge et al. (1995)

AMVARZ11	Rio Solimões-AM Altamira/Rio Xingu-PA	3.48 S; 51.67 W	10 cm	186	Campbell et al. (1986)
AMVARZ12	Rio Juruá-AC - área 1	7.63 S; 72.67 W	10 cm	239	Campbell et al. (1992)
AMVARZ13	Rio Juruá-AC - área 2	7.63 S; 72.67 W	10 cm	143	Campbell et al. (1992)
AMVARZ14	Rio Juruá-AC - área 3	7.63 S; 72.67 W	10 cm	177	Campbell et al. (1992)
AMVARZ15	Ilha Combu-PA (alta várzea)	1.53 S; 48.47 W	5 cm	112	Cattanio et al. (2002)
AMVARZ16	Ilha Combu-PA (várzea intermediária)	1.53 S; 48.47 W	5 cm	759	Cattanio et al. (2002)
AMVARZ17	Ilha Combu-PA (baixa várzea)	1.53 S; 48.47 W	5 cm	163	Cattanio et al. (2002)
TRCERR1	Parque Nacional do Araguaia-TO	10.47 S; 50.48 W	3.82 cm	166	Ratter (1987)
TRCERR2	Parque Nacional do Araguaia-TO	10.47 S; 50.48 W	3.82 cm	172	Ratter (1987)
TRCERR3	Canarana-MT	13.58 S; 52.27 W	5 cm	2183	Kunz et al. (2009)
TRECOT1	Parque Nacional do Araguaia-TO	10.47 S; 50.48 W	3.82 cm	146	Ratter (1987)
TRECOT2	Marcelândia-MT	11.08 S; 54.62 W	14.32 cm	1633	Ferreira-Júnior et al. (2009)
TRECOT3	Vilhena-RO (área 1)	12.30 S; 60.42 W	3.18 cm	861	Miranda et al. (2006)
TRECOT4	Gaúcha do Norte-MT	13.20 S; 53.33 W	4.8 cm	829	Ivanauskas et al. (2004)
TRECOT5	Gaúcha do Norte-MT	13.17 S; 53.45 W	4.8 cm	980	Ivanauskas et al. (2004)
TRECOT6	Gaúcha do Norte-MT	13.10 S; 53.38 W	4.8 cm	1085	Ivanauskas et al. (2004)
TROMBA1	Alta Floresta-MT	9.95 S; 56.33 W	10 cm	566	Malheiros et al. (2009)
TROMBA2	Presidente Médice-RO	11.32 S; 62.05 W	9.55 cm	486	Maciel e Lisboa (1989)
TROMBD1	Jaru-RO	9.50 S; 62.00 W	10 cm	512	Absy et al. (1986/87)
TROMBD2	Ariquemes-RO	9.50 S; 62.00 W	10 cm	934	Absy et al. (1986/87)
TRSAVA	Canarana-MT	13.58 S; 52.27 W	5 cm	1240	Nogueira et al. (2001)
TRSAVA1	Vilhena-RO (área 2)	12.52 S; 60.22 W	3.18 cm	91	Miranda et al. (2006)
TRSAVA2	Vilhena-RO (área 3)	12.48 S; 60.42 W	3.18 cm	899	Miranda et al. (2006)
TRSAVA3	Vilhena-RO (área 4)	12.53 S; 60.40 W	3.18 cm	990	Miranda et al. (2006)
TRSEASd1	Parque Nacional do Araguaia-TO	10.47 S; 50.48 W	3.82 cm	146	Ratter (1987)
TRSEASd2	Parque Nacional do Araguaia-TO	10.47 S; 50.48 W	3.82 cm	46	Ratter (1987)
TRSEASe1	Querência-MT	12.32 S; 52.72 W	10 cm	707	Kunz et al. (2008)
TRSEASs1	Sinop-MT	11.85 S; 55.52 W	4.8 cm	1052	Araújo et al. (2009)
CECERR	Nova Xavantina-MT	14.68 S; 52.33 W	5 cm	891	Marimon Jr. e Haridasan (2005)
CECERR2	Padre Bernardo-GO	15.20 S; 48.35 W	3.18 cm	818	Haridasan e Araújo (1988)
CECERR3	Torixoréu-MT	15.88 S; 52.25 W	6.37 cm	72	Furley et al. (1988)
CECERR4	Jardim Botânico de Brasília-DF	15.90 S; 47.83 W	3.18 cm	1300	Haridasan e Araújo (1988)
CECERR5	Planaltina-DF	15.60 S; 47.70 W	3 cm	458	Ribeiro et al. (1985)
CEGALL1	Córrego da Paciência, Cuiabá-MT	15.35 S; 55.82 W	2.86 cm	789	Oliveira-Filho (1989)
CEGALL2	Brasília-DF	15.58 S; 48.17 W	3 cm	2550	Guarino e Walter (2005)
CEGALL3	Brasília-DF	15.92 S; 48.03 W	3 cm	2553	Guarino e Walter (2005)
CEGALL4	Reserva Ecológica do IBGE-DF	15.93 S; 47.93 W	5 cm	947	Silva-Júnior (2004)
CEIPUC	Lagoa da Confusão-TO	10.63 S; 49.72 W	4.8 cm	465	Brito et al. (2008)
CESAVA	Nova Xavantina-MT	14.68 S; 52.33 W	3 cm	2737	Marimon et al. (1998)

CESAVA1	Norte GO/Sul TO	12.69 S; 48.22 W	5 cm	1273	Felfili e Fagg (2007)
CESAVA2	Nova Xavantina-MT	14.68 S; 52.33 W	5 cm	918	Marimon Jr. e Haridasan (2005)
CESAVA3	Planaltina-DF	15.60 S; 47.70 W	3 cm	379	Ribeiro et al. (1985)
CESAVA4	Buritis-MG	15.30 S; 46.43 W	10 cm	1155	Nettesheim et al. (2010)
CESAVA5	Canarana-MT	13.97 S; 52.50 W	5 cm	1240	Nogueira et al. (2001)
CESAVA6	Região Salgadeira, sudeste MT	15.35 S; 55.82 W	2.86 cm	1366	Oliveira-Filho e Martins (1991)
CESAVA7	Região Salgadeira, sudeste MT	15.35 S; 55.82 W	2.86 cm	187	Oliveira-Filho e Martins (1991)
CESAVA8	Água Boa-MT	14.17 S; 52.38 W	5 cm	918	Felfili et al. (2002)
CESAVA9	Brasília-DF	15.77 S; 47.85 W	5 cm	818	Assunção e Felfili (2004)
CESAVA10	Cocalzinho de Goiás-GO	15.80 S; 48.75 W	5 cm	656	Pinto et al. (2009)
CESAVA11	Parque Estadual dos Pirineus-GO	15.87 S; 48.88 W	5 cm	902	Moura et al. (2010)
CESAVA12	Brasília-DF (Jardim Botânico, interflúvio)	15.87 S; 47.85 W	5 cm	1174	Fonseca e Silva Júnior (2004)
CESAVA13	Brasília-DF (Jardim Botânico, vale)	15.87 S; 47.85 W	5 cm	936	Fonseca e Silva Júnior (2004)
CESAVA14	Brasília-DF	15.90 S; 48.02 W	5 cm	607	Amaral et al. (2006)
CESAVA15	Brasília-DF	15.95 S; 47.90 W	5 cm	914	Andrade et al. (2002)
CESAVA16	Mossâmedes-GO	16.03 S; 50.07 W	5 cm	1112	Miranda et al. (2007)
CESAVA17	Anápolis-GO	16.35 S; 48.88 W	5 cm	467	Marques-Alves e Carvalho (2007)
CESAVA18	Brasilândia-MG	17.03 S; 45.83 W	3 cm	7856	Oliveira et al. (2006)
CESAVA19	Planaltina-DF	15.60 S; 47.70 W	3 cm	66	Ribeiro et al. (1985)
CESEASd1	Torixoreu-MT	15.88 S; 52.25 W	6.37 cm	74	Furley et al. (1988)
CESEASs1	Chapada dos Guimarães-MT	15.25 S; 55.88 W	4.8 cm	1238	Pinto e Oliveira-Filho (1999)
CESEASs2	Pirenópolis-GO	15.77 S; 49.07 W	5 cm	713	Imaña-Encinas et al. (2007)
CESEASs3	Goiânia-GO	16.55 S; 49.17 W	5 cm	1427	Haidar et al. (2005)

* “critério de inclusão”.

* *Número de indivíduos amostrados excluindo-se lianas, palmeiras e táxons não identificados até o nível de espécie.

APÊNDICE 2.

Referências completas dos trabalhos compilados para as análises desta Tese, elencados no APÊNDICE 1.

- ABSY, M.L., PRANCE, G.T. & BARBOSA, E.M. 1986/1987. Inventário florístico de floresta natural na área da estrada Cuiabá-Porto Velho. *Acta Amazonica* 16/17: 85-121.
- ALARCON, J.G.S. & PEIXOTO, A.L. 2007. Florística e fitossociologia de um trecho de um hectare de floresta de terra firme, em Caracaraí, Roraima, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais (online)* 2(2): 33-60.
- ALMEIDA, S.S., LISBOA, P.L.B. & SILVA, A.S.L. 1993. Diversidade florística de uma comunidade arbórea na estação científica “Ferreira Pena”, em Caxiuanã (Pará). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 9(1): 93-128.
- ALMEIDA, S.S., AMARAL, D.D. & SILVA, A.S.L. 2004. Análise florística e estrutura de florestas de Várzea no estuário amazônico. *Acta Amazonica* 34(4): 513-524.
- AMARAL, A.G., PEREIRA, F.F.O. & MUNHOZ, C.B.R. 2006. Fitossociologia de uma área de cerrado rupestre na Fazenda Sucupira, Brasília-DF. *Cerne* 12(4): 350-359.
- ANDRADE, L.A.Z., FELFILI, J.M. & VIOLATTI, L. 2002. Fitossociologia de uma área de cerrado denso na RECOR-IBGE, Brasília-DF. *Acta Botanica Brasilica* 16(2): 225-240.
- ARAUJO, R.A., COSTA, R.B., FELFILI, J.M., GONÇALVES, I.K., MELO E SOUSA, R.A.T. & DORVAL, A. 2009. Florística e estrutura de fragmento florestal em área de transição na Amazônia Matogrossense no município de Sinop. *Acta Amazonica* 39(4): 865-887.
- ASSUNÇÃO, S.L. & FELFILI, J.M. 2004. Fitossociologia de um fragmento de Cerrado *sensu stricto* na APA do Paranoá, DF, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14(4): 903-909.

- BALÉE, W. 1987. A Etnobotânica Quantitativa dos Índios Tembé (Rio Ourupi, Pará). Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Botânica 2(1): 29-50.
- BRITO, E.R., MARTINS, S.V., OLIVEIRA-FILHO, A.T., SILVA, E. & SILVA A.F. 2008. Estrutura fitossociológica de um fragmento natural de floresta inundável em área de Campo Sujo, Lagoa da Confusão, Tocantins. Acta Amazonica 38(3): 379-386.
- CAMPBELL, D.G., DALY, D.G., PRANCE, G.T. & MACIEL, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firma varzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. Brittonia 38(4): 369-393.
- CAMPBELL, D.G., STONE, J.L. & ROSAS, A. 1992. A comparison of the phytosociology and dynamics of 3 floodplain (várzea) forests of known ages, Rio-Juruá, western Brazilian Amazon. Botanical Journal of the Linnean Society 108: 213-237.
- CARIM, M.J.V., JARDIM, M.A.G. & MEDEIROS, T.D.S. 2008. Composição florística e estrutura de floresta de várzea no município de Mazagão, Estado do Amapá, Brasil. Scientia Forestalis 36(79): 191-201.
- CATTANIO, J.H., ANDERSON, A.B. & CARVALHO, M.S. 2002. Floristic composition and topographic variation in a tidal floodplain forest in the Amazon Estuary. Revista Brasileira de Botânica 25(4): 419-430.
- ESPÍRITO-SANTO, F.D.B., SHIMABUKURO, Y.E., ARAGÃO, L.E.O.C. & MACHADO, E.L.M. 2005. Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélites. Acta Amazonica 35(2): 155-173.
- FELFILI, J.M. & FAGG, C.W. 2007. Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” *sensu stricto* on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. Revista Brasileira de Botânica 30: 375-385.

- FELFILI, J.M., NOGUEIRA, P.E., SILVA-JUNIOR, M.C., MARIMON, B.S. & DELLITI, W.B. 2002. Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa, MT. *Acta Botanica Brasilica* 16: 103-112.
- FERREIRA JÚNIOR, E.V., SOARES, T.S., COSTA, M.F.F. & SILVA, V.S.M. 2008. Composição, diversidade e similaridade florística de uma floresta tropical semidecídua submontana em Marcelândia-MT. *Acta Amazonica* 38(4): 673-680.
- FONSECA, M.S. & SILVA-JÚNIOR, M.C. 2004. Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília, DF. *Acta Botanica Brasilica* 18(1): 19-29.
- FURLEY, P.A., RATTER, J.A. & GIFFORD, D.R. 1988. Observations on the vegetation of eastern Mato Grosso, Brazil III. The woody vegetation and soils of the Morro da Fumaça, Torixoréu. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 203: 191-208.
- GUARINO, E.S.G. & WALTER, B.M.T. 2005. Fitossociologia de dois trechos inundáveis de Matas de Galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(3): 431-442.
- HAIDAR, R.F., FELFILI, J.M., FAGG, C.W. & PINTO, J.R.R. 2005. Fitossociologia da vegetação arbórea em fragmentos de floresta estacional, no Parque Ecológico Altamiro de Moura Pacheco, GO. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 15: 19-46.
- HARIDASAN, M. & ARAÚJO, G.M. 1988. Aluminium-accumulating species in two Forest communities in the Cerrado region of Central Brazil. *Forest Ecology and Management* 24: 15-26.
- IMAÑA-ENCINAS, J., MACEDO, L.A. & PAULA, J.E. 2007. Florística e fitossociologia de um trecho da floresta estacional semidecidual na área do Ecomuseu do Cerrado, em Pirenópolis - Goiás. *Cerne* 13(3): 308-320.

- IVANAUSKAS, N.M., MONTEIRO, R. & RODRIGUES, R.R. 2004. Estrutura de um trecho de floresta amazônica na bacia do alto rio Xingu. *Acta Amazonica* 34(2): 275-299.
- KLINGE, H., ADIS, J. & WORBES, M. 1995. The vegetation of a seasonal várzea forest in the lower Solimões river, Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* 25: 201-220.
- KUNZ, S.H., IVANAUSKAS, N.M., MARTINS, S.V., SILVA, E. & STEFANELLO, D. 2008. Aspectos florísticos e fitossociológicos de um trecho de Floresta Estacional Perenifólia na Fazenda Trairão Bacia do rio das Pacas, Querência – MT. *Acta Amazonica* 38: 245-254.
- KUNZ, S.H., IVANAUSKAS, N.M. & MARTINS, S.V. 2009. Estrutura fitossociológica de uma área de cerradão em Canarana, Estado do Mato Grosso, Brasil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences* 31(3): 255-261.
- MACIEL, U.N. & LISBOA, P.L.B. 1989. Estudo florístico de 1 hectare de mata de terra firme no km 15 da Rodovia Presidente Medici-Costa Marques (RO-429), Rondônia. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Botânica* 5(1): 25-37.
- MALHEIROS, A.F., NIGUCHI, N. & SANTOS, J. 2009. Análise estrutural da floresta tropical úmida do município de Alta Floresta, Mato Grosso, Brasil. *Acta Amazonica* 39(3): 539-548.
- MARIMON, B.S., VARELLA, R.F. & MARIMON-JÚNIOR, B.H. 1998. Fitossociologia de uma área de cerrado de encosta em Nova Xavantina, Mato Grosso. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 3: 82-101.
- MARIMON JÚNIOR, B.H. & HARIDASAN, M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 19: 913-926.
- MARQUES-ALVES, S. & CARVALHO, A.R. 2007. Análise estrutural de um fragmento de cerrado *sensu stricto*, Anápolis, GO. *Revista Brasileira de Biociências* 5 (supl. 2): 651-653.

- MIRANDA, I.S. 1993. Estrutura do estrato arbóreo do cerrado amazônico de Alter do Chão, Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 143-150.
- 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.
- MIRANDA, S.C., SILVA-JÚNIOR, M.C. & SALLES, L.A. 2007. A comunidade lenhosa de cerrado rupestre na Serra Dourada, Goiás. *Heringeriana* 1(1): 43-53.
- MORELLATO, L.P.C. & ROSA, N.A. 1991. Caracterização de alguns tipos de vegetação na região Amazônica, Serra dos Carajás, Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 14: 1-14.
- MOURA, I.O., KLEIN, V.L.G., FELFILI, M.J. & FERREIRA, H.D. 2010. Diversidade e estrutura comunitária de cerrado *sensu stricto* em afloramentos rochosos no Parque Estadual dos Pirineus, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica* 33: 455-467.
- NETTESHEIM, F.C., CARVALHO, D.C., FONSECA, C.C., NUNES, R.S., CAVALCANTI, D.M., GABRIEL, M.M. & MENEZES, L.F.T. 2010. Estrutura e florística do estrato arbóreo no cerrado *sensu stricto* de Buritis, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 61(4): 731-747.
- NOGUEIRA, P.E., FELFILI, J.M., SILVA-JÚNIOR, M. C., DELITTI, W. & SEVILHA, A. 2001. Composição florística e fitossociologia de um cerrado sentido restrito no município de Canarana, MT. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 8: 28-43.
- OLIVEIRA, M.C., SCOLFORO, J.R.S., MELLO, J.M., OLIVEIRA, A.D. & ACERBI JÚNIOR, F.W. 2006. Avaliação de diferentes níveis de intervenção na florística, diversidade e similaridade de uma área de cerrado *stricto sensu*. *Cerne* 12(4): 342-349.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & MARTINS, F.R. 1991. A comparative study of five cerrado areas in southern Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 48: 307-322.

- OLIVEIRA FILHO, A.T. 1989. Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do Córrego da Paciência, Cuiabá (MT). *Acta Botanica Brasilica* 3: 91-112.
- PINTO, J.R.R. & OLIVEIRA FILHO, A.T. 1999. Perfil florístico e estrutura da comunidade arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 53-67.
- PINTO, J.R.R., LENZA, E. & PINTO, A.S. 2009. Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica* 32(1): 1-10.
- PIRES, J.M. & SALOMÃO, R.P. 2000. Dinâmica da diversidade de espécies de um fragmento de floresta tropical primária na Amazônia Oriental – 1. Período: 1956 a 1992. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 16(1): 63-109.
- QUEIROZ, J.A.L., MOCHIUTTI, S., MACHADO, S.A. & GALVÃO, F. 2005. Composição florística e estrutura de floresta em várzea alta estuarina amazônica. *Floresta* 35(1): 41-56.
- RATTER, J.A. 1987. Notes on the vegetation of the Parque Nacional do Araguaia (Brazil). *Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburgh* 44: 311-342.
- RIBEIRO, J.F., SILVA, J.C.S. & BATMANIAN, G.J. 1985. Fitossociologia de tipos fisionômicos de cerrado em Planaltina-DF. *Revista Brasileira de Botânica* 8: 131-142.
- SALOMÃO, R.P., SILVA, M.F.F. & ROSA, N.A. 1988. Inventário ecológico em floresta pluvial tropical de terra firme, Serra Norte, Carajás, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 4(1): 1-46.
- SALOMÃO, R.P., MATOS, A.H. & ROSA, N.A. 2002. Dinâmica do sub-bosque e do estrato arbóreo de floresta tropical primária fragmentada na Amazônia Oriental. *Acta Amazonica* 32(3): 387-419.

- SANAIOTTI, T., BRIDGEWATER, S. & RATTER, S.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, Série Botânica* 13(1): 3-29.
- SANTOS, G.C. & JARDIM, M.A.G. 2006. Florística e estrutura do estrato arbóreo de uma floresta de várzea no município de Santa Bárbara do Pará, Estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica* 36(4): 437-446.
- SILVA, M.F.F. & ROSA, N.A. 1989. Análise do estrato arbóreo da vegetação sobre jazidas de cobre na Serra dos Carajás. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Botânica* 5(2): 175-206.
- SILVA, M.F.F., ROSA, N.A. & OLIVEIRA, J. 1987. Estudos botânicos na área do Projeto Ferro Carajás. 5. Aspectos florísticos da mata do rio Gelado, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 3(1): 1-20.
- SILVA-JÚNIOR, M.C. 2004. Fitossociologia e estrutura diamétrica da mata de galeria do Taquara, na reserva ecológica do IBGE, DF. *Revista Árvore* 28(3): 419-428.