

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA - IB
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

ANÁLISE MULTIVARIADA DA DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE ESPÉCIES DE ORQUÍDEAS DOS CAMPOS RUPESTRES DO BRASIL

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Fábio de
Barros
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fábio de Barros

23/07/98



Orientador: Dr. George John Shepherd

Campinas - São Paulo
Brasil
1998

411918555

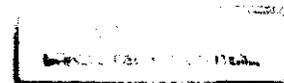
FÁBIO DE BARROS

**ANÁLISE MULTIVARIADA DA DISTRIBUIÇÃO
GEOGRÁFICA DE ESPÉCIES DE ORQUÍDEAS DOS
CAMPOS RUPESTRES DO BRASIL**

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Doutor em Ciências (Biologia
Vegetal)

Orientador: Dr. George John Shepherd

Campinas - São Paulo
Brasil
1998

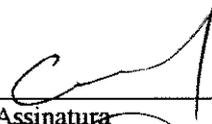


LOCAL E DATA: Campinas, 23 de julho de 1998

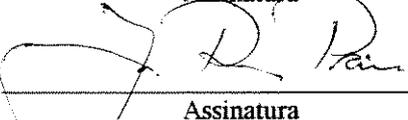
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

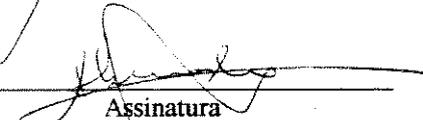
Prof. Dr. George John Shepherd (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. José Rubens Pirani


Assinatura

Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita


Assinatura

Profa. Dra. Ana Maria Goulart de Azevedo Tozzi


Assinatura

Prof. Jorge Luis Waechter


Assinatura

SUPLENTES:

Prof. Dr. João Semir (1º suplente)

Assinatura

Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho (2º suplente)

Assinatura

APROVADA

Nenhuma análise numérica deve tornar-se um fim em si mesma; ela é um meio para alcançar um fim.
(Birks, 1987)

AGRADECIMENTOS

Várias pessoas - algumas previamente conhecidas, outras não, algumas ligadas a instituições científicas, outras não - me enviaram importantes informações ou mapas que permitiram definir a localização geográfica de vários pontos de coleta; listo-as abaixo:

- Ademir Reis / Universidade Federal de Santa Catarina;
- Andrés E. Johnson / Fundación Vida Silvestre Argentina;
- Anna Maria Türpe / Fundación Miguel Lillo;
- Augusto Burle. G. Ferreira / Sociedade Orquidófila de Pernambuco;
- Coralie Simmons / Guyana National Herbarium
- Gert Hatschbach / Museu Botânico Municipal de Curitiba;
- Gustavo Romero / Oakes Ames Orchid Herbarium / Harvard University
- Jorge Fontella Pereira / Herbarium Bradeanum;
- Manoela F. F. da Silva / Museu Paraense Emilio Goeldi;
- Marga C. M. Werkhoven / National Herbarium of Suriname;
- Milton Leinig / Sociedade Orquidófila do Paraná;
- Rebeca Luque / Jardín Botánico de Mérida;
- Clara Isabel Aguilar Sierra (Universidad de Antioquia)
- Roberto A. Kautsky / Orquidófilo do ES

Na fase de coleta de dados, visitei vários herbários e, em todos eles fui muito bem recebido, pelo que agradeço a todos os funcionários que me atenderam, especialmente aos respectivos curadores - alguns deles não só me abriram as portas do herbário, mas de suas próprias casas:

- Herbarium Bradeanum / Jorge Fontella Pereira;
- Herbário da Universidade de Brasília / Carolyn Proença;
- Herbário da Universidade Federal do Minas Gerais / Julio A. Lombardi;
- Herbário do Instituto Florestal / João Aurélio Pastore
- Herbário da Universidade de São Paulo / José Rubens Pirani

Também agradeço à curadoria do herbário do Instituto de Botânica, na pessoa das pesquisadoras Maria Margarida da R. Fiuzza de Melo e Inês Cordeiro

Devo agradecer a alguns colegas que me enviaram separatas ou cópias de trabalhos que não pude obter em São Paulo: Dr. Alain Chautems (Conservatoire et Jardin botaniques / Ville de Genève / Suíça), Dr. Gustavo Romero (Oakes Ames Orchid Herbarium / Harvard University / USA), Dra. Marga Werkhoven (National Herbarium of Suriname / University of Suriname / Suriname), Dr. Daniel Tyteca (Université Catholique de Louvain / Bélgica), Asbjørn Moen (Norwegian University of Science and Technology / Noruega), Dra. Anna Medwecka-Kornas (Jagiellonian University / Polónia), Dr. Hamilton Dias Bicalho (Escola Superior de Agricultura

“Luiz de Queiroz” / Piracicaba), João A. N. Batista (Universidade de Brasília / Brasília) Dra. Sigrid L. Jung-Mendaçolli (Instituto Agrônômico do Estado de São Paulo / Campinas), Cássio van den Berg (atualmente em doutorado nos Jodrell Laboratory, Kew) e Sergio Romaniuc Neto (Instituto de Botânica, mas atualmente em doutorado no Museum National d’Histoire Naturelle, Paris). Também a bióloga Fátima A. A. Bueno, estagiária do Instituto de Botânica, me auxiliou na obtenção de alguns artigos.

Agradeço, na pessoa dos respectivos cônsules, aos seguintes consulados, que me facultaram a consulta de mapas ou Atlas: Consulado Geral da Venezuela, Consulado Geral da Colômbia, Consulado Geral do Peru e Consulado Geral da Argentina.

Algumas pessoas leram o texto preliminar da tese, fazendo sugestões, muitas das quais foram aproveitadas no texto definitivo.

Minha esposa, Maria Amélia Vitorino da Cruz Barros me auxiliou em várias etapas, principalmente na revisão de tabelas, de citações bibliográficas e de partes do texto.

O empenho dos funcionários da Seção de Orquidário do Estado em preencher os espaços deixados durante os períodos em que tive que me dedicar mais diretamente à tese, permitiu que eu tivesse suficiente tranqüilidade para levá-la adiante.

Finalmente, devo um agradecimento especial ao meu orientador, Dr. George J. Shepherd. Não um agradecimento padronizado, simplesmente por ele ter sido meu orientador numa determinada fase de meu caminho. Na verdade sua orientação teve componentes de amizade e de paciência que vão um pouco além de simples orientação formal, afinal ele teve que lidar com um orientado que nunca tinha trabalhado seriamente com métodos numéricos ou com computadores. Talvez nem ele próprio tenha percebido tudo que me ensinou...

Fábio de Barros

SUMÁRIO

Agradecimentos	I
Sumário	III
Índice das figuras	V
Índice das tabelas	IX
1. Introdução	1
1.1. Objetivos do trabalho	1
1.2. Alguns elementos básicos	1
1.2.1. Aspectos biogeográficos	1
1.2.2. Utilização de métodos numéricos	5
1.3. Distribuição geográfica das orquídeas	6
1.3.1. Aspectos gerais	6
1.3.2. Padrões de distribuição em escala mundial	12
1.3.3. Padrões de distribuição na América do Sul	18
1.4. Orquídeas dos campos rupestres	27
1.5. Sinopse sobre métodos de Análise Multivariada	39
1.5.1. Aspectos gerais e medidas de distância e semelhança	39
1.5.2. Análise de Agrupamentos (Classificação)	44
1.5.3. Análise de Ordenação	47
1.5.4. Métodos mistos	59
1.6. Análise Multivariada e Fitogeografia	60
1.7. Análise Multivariada e Distribuição Geográfica de Orquídeas	64
2. Material e Métodos	66
2.1. Espécies e amostras	66
2.2. Análise de Agrupamentos (Classificação)	70
2.3. Análise de Ordenação e TWINSpan	72
3. Resultados	75
3.1. Análise de Agrupamentos	75
3.1.1. Análises baseadas nas matrizes completas	75
3.1.1.1. Matrizes de 5 X 5 °	75
3.1.1.2. Matrizes de 2 X 2 °	80
3.1.1.3. Comparação entre os resultados	83
3.1.2. Análises baseadas nas matrizes de espécies epífitas	89
3.1.2.1. Matrizes de 5 X 5 °	89
3.1.2.2. Matrizes de 2 X 2 °	92
3.1.2.3. Comparação entre os resultados	92
3.1.3. Análises baseadas nas matrizes de espécies terrestres	100
3.1.3.1. Matrizes de 5 X 5 °	100
3.1.3.2. Matrizes de 2 X 2 °	103

3.1.3.3. Comparação entre os resultados	107
3.2. TWINSPAN	113
3.2.1. Análises baseadas nas matrizes completas	113
3.2.2. Análises baseadas nas matrizes de espécies epífitas	113
3.2.3. Análises baseadas nas matrizes de espécies terrestres	117
3.2.4. Comparação entre análise de agrupamentos e TWINSPAN	117
3.3. Análise de Ordenação	117
3.3.1. Análise de Correspondência (CA)	117
3.3.2. Análise de Correspondência Distendida (DCA)	118
3.3.2.1. DCA aplicada às matrizes completas	118
3.3.2.2. DCA aplicada às matrizes de epífitas	124
3.3.2.2. DCA aplicada às matrizes de terrestres	130
3.3.2.3. DCA em vista dos agrupamentos	134
4. Discussão	150
4.1. Considerações gerais	150
4.2. Aspectos metodológicos	151
4.2.1. Tamanho das quadrículas	151
4.2.2. Métodos de Agrupamento	153
4.2.3. Métodos de Ordenação	156
4.3. Tipos de distribuição (corotipos)	160
4.3.1. Fatores gerais correlacionados	160
4.3.2. Grupos endêmicos ou com distribuição restrita	164
4.3.3. Grupos com distribuição ampla	165
4.3.4. Grupos com distribuição predominante nos campos rupestres	166
4.3.5. Grupos com extensão em direção à região das Guianas	166
4.3.6. Grupos com extensão em direção ao nordeste do Brasil	167
4.3.7. Grupos com extensão em direção ao sul da América do Sul ...	168
4.3.8. Grupos com distribuição isolada	169
4.3.9. Grupos citados na literatura mas não detectados	170
4.4. Outras implicações biogeográficas	171
4.5. Considerações finais	176
5. Conclusões	177
6. Resumo	179
7. Abstract	181
8. Referências Bibliográficas	183

ÍNDICE DAS FIGURAS

FIG. 1:	Limites aproximados de ocorrência das orquídeas e das orquídeas epífitas	7
FIG. 2:	Distribuição geográfica do gênero <i>Vanilla</i>	7
FIG. 3:	Distribuição geográfica do gênero <i>Pteroglossaspis</i> Rchb. f.	14
FIG. 4:	Distribuição geográfica do gênero <i>Brachycorythis</i> Lindl.	15
FIG. 5:	Distribuição geográfica do gênero <i>Tropidia</i> Lindl.	15
FIG. 6:	Distribuição geográfica de <i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	16
FIG. 7:	Número aproximado (conservativo) de espécies de orquídeas em diferentes regiões das Américas	20
FIG. 8:	Localização geográfica dos campos rupestres no Brasil	28
FIG. 9:	Distribuição geográfica de <i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressler	35
FIG. 10:	Distribuição geográfica de <i>Sophronitella violacea</i> (Lindl.) Schltr. e <i>Cyrtopodium parviflorum</i> Lindl.	36
FIG. 11:	Distribuição geográfica de <i>Constantia cipoensis</i> Porto & Brade, <i>Pseudolaelia irwiniana</i> Pabst, <i>Laelia sincorana</i> Schltr., <i>Habenaria hamata</i> B. Rodr., <i>Habenaria magniscutata</i> Cattling e <i>Bulbophyllum wedellii</i> (Lindl.) Rchb. f.	37
FIG. 12:	Distribuição geográfica de <i>Bifrenaria aureo-fulva</i> (Hook.) Lindl.	38
FIG. 13:	Duas áreas amostrais fictícias, compostas de 16 quadriculas cada uma, contendo as mesmas espécies A e B, em diferentes distribuições. Em 13 A, as espécies ocorrem completamente disjuntas, em 13 B, ocorrem agrupadas	42
FIG. 14:	Ordenação de um conjunto real de dados, nos dois primeiros eixos extraídos através de uma PCA não standardizada e não centrada. A direção do gradiente do quadrado 1 até o quadrado 145 é mostrada	52
FIG. 15:	Ordenação de 18 amostras espaçadas entre si de maneira regular, utilizando RA. O efeito arco é evidente na ordenação usando os eixos 1 e 2 (a), enquanto a compressão dos dois extremos é visível usando apenas o eixo 1 (b)	53
FIG. 16:	Ordenações de um cenoplano por PCA (centralizado e standardizado) e por PCO. Ambos os modelos possuem superfícies com resposta unimodal e simétrica. As amostras foram organizadas em quadriculas regulares de 12 X 4 (a, b) e 7 X 7 (c, d). As linhas ligam amostras com as mesmas coordenadas no segundo gradiente simulado	54
FIG. 17:	Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz completa de 5 X 5 °	76
FIG. 18:	Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz completa de 5 X 5 °	78
FIG. 19:	Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz completa de 2 X 2 °	81

FIG. 20:	Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz completa de $2 \times 2^\circ$	82
FIG. 21:	Dendrograma de consenso entre as análises CP55JCWD e CP55JCMG	84
FIG. 22:	Dendrograma de consenso entre as análises CP22JCWD e CP55JCMG	85
FIG. 23:	Mapas de distribuição das espécies componentes dos grupos indicados na tabela 21	88
FIG. 24:	Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz de espécies epífitas, de $5 \times 5^\circ$	90
FIG. 25:	Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz de espécies epífitas, de $5 \times 5^\circ$	91
FIG. 26:	Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz de espécies epífitas, de $2 \times 2^\circ$	93
FIG. 27:	Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz de espécies epífitas, de $2 \times 2^\circ$	94
FIG. 28:	Dendrograma de consenso entre as análises EP55JCWD e EP22JCMG	96
FIG. 29:	Dendrograma de consenso entre as análises EP22JCWD e EP22JCMG	97
FIG. 30:	Mapas de distribuição das espécies componentes dos grupos indicados na tabela 28	99
FIG. 31:	Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz de espécies terrestres ($5 \times 5^\circ$)	102
FIG. 32:	Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz de espécies terrestres ($5 \times 5^\circ$)	104
FIG. 33:	Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz de espécies terrestres ($2 \times 2^\circ$)	105
FIG. 34:	Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz de espécies terrestres ($2 \times 2^\circ$)	106
FIG. 35:	Dendrograma de consenso entre as análises TE55JCMG e TE22JCWD	109
FIG. 36:	Dendrograma de consenso entre as análises TE22JCWD e TE22JCMG	110
FIG. 37:	Mapas de distribuição das espécies componentes dos grupos indicados na tabela 35	112
FIG. 38:	Diagrama resultante da aplicação de TWINSpan à matriz de espécies epífitas, de $2 \times 2^\circ$	114
FIG. 39:	Diagrama resultante da aplicação de TWINSpan à matriz de espécies epífitas, de $5 \times 5^\circ$	115
FIG. 40:	Mapas de distribuição das espécies componentes dos grupos indicados na figura 39	116
FIG. 41:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da matriz completa de $2 \times 2^\circ$	119
FIG. 42:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da matriz completa de $2 \times 2^\circ$	119
FIG. 43:	Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da análise DCACP22. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos	121
FIG. 44:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da matriz completa de $5 \times 5^\circ$	122
FIG. 45:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da matriz completa de	

	5 X 5 °	122
FIG. 46:	Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCACP55. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos	123
FIG. 47:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da matriz de epífitas de 2 X 2 °	125
FIG. 48:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da matriz de epífitas de 2 X 2 °	125
FIG. 49:	Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCAEP22. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos	126
FIG. 50:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da matriz de epífitas de 5 X 5 °	128
FIG. 51:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da matriz de epífitas de 5 X 5 °	128
FIG. 52:	Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCAEP55. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos	129
FIG. 53:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da matriz de terrestres de 2 X 2 °	131
FIG. 54:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da matriz de terrestres de 2 X 2 °	131
FIG. 55:	Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da análise DCATE22. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos	132
FIG. 56:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da matriz de terrestres de 5 X 5 °	133
FIG. 57:	Diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da matriz de terrestres de 5 X 5 °	133
FIG. 58:	Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCATE55. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos	135
FIG. 59:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes completas de 2 X 2 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCACP22	136
FIG. 60:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes completas de 2 X 2 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCACP22	137
FIG. 61:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes completas de 5 X 5 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCACP55	139
FIG. 62:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes completas de 5 X 5 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCACP55	140
FIG. 63:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 2 X 2 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCAEP22	141

FIG. 64:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 2 X 2°, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCAEP22	142
FIG. 65:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 5 X 5°, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCAEP55	144
FIG. 66:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 5 X 5°, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCAEP55	145
FIG. 67:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 5 X 5°, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCACP55	146
FIG. 68:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de terrestres de 2 X 2°, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCATE22	147
FIG. 69:	Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de terrestres de 5 X 5°, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCATE55	149
FIG. 70	Frequência de quadriculas com diferentes números de espécies, para os dados da matriz de 2 X 2°	157
FIG. 71	Frequência de quadriculas com diferentes números de espécies, para os dados da matriz de 5 X 5°	158
FIG. 72	Mapas de distribuição de 6 espécies não enquadradas em grupos	162

ÍNDICE DAS TABELAS

Tabela 1:	Gêneros de orquídeas que apresentam disjunções intercontinentais ..	13
Tabela 2:	Comparação das espécies de orquídeas encontradas na Serra do Cipó e no Pico das Almas	29
Tabela 3:	Comparações entre orquídeas ocorrentes na Serra do Cipó e na Ilha do Cardoso	30
Tabela 4:	Principais gêneros de orquídeas ocorrentes em campos rupestres	31
Tabela 5:	Lista das espécies selecionadas e abreviaturas usadas em FITOPAC, TWINSPAN (ABR. 1) e PCORD (ABR. 2)	67
Tabela 6:	Áreas aproximadas ocupadas pelas maiores e menores quadrículas relacionadas com os dois tamanhos utilizados	69
Tabela 7:	Lista das matrizes utilizadas para análise e respectivos códigos	70
Tabela 8:	Lista das análises de agrupamento executadas e respectivos códigos	70
Tabela 9:	Listagem dos dendrogramas de consenso para os agrupamentos utilizando matrizes completas	72
Tabela 10:	Listagem dos dendrogramas de consenso para os agrupamentos utilizando matrizes de espécies terrestres	72
Tabela 11:	Listagem dos dendrogramas de consenso para os agrupamentos utilizando matrizes de espécies epífitas	72
Tabela 12:	Lista das ordenações executadas, utilizando CA (Análise de Correspondência)	73
Tabela 13:	Lista das ordenações executadas, utilizando DCA (Análise de Correspondência Distendida)	73
Tabela 14:	Lista das análises executadas, utilizando TWINSPAN ("Two Way Indicator-Species Analysis")	73
Tabela 15:	Grupos formados pela análise CP55JCMG	77
Tabela 16:	Grupos formados pela análise CP55JCWD	79
Tabela 17:	Grupos formados pela análise CP22JCMG	79
Tabela 18:	Grupos formados pela análise CP22JCWD	80
Tabela 19:	Valores de correlação cofenética para as análises de matrizes completas	83
Tabela 20:	Códigos dos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes completas com respectivos valores de índices de concordância e referência às figuras correspondentes	83
Tabela 21:	Grupos interpretáveis formados com base nos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes completas	86
Tabela 22:	Grupos formados pela análise EP55JCMG	89
Tabela 23:	Grupos formados pela análise EP55JCWD	89
Tabela 24:	Grupos formados pela análise EP22JCMG	92
Tabela 25:	Grupos formados pela análise EP22JCWD	92
Tabela 26:	Valores de correlação cofenética para as análises de matrizes de	

	espécies epífitas	95
Tabela 27:	Códigos dos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de epífitas e respectivos valores de índices de concordância	95
Tabela 28:	Grupos interpretáveis formados com base nos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de epífitas	98
Tabela 29:	Grupos formados pela análise TE55JCMG	101
Tabela 30:	Grupos formados pela análise TE55JCWD	101
Tabela 31:	Grupos formados pela análise TE22JCMG	103
Tabela 32:	Grupos formados pela análise TE22JCWD	103
Tabela 33:	Valores de correlação cofenética para as análises de matrizes de espécies terrestres	107
Tabela 34:	Códigos dos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de espécies terrestres e respectivos valores de índices de concordância	107
Tabela 35:	Grupos interpretáveis formados com base nos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de espécies terrestres	111
Tabela 36:	Autovalores dos três primeiros eixos de CA, aplicada às matrizes completas	118
Tabela 37:	Autovalores e extensão dos eixos de DCACP22	118
Tabela 38:	Autovalores e extensão dos eixos de DCACP55	120
Tabela 39:	Autovalores e extensão dos eixos de DCAEP22	124
Tabela 40:	Autovalores e extensão dos eixos de DCAEP55	127
Tabela 41:	Autovalores e extensão dos eixos de DCATE22	130
Tabela 42:	Autovalores e extensão dos eixos de DCATE55	130
Tabela 43	Diferentes tamanhos de quadriculas utilizados em alguns trabalhos que utilizam análise multivariada na definição de tipos vegetacionais	152
Tabela 44	Distribuição das espécies formadoras do grupo de distribuição restrita	164
Tabela 45	Algumas características das espécies formadoras dos grupos	172

1. INTRODUÇÃO

1.1. Objetivos do trabalho

O objetivo básico do presente trabalho é analisar, através de métodos multivariados, a distribuição geográfica de um conjunto selecionado de orquídeas ocorrentes em campos rupestres do Brasil, com a finalidade de detectar possíveis elementos florísticos, ou seja, grupos de espécies com distribuição geográfica atual semelhante, numa determinada área geográfica e atendendo a critérios definidos (Stott, 1981; Birks, 1987).

1.2. Alguns elementos básicos

1.2.1. Aspectos biogeográficos

A Biogeografia tem como objetivo final, explicar a distribuição dos organismos sobre a superfície da terra (Myers & Giller, 1988). Está relacionada com a idealização de classificações adequadas e utilizáveis, baseadas na distribuição

conhecida de táxons dentro de áreas geográficas de interesse (Birks, 1987). Quando aplicada às plantas recebe o nome de Fitogeografia.

A simples observação de mapas de distribuição de espécies de plantas deixa claro que certos padrões de distribuição se repetem constantemente. Essa recorrência é a base intuitiva para o reconhecimento de elementos ou tipos florísticos (Jardine, 1972) e a identificação desses padrões recorrentes é um estágio crucial em todo trabalho fitogeográfico (Stott, 1981). A existência de padrões recorrentes e não randômicos na distribuição das espécies implica na ação de processos geradores cujo entendimento permitiria explicar a distribuição atual das espécies.

Segundo Stott (1981), o trabalho fitogeográfico tem quatro etapas: (a) a primeira envolve a coleta, identificação e registro das plantas, (b) a segunda consiste no mapeamento da distribuição, a partir dos dados coletados na primeira etapa, (c) a terceira é a classificação das distribuições encontradas em padrões ou grupos, (d) a quarta é a geração e teste de hipóteses para explicar os padrões de distribuição encontrados. Métodos automáticos e numéricos podem ser utilizados nas três últimas etapas.

A análise dos padrões de distribuição encontrados pode ser enquadrada em duas grandes categorias: na primeira, o que se procura é definir afinidades entre as distribuições de diferentes taxons, resultando em “elementos florísticos” e na segunda o interesse é a afinidade entre diferentes áreas geográficas, resultando em “unidades florísticas” ou “regiões florísticas” (Stott, 1981). Os elementos florísticos também são referidos como “corotipos” (Nimis & Bolognini, 1993). A maioria dos elementos detectados representa simples reconhecimento da similaridade entre os padrões de distribuição atual, não dizendo muito da distribuição passada (Stott, 1981).

A distribuição conjunta das espécies pertencentes a cada corotipo permite a obtenção de “corogramas”, ou seja mapas geográficos obtidos por processamento computadorizado dos dados de distribuição (Nimis & Bolognini, 1993).

Padrões disjuntos de distribuição são explicados de diferentes maneiras por diferentes autores ou escolas biogeográficas. Não se pretende entrar na discussão de qual a melhor explicação - se dispersão por pontes ou terras contínuas (Thorne, 1973; Smith, 1973), se dispersão a longa distância acompanhada de extinção em grandes áreas (White, 1983) ou se separação de biotas previamente existentes (Raven & Axelrod, 1974, 1975; Croizat *et al.*, 1974; Raven, 1979, 1983; Simon & Jacobs, 1990; Humphries & Parenti, 1986). Também não se pretende discutir se as explicações para os atuais padrões devem basear-se no conceito de centros de origem, como aceito nos trabalhos de Raven (1979, 1983) e Raven & Axelrod (1974, 1975) ou nos princípios apregoados pela pan-biogeografia e vicariância (ver discussão em Croizat *et al.*, 1974 e Humphries & Parenti, 1986). O debate entre os defensores da pan-biogeografia e vicariância e os defensores do dispersalismo vem sendo conduzido desde a década de 70, mas as posições mais recentes tendem a ser mais intermediárias (discussões mais detalhadas em Cracraft, 1975; Ball, 1976; Poynton, 1983 e Anderson, 1996). Nesse aspecto é interessante a colocação de Simpson, citada por Anderson (1996): “um biogeógrafo racional não é vicarianista

nem dispersalista mas ecleticista". Vários padrões generalizados de relações, e não um único padrão universal, devem ser esperados para qualquer conjunto de biotas ou áreas (Anderson, 1996). O ponto central, para Cracraft (1975), não é determinar se a deriva continental é ou não a explicação para as similaridades de duas floras, mas sim, que modelo biogeográfico - vicariância ou dispersão - explica melhor os dados de distribuição com que se está lidando.

A pesquisa recente tem sublinhado a grande importância fitogeográfica de duas forças; a primeira tem caráter geofísico e envolve o conceito de deriva continental e expansão do fundo oceânico e a segunda diz respeito às mudanças climáticas e sua influência na distribuição das plantas (Stott, 1981).

Embora hoje já não haja muita dúvida quanto à veracidade da deriva continental, a literatura registra diferentes interpretações quanto à sua influência sobre a distribuição das Angiospermas. Alguns autores acreditavam que a deriva continental seria anterior ao aparecimento das Angiospermas e, portanto, não teria afetado significativamente sua distribuição (Smith, 1973; Thorne, 1973). Atualmente, no entanto, prevalece a opinião de que as similaridades florísticas e as disjunções inter-continentais seriam explicáveis pela existência pretérita de floras contínuas, anteriores à deriva continental (Wulff, 1943; Raven & Axelrod, 1974, 1975; Raven, 1979, 1983; Conran, 1995).

Quanto à ação das mudanças climáticas na distribuição dos vegetais, há evidências de grandes oscilações climáticas no hemisfério sul, tanto na América do Sul (Vuilleumier, 1971) quanto na África (Werger, 1983), acompanhando as glaciações e retrações das geleiras no hemisfério norte. Como as fronteiras da distribuição da maioria das plantas são controladas por um conjunto complexo de fatores climáticos, é óbvio que qualquer modificação nesses fatores causaria a expansão ou contração da área ocupada. Espécies adaptadas ao clima quente seriam excluídas de determinadas regiões durante períodos de clima frio, podendo retornar com o posterior aquecimento (Stott, 1981).

Pode-se resumir essas oscilações climáticas da seguinte maneira (com base em Vanzolini, 1973; Ab'Sáber, 1977 e Bigarella & Andrade-Lima, 1982): o Quaternário caracterizou-se por grandes mudanças climáticas entre os períodos glaciais e inter-glaciais; aos períodos glaciais corresponderam condições climáticas mais secas e frias no hemisfério sul e aos períodos inter-glaciais corresponderam condições climáticas mais úmidas e quentes; por ocasião da predominância de clima mais seco, as formações vegetais abertas (caatinga, cerrado e campo) se expandiram sobre as massas florestais em retração, ao passo que, durante a predominância de clima mais úmido, as florestas avançaram sobre as formações abertas. Quanto à sua influência na distribuição da vegetação atual, são mais importantes os contrastes ocorridos durante as glaciações do Pleistoceno. Durante a prevalência de condições climáticas mais severas, as formações florestais ficaram restritas a núcleos onde as condições ecológicas permaneceram favoráveis para a manutenção de florestas; esses núcleos são conhecidos como refúgios florestais (Bigarella & Andrade-Lima, 1982). Inversamente, durante os períodos com predominância de condições

climáticas mais amenas, as formações mais abertas ficaram restritas a núcleos onde as condições permitiram sua sobrevivência.

Com base nessas contrações e expansões vegetacionais, foi criada a “teoria dos refúgios”, um modelo de evolução nos trópicos que não pode ser deixado de lado em qualquer abordagem biogeográfica na América do Sul. Ela postula a quebra da continuidade de populações e isolamento nos refúgios, seguido de especiação (Haffer, 1969, 1982; Vanzolini & Williams, 1970; Vuilleumier, 1971; Vanzolini, 1973; Prance, 1982a, 1982b).

Mais recentemente, a importância desses refúgios na especiação tem sido posta em dúvida (Gentry, 1986, 1989; Nelson *et al.*, 1990; Bush, 1994). De acordo com Nelson *et al.* (1990), os centros de endemismo e refúgios florestais apontados para a Amazônia não passam de artefatos de amostragem. Para Bush (1994) mesmo a idéia de aridez amplamente distribuída na Amazônia não é confirmada pelos dados disponíveis e a redistribuição da vegetação no Pleistoceno seria muito mais devida ao rebaixamento da temperatura. Além disso, parte significativa da especiação que a teoria dos refúgios tenta explicar parece ser resultado de vicariância pré-Quaternária, através do soerguimento dos Andes. Para Gentry (1986), a grande riqueza de espécies na Amazônia se deve provavelmente à diversidade β e pode ser explicada, em termos gerais, por meio de postulados da ecologia moderna, sem necessidade de utilizar os refúgios do Pleistoceno. De acordo com Bush (1994), o rebaixamento da umidade numa taxa de 20% causaria a expansão das savanas, mas não fragmentaria a floresta amazônica. Mesmo sendo um dos defensores da teoria dos refúgios, Prance (1979) já chamava a atenção para que os refúgios do Pleistoceno não são a única explicação para a grande diversificação e o grande número de espécies simpátricas na floresta amazônica. Provavelmente, alguns táxons especiam em refúgios florestais do Pleistoceno, mas muitos outros, certamente, não ... enquanto ninguém duvida que houve grandes mudanças climáticas durante o Pleistoceno nos trópicos, o papel desses distúrbios na especiação e nos padrões de distribuição vistos hoje permanece muito debatido (Gentry, 1989). Mesmo discordando quanto ao grau de importância das mudanças climáticas do Pleistoceno na especiação, todos concordam que o Pleistoceno assistiu a grandes migrações de vegetação e, evidentemente, eventos desse tipo teriam grande influência na distribuição biogeográfica.

Outro ponto que tem recebido bastante atenção ultimamente é a “teoria da Biogeografia de ilhas”. De acordo com Stott (1981) ela postula que o número de espécies numa ilha é o resultado do equilíbrio dinâmico entre as espécies que chegam e colonizam (o que é uma função da distância da fonte de propágulos) e as espécies que se extinguem (o que é uma função do tamanho da ilha). O aspecto mais interessante é que esses mesmos princípios podem ser testados não apenas em ilhas, no sentido estrito de uma massa de terra cercada de água. Num sentido ecológico, ilhas podem ser terras circundadas por água, montanhas circundadas por planícies ou áreas de solos azonais circundadas por solos zonais (Major, 1988). É o que Schoener

(1988) chama “ilhas de habitat”, ou seja, um tipo particular de habitat isolado de outros similares por um habitat diferente.

1.2.2. Utilização de métodos numéricos

Há certas falhas em agrupar, visualmente, a distribuição de espécies em elementos florísticos. Primeiramente há a tendência do olho humano enxergar agrupamentos mesmo que eles não estejam presentes; em segundo lugar, há uma tendência de selecionar certas distribuições como “tipos” e, então, juntar as outras ao seu redor; finalmente há a tendência inconsciente de balizar a classificação por conceitos previamente adquiridos sobre os fatores que determinam a distribuição das plantas (Jardine, 1972; Birks, 1987). O valor dos métodos automáticos de classificação reside, justamente, em eliminar, até certo ponto, essas falhas (Jardine, 1972), produzindo classificações de uma maneira reproduzível e potencialmente não tendenciosa (Birks, 1987). Deve-se lembrar, no entanto, o corolário apresentado por Crovello (1981): “nenhum método, por si só, pode responder a todas as questões de interesse biogeográfico”.

Como apontam Myklestad & Birks (1993), a análise de padrões gerais em Biogeografia envolve considerar, ao mesmo tempo, muitas espécies em muitas localidades, assim sendo, envolve, inevitavelmente, o uso de métodos multivariados. Esse fato torna imprescindível o uso de computadores e é um dos responsáveis pelo atual estágio de crescimento e mudanças em que se encontra a Biogeografia. Essa abordagem é referida geralmente como “Biogeografia Analítica”, definida por Crovello (1981) como “o uso de métodos quantitativos, ou de computadores, em Biogeografia”. A aplicação de métodos automáticos de classificação no estudo da distribuição florística pode ser resumido como se segue, de acordo com Jardine (1972). Primeiramente uma área ampla é selecionada e repartida em áreas unitárias. Essas áreas unitárias podem ser quadrículas ou quaisquer áreas arbitrárias. Em seguida é calculada uma medida de associação entre cada par das espécies cuja distribuição se pretende analisar. Então um método de agrupamento é aplicado à matriz de similaridade, resultando num dendrograma. O estágio final é a escolha, agora pelo investigador, dos agrupamentos a serem reconhecidos como elementos florísticos.

Há problemas a serem enfrentados em todos os passos apontados por Jardine (1972), pois os resultados são afetados pelas opções feitas quanto a: (a) tamanho das áreas amostrais, (b) coeficiente de similaridade utilizado, (c) método de agrupamento utilizado. Os trabalhos de Jardine (1972), Phipps & Cullen (1976) e Anderson & Marcus (1993) mostram o efeito de diferentes tamanhos de quadrícula sobre os resultados. Uma tentativa de tornar essa escolha mais objetiva, é apresentada por Phipps (1975), com o programa denominado ‘Bestblock’. Um cuidado importante é que as áreas devem ser delimitadas com base em critérios estritamente geográficos, sem considerar fatores ambientais ou biológicos, a fim de evitar qualquer raciocínio circular (Jardine, 1972). A influência do coeficiente de similaridade e do método de agrupamento serão abordados posteriormente.

Deve-se ressaltar que, hoje, não só métodos de classificação, mas também de ordenação, têm sido utilizados em Biogeografia. Segundo Birks (1976), é importante comparar os resultados da análise de agrupamentos com aqueles obtidos por um método de análise não hierárquico, como um método de ordenação. Hengeveld (1990) exemplifica as possibilidades de uma análise conjunta, via ordenação e classificação, utilizando um dendrograma de similaridade entre 31 ilhas do Pacífico apresentado por van Balgooy. Os mesmos dados de van Balgooy foram analisados por autores posteriores utilizando outras técnicas de de ordenação (NMDS, PCO) e de agrupamento e os resultados permitiram formular algumas hipóteses quanto à semelhança florística entre as diversas ilhas, conforme discutido por Hengeveld (1990).

Birks (1987) reconheceu dois tipos de análise quantitativa aplicada a dados de distribuição. O primeiro trata de afinidades entre padrões de distribuição de táxons, sendo denominado 'análise modo R' ("R-mode analysis"); tem como resultado os chamados elementos bióticos ou corotipos. O segundo tipo trata das afinidades bióticas entre áreas geográficas, sendo denominado 'análise modo Q' ("Q-mode analysis"); delimita as chamadas regiões bióticas. Quando aplicadas às plantas, as análises dão origem, respectivamente, ao que Birks (1976) trata por "elementos florísticos" e "regiões florísticas". Agrupando os táxons cuja distribuição apresenta a mesma tendência de distribuição é possível definir os grandes elementos geográficos num dado território (Stott, 1981).

É bom ressaltar, no entanto, que para Carey *et al.* (1995) os trabalhos de biogeografia numérica geralmente classificam conjuntos de espécies ao invés de ambientes ou tipos vegetacionais e os mapas deles resultantes, embora mostrem padrões interessantes podem ser inadequados para a definição de zonas biogeográficas.

1.3. Distribuição geográfica das orquídeas

1.3.1. Aspectos gerais

As orquídeas são uma família cosmopolita que se distribui desde o norte da Suécia e Alasca, até a Terra do Fogo e Ilhas Macquarie (Dressler, 1981). A cerca de 68 ° de latitude norte, já se começa a observar *Calypso borealis* e por volta dos 56 ° de latitude sul se encontram os últimos representantes da família (Bois, 1893). Algumas poucas plantas vasculares de outras famílias são encontradas um pouco mais ao norte e sul, mas as orquídeas ocorrem até bem próximo aos limites da vegetação (Dressler, 1981) (FIG. 1).

Algumas orquídeas são pantropicais - *Vanilla* é um bom exemplo, distribuído na América Latina, África equatorial e sudeste da Ásia (FIG. 2) - enquanto no outro extremo há centenas, se não milhares, de espécies endêmicas a determinados países, serras, vales ou até localidades mais específicas (Pridgeon, 1995).

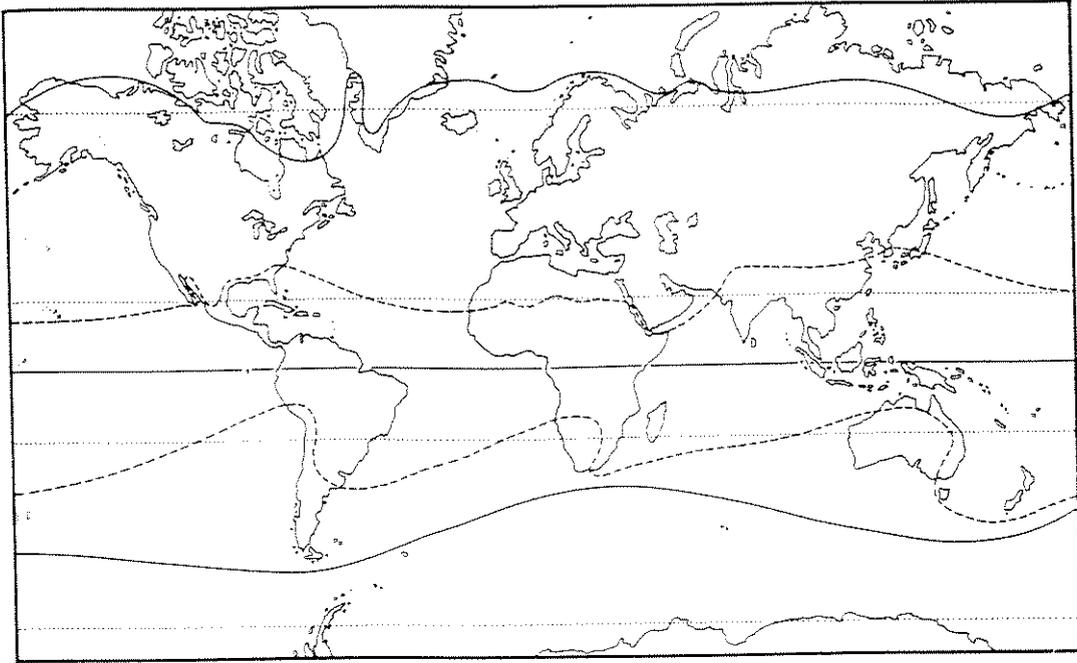


FIG. 1: Limites aproximados de ocorrência das orquídeas (linhas sólidas) e das orquídeas epífitas (linhas interrompidas) (segundo Dressler, 1981).

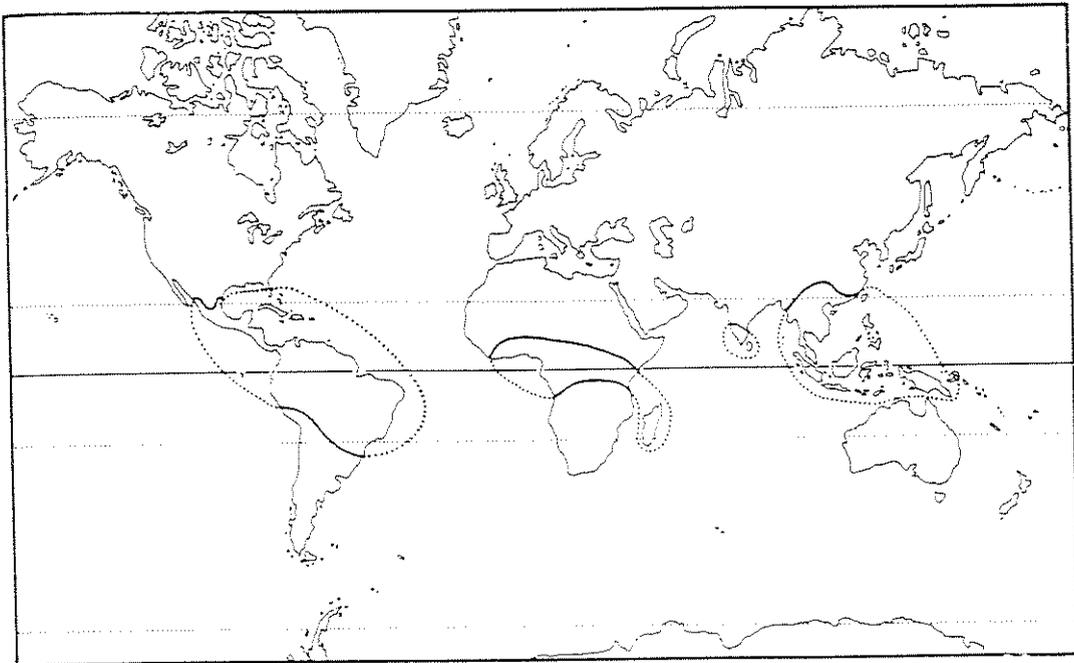


FIG. 2: Distribuição geográfica do gênero *Vanilla* (segundo Dressler, 1981).

Embora as orquídeas apareçam em quase todos os ambientes vegetados do globo, sua distribuição não é, de maneira alguma, uniforme. A grande maioria das espécies ocorre nos trópicos, especialmente nos Neotrópicos (Pridgeon, 1995), sendo que as epífitas, estão limitadas aos ambientes tropicais e subtropicais (Dressler, 1981). Mesmo nos trópicos, elas se distribuem diferentemente de acordo com gradientes de altitude (Pridgeon, 1995) e, preferencialmente, em determinadas fisionomias vegetacionais dentro de uma mesma área (Ribeiro *et al.*, 1994). A maior parte das espécies de orquídeas é encontrada nas associações florestais nebulares (Dodson & Gillespie, 1967). A riqueza de espécies decresce nas terras baixas, tépidas a quentes e acima do limite arbóreo (Pridgeon, 1995). Assim, segundo Pabst & Dungs (1975), 60% dos gêneros e espécies de orquídeas existentes aparecem numa faixa que abrange a Serra do Mar no Brasil, as serras da Malaya e da Indonésia e a faixa média dos Andes, caracterizada por cadeias de montanhas onde o ar quente e úmido se condensa transformando-se em neblina. Essa grande riqueza de espécies em médias altitudes de florestas nebulares, não é exclusividade das Orchidaceae. Young (1991), estudando a diversidade florística na vertente leste dos Andes peruanos, encontrou máxima diversidade de plantas vasculares nas florestas úmidas entre 1500 e 2500 m.s.m. De maneira semelhante, Gentry & Dodson (1987) apontaram a faixa entre 1000 e 2000 m como a região de maior diversidade de epífitas vasculares nos Andes. Essa situação certamente está relacionada com a maior porcentagem de espécies endêmicas encontradas a médias altitudes, como ocorre, por exemplo, nos andes equatorianos (Balslev, 1988). No caso do Equador, Balslev (1988) considera que o incremento no endemismo com o aumento da altitude representa um efeito do soerguimento dos Andes sobre a biodiversidade.

As sementes das orquídeas, com raras exceções, são minúsculas - entre as menores produzidas pelas plantas com flores - podendo ser transportadas pelo vento a localidades muito afastadas de sua origem. Raramente são mais longas que 2 mm e podem ser tão curtas quanto 0,3 mm (Stoutamire, 1964). Dados apresentados por Ridley (1930), van der Pijl (1972) e Mori & Brown (1994) indicam, respectivamente, pesos que podem chegar a 0,002 mg (para uma semente de *Goodyera repens*), 0,003 mg e 0,001 mg (para sementes de orquídeas não especificadas). O pequeno tamanho e a conseqüente ausência de reservas traz alguns problemas para a germinação e estabelecimento da plântula, sendo o mais óbvio, a obtenção de alimento na fase inicial de crescimento. Este, geralmente é obtido através de fungos que invadem as células do protocormo (o embrião em seus primeiros estágios de desenvolvimento) e permanecem no interior das raízes das plantas adultas (Stoutamire, 1964). Estritamente falando, a plântula da orquídea parasita o fungo que a infecta, pois, conforme descreve Clements (1988), as hifas do fungo entram pela região do suspensor, mas ao alcançarem as células do córtex, aumentam de tamanho, entram em colapso e extravasam seu citoplasma e organelas, passando por um processo de "digestão". Em compensação, as sementes são produzidas aos milhares nos frutos. Withner (1959), numa revisão sobre o assunto, referiu-se à produção de 2 a 3 milhões de sementes por um fruto de *Cattleya labiata*

Lindl. Stoutamire (1964) calculou em aproximadamente 54.180 as sementes de um fruto de *Cypripedium acaule* (uma espécie de clima temperado).

O tamanho minúsculo das sementes permitiria afirmar que as orquídeas são passíveis de dispersão a longa distância? Antes de abordar esse assunto, alguns comentários sobre dispersão a longa distância seriam pertinentes. Dispersão a longa distância não é um fato aceito por todos os autores. Cain (1944), por exemplo, lista algumas objeções a ela: (a) o grande número de paralelismos nos padrões atuais de distribuição, que contraria a aleatoriedade envolvida nas dispersões a longa distância, (b) o alto grau de endemismo relacionado com a idade do isolamento em ilhas, montanhas, etc., (c) a inadequação desse tipo de dispersão em relação à necessidade dos diásporos chegarem em condições viáveis a um habitat adequado e terem capacidade de competir com a comunidade pré-existente. Carlquist (1967) postula a dispersão “por saltos” de ilha em ilha para a distribuição dos vegetais nas ilhas do Pacífico, no entanto, acredita que dispersão a longa distância é a explicação mais satisfatória para alguns casos de disjunção inter ou intra-continental. Thorne (1972) acredita que a melhor explicação para as espécies com distribuição disjunta entre África e América do Sul seja a dispersão a longa distância, o mesmo ocorrendo com Moore (1972) para as espécies disjuntas entre os continentes e ilhas do Hemisfério Sul, embora esse último autor reconheça que, na ausência da demonstração direta de propágulos em migração, as evidências sejam circunstanciais. White (1983) mostra vários casos, nas famílias Chrysobalanaceae, Meliaceae e Hernandiaceae, em que a distribuição disjunta entre África e América seria melhor explicada por dispersão a longa distância. Igualmente, Prance & Mori (1983) acreditam que alguns membros das famílias Lecythidaceae e Chrysobalanaceae teriam sofrido dispersão a longa distância. Para Raven & Axelrod (1974), a única espécie de *Pitcairnia* (Bromeliaceae) ocorrente no Oeste da África é um exemplo de dispersão a longa distância. Estudando a fitogeografia das montanhas da África Oriental, Morton (1972) concluiu que teria ocorrido dispersão a longa distância, particularmente no caso de espécies com sementes minúsculas, que podem ser carregadas por vento ou por pássaros migratórios. Quanto à dispersão por vento, Wulff (1943), baseado nos dados disponíveis na época, considerou que o vento é um fator muito importante na disseminação de sementes a pequenas distâncias, mas que teria pouca importância em seu transporte a longas distâncias e, conseqüentemente, não poderia explicar a maioria das distribuições descontínuas. Entretanto, Johnson & Bowden (1973) mostram que insetos voadores (cujos tamanhos são bem maiores que o das sementes de orquídeas), ajudados pelo vento, podem alcançar distâncias muito grandes sobre o Atlântico, o mesmo se aplicando a esporos de fungos, que poderiam, inclusive, cruzar o Atlântico.

Especificamente em relação às orquídeas, Garay (1964) preferiu admitir que distribuições transoceânicas se deveriam a uma dispersão “por saltos”, com as ilhas oceânicas representando o “caminho das pedras”. Esse autor acredita que as sementes das orquídeas não seriam adaptadas para um transporte a longa distância, pois dessecariam muito rapidamente. Para Sanford (1974a), no entanto, elas podem permanecer viáveis por longos períodos, quando dessecadas e mantidas a baixas

temperaturas, o que permitiria seu transporte por correntes de altitude, alcançando grandes distâncias. Stoutamire (1964) afirma ter germinado sementes de *Calopogon pulchellus* estocadas, por 5 anos, em dessecador refrigerado. Entretanto, na opinião de Carlquist (1967), as orquídeas, apesar de suas sementes pequenas, não seriam tão bem adaptadas à dispersão a longa distância, por apresentarem inter-relações complexas com os insetos polinizadores, flores em geral grandes e forte tendência à alogamia, características estas contrárias àquelas que o autor considera adaptativas para o estabelecimento em ilhas oceânicas.

Uma maneira indireta de avaliar a capacidade que as sementes de orquídeas têm de viajar longas distâncias é observar sua ocorrência natural em ilhas oceânicas bastante afastadas do continente. Segundo Ridley (1930), para alcançarem os Açores, as sementes teriam que viajar quase 1500 km. A história da colonização de Krakatoa, após completa destruição por uma erupção vulcânica em 1883, permite visualizar a capacidade de dispersão e colonização dos vegetais em geral e das orquídeas em particular. No que diz respeito às orquídeas, a história é resumida por Sanford (1974a) da seguinte maneira: nenhuma orquídea era lá encontrada em 1886, porém em 1896 foram encontradas três espécies (*Arundina speciosa*, *Cymbidium finlaysonianum* e *Spathoglottis plicata*); entre 1908 e 1928 já eram encontradas 276 espécies de plantas, incluindo 13 orquídeas epífitas; já em 1933 eram 17 orquídeas epífitas e 18 terrestres. Um fato notável destacado por Sanford (1974a) é que, em 1886, todas as espécies vegetais encontradas em Krakatoa eram anemocóricas e só em 1897 foi encontrada a primeira planta zoocórica. Isso parece contrariar as observações de Carlquist (1967), que considera a dispersão pelo vento uma ocorrência de pequena importância na colonização das ilhas do Pacífico, chegando a representar apenas 1,4 % dos casos no Havá; nessas localidades, as espécies propagadas por pássaros tenderiam a ser mais importantes na colonização das ilhas. Fosberg (1979) não concorda com as conclusões de Carlquist (1967) no que se refere à importância relativa de pássaros e vento como agentes de dispersão a longa distância. Essa aparente incongruência talvez pudesse ser explicada levando em consideração os seguintes fatores: 1º) a distância entre o Havá e o continente é muito maior que entre Krakatoa e o continente; 2º) enquanto as conclusões de Carlquist (1967) foram tiradas a partir da vegetação já estabelecida nas ilhas do Pacífico, as observações quanto à recolonização de Krakatoa foram feitas num ambiente inóspito e absolutamente livre de competição. Conforme observou Solbrig (1972) uma planta que é dispersa para uma nova área já vegetada, entra em competição com as espécies já estabelecidas e, para sobreviver, necessita contar com alguma vantagem competitiva. Quando uma planta invade ambientes severos e mais imprevisíveis ou perturbados, as populações estão usualmente abaixo da capacidade de suporte do ambiente e, nessas circunstâncias, assim que o propágulo se estabelece, pode constituir uma população numerosa antes de entrar em competição direta com as espécies locais Solbrig (1972). No entanto, é interessante observar que Oakwood *et al.* (1993), trabalhando principalmente em regiões desérticas da Austrália, concluíram que as espécies dispersas por vertebrados (especialmente

pássaros) e com diásporos maiores apresentavam uma amplitude de dispersão maior que aquelas dispersas pelo vento.

De qualquer modo, o Havaí constituiria uma prova da possibilidade de dispersão a longa distância já que, conforme ressalta Fosberg (1979), não há nenhuma evidência geológica de sua ligação por terra, no passado, em qualquer direção, indicando, assim, que sua flora atual só poderia ter chegado lá por dispersão a longa distância. Raciocínio semelhante é aplicado por Moore (1972) para a ilha de Tristão da Cunha, localizada no Sul do Atlântico. Se considerarmos correta a afirmação de Carlquist (1967) quanto à inaptidão das orquídeas para a dispersão a longa distância, a ocorrência de algumas espécies da família no Havaí poderia ser imputada ao enorme número de sementes produzidas por cada fruto, aumentando a possibilidade de que alguns poucos indivíduos acabassem se estabelecendo com sucesso. Deve-se lembrar, no entanto, que as Ilhas Havaianas, na verdade, são pobres em orquídeas (Carlquist, 1966).

Independentemente de toda a discussão apresentada anteriormente, as orquídeas têm, em geral, uma distribuição fitogeográfica bem definida, mostrando que uma adaptação limitada climática e ecologicamente impede, em parte, a livre disseminação (Brieger, 1961). Alguns pontos são fundamentais para compreender melhor como isso ocorre. Primeiramente, dispersão não é exatamente uma ocorrência aleatória, mas segue padrões ditados por muitas variáveis como a sazonalidade dos ventos, correntes de ar e correntes de água predominantes, além da topografia e rotas de migração de pássaros (Sanford, 1974a). Em segundo lugar, dispersão é apenas o primeiro passo. O estabelecimento e a sobrevivência de uma nova população após a dispersão depende de que o novo ambiente seja similar ao ambiente da área de onde o propágulo se originou; essa exigência, mais que a falta de capacidade de dispersão, é que restringe a amplitude de distribuição das espécies (Solbrig, 1972). Conforme afirma Carlquist (1967), a dispersão proporciona um número relativamente grande de eventos de transporte comparados com o número de estabelecimentos de sucesso. Ou, utilizando as palavras de Solbrig (1972), a capacidade de dispersão de qualquer propágulo é sempre maior que sua capacidade de germinar e se estabelecer no local para o qual se dispersou e, da mesma maneira, uma planta é capaz de germinar e crescer em mais locais do que aqueles em que é capaz de sobreviver geração após geração. Fazendo um paralelo entre as sementes diminutas das orquídeas e os esporos, igualmente diminutos, das pteridófitas, cabe citar Schelpe (1983), para quem “é aceito que dispersão a longa distância de esporos de pteridófitas pode ocorrer”, no entanto “é aparente pelas evidências disponíveis que há mais diversidade de padrões de distribuição entre as pteridófitas do que se esperaria inicialmente de um grupo com esporos presumivelmente dispersos pelo vento”. O mesmo autor (Schelpe, 1983) observa que as pteridófitas africanas, embora possuam esporos menores que a maioria das sementes de angiospermas, exibem padrões de distribuição similares àqueles de algumas angiospermas africanas, havendo espécies endêmicas e, no outro extremo, espécies pantropicais. Para Tuomisto & Poulsen (1996), os padrões de distribuição de pteridófitas refletem a disponibilidade de habitats apropriados, mais que quaisquer limitações quanto à

dispersão. No caso das orquídeas, Dressler (1981) faz as seguintes considerações: para a semente germinar numa nova área, ela necessita encontrar condições físicas que permitam a germinação e a ocorrência de um fungo apropriado com o qual possa formar uma micorriza; além disso, para se estabelecer, a planta madura deve ser autógama ou auto-compatível e, no último caso, encontrar um polinizador semelhante ao seu polinizador usual, para assegurar algumas poucas sementes nas primeiras gerações. Um exemplo prático disso é dado por van der Pijl (1972), que cita informações verbais de C. H. Dodson, dando conta de que algumas sementes de orquídeas provenientes das Índias Ocidentais chegam a alcançar a Flórida, germinando e dando origem a plantas adultas que, no entanto, não podem reproduzir-se devido à falta de polinizadores.

1.3.2. Padrões de distribuição em escala mundial

Um fato notável sobre a distribuição das orquídeas é que os diferentes continentes possuem distintas floras orquídeas (Dressler, 1981). Isso significa que grande parte da evolução da família ocorreu após os continentes estarem bem separados (Brieger, 1951; Dressler, 1981). No entender de Raven & Axelrod (1975) grande parte da evolução das plantas com flores ocorreu após a separação dos continentes.

Os autores não são concordes no estabelecimento da época de aparecimento das orquídeas. Garay (1964) indica seu aparecimento no início do Cretáceo. Já Brieger (1960a, 1971) prefere localizar seu aparecimento do Terciário Inferior. Dressler (1981), por sua vez, postula o Médio Eoceno, ou antes. Na ausência de fósseis indiscutivelmente atribuíveis às orquídeas (Schmid & Schmid, 1973), não há evidências óbvias de sua antiguidade, a não ser aquelas dadas pelos padrões de distribuição dos táxons dentro da família, principalmente as disjunções, em comparação com a ocorrência de barreiras geográficas com idade geológica conhecida. Isso é válido principalmente nas regiões tropicais, pois estas não foram submetidas a mudanças tão profundas quanto no hemisfério norte, onde as sucessivas glaciações durante o Terciário eliminaram floras inteiras ou causaram migrações maciças em direção ao sul (Brieger, 1971).

Segundo Brieger (1958, 1960a, 1971), a família Orchidaceae apresenta duas grandes disjunções: a primeira, entre a África e áreas adjacentes, de um lado, e a Ásia e América do outro, a segunda entre os trópicos americano e asiático. A primeira afeta a família ao nível de subfamílias, separando as Orchidoideae, essencialmente africanas, das demais subfamílias, predominantemente asiático-americanas. A segunda disjunção separa, dentro das subfamílias Neottioideae, Epidendroideae e Vandoideae, grupos de subtribos que são asiáticos ou americanos. Ainda segundo Brieger (1971), a disjunção entre a África tropical em contraste com os trópicos americano e asiático é uma anomalia, pois a regra é o contraste entre o Neotrópico americano e o Paleotrópico africano-asiático.

Os padrões de distribuição das orquídeas em escala mundial foram estudados por Garay (1964) e podem ser comparados, ao menos parcialmente, com os padrões apontados por Thorne (1973) para o conjunto das plantas com sementes. As conclusões de Garay (1964) estão resumidas na tabela 1, onde pode ser visto que 11 dos gêneros listados apresentam distribuição Pantropical, dos quais apenas 2 são efetivamente epifíticos. Thorne (1972) fala em 231 gêneros de plantas com sementes apresentando esse padrão de distribuição.

Tabela 1: Gêneros de orquídeas que apresentam disjunções intercontinentais (segundo Garay, 1964).

Pantropical	África-América do Sul	Malásia-Índia-Madagascar-África	Trans-pacífica	Ásia-América do Norte
<i>Habenaria</i> <i>Goodiera</i> <i>Corymborchis</i> <i>Vanilla</i> <i>Liparis</i> <i>Malaxis</i> <i>Polystachya</i> <i>Bulbophyllum</i> <i>Calanthe</i> <i>Oeceoclades</i> <i>Eulophia</i>	<i>Maniella</i> <i>Pteroglossaspis</i> <i>Palmorchis</i> / <i>Diceratostele</i>	<i>Disperis</i> <i>Satyrium</i> <i>Brachycorythis</i> <i>Zeuxine</i> <i>Cheirostylis</i> <i>Galeola</i> <i>Nervilia</i> <i>Oberonia</i> <i>Phajus</i> <i>Agrostophyllum</i> <i>Acampe</i> <i>Angraecum</i> <i>Mystacidium</i>	<i>Epistephium</i> <i>Tropidia</i> <i>Erythrodes</i> <i>Cranichis</i> / <i>Coilochilus</i>	<i>Tipularia</i> <i>Pogonia</i>

Segundo Garay (1964), disjunção entre África e América do Sul ocorre em 4 gêneros de orquídeas, como em *Pteroglossaspis* (FIG. 3). Trata-se de um padrão muito bem conhecido e documentado para várias famílias vegetais. Corresponde ao que Thorne (1972) chama de padrão Americano-Africano, encontrado em 108 gêneros de plantas com flores. Explicações para a disjunção de táxons entre a África e a América do Sul caem em um dentre três grupos: 1) dispersão a longa distância (Thorne, 1973; Smith, 1973), 2) pontes de terra, 3) expansão do fundo oceânico (Raven & Axelrod, 1974, 1975; Cracraft, 1975). Embora Raven & Axelrod (1974) considerem que seja um erro imputar à dispersão a longa distância todas as similaridades entre América do Sul e África, ressaltam que algumas famílias (inclusive as Orchidaceae) evoluíram mais recentemente ou são tão facilmente dispersas, que poderiam ter se distribuído entre a América do Sul e a África por dispersão a longa distância.

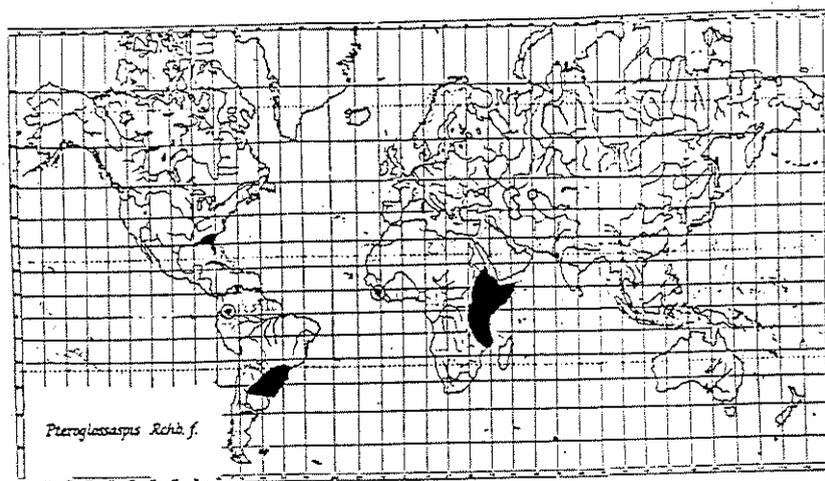


FIG. 3: Distribuição geográfica do gênero *Pteroglossaspis* Rchb. f. (segundo Garay, 1964).

Padrão de distribuição disjunto entre Malásia-Índia-Madagascar-África é encontrado em 13 gêneros de orquídeas (Garay, 1964) como, por exemplo, em *Brachycorythis* (FIG. 4). Corresponde àquele que Thorne (1972) trata como padrão Africano-Eurasiático-Malesiano, que inclui 106 gêneros de plantas com sementes. Segundo Garay (1964) esse padrão seria explicado, possivelmente, pela existência de uma série de ilhas, hoje submersas, que interligariam essas massas de terra. Igualmente Thorne (1972) procura explicar todas as disjunções entre a África e a Eurásia através de migrações por terra pela região do Oriente Médio ou por ilhas no Oceano Índico existentes no passado. Cracraft (1975) já prefere admitir que muitos dos padrões de disjunção recentes entre África Tropical e Ásia Tropical são melhor interpretados por vicariância de uma biota antes largamente dispersa.

Disjunção trans-pacífica aparece em 5 gêneros de orquídeas (Garay, 1964), entre os quais *Tropidia* (FIG. 5). Este padrão corresponde ao que Thorne (1972) trata como Anfi-Pacífico Tropical, incluindo 89 gêneros de plantas com sementes. De acordo com Garay (1964), constitui o padrão mais problemático, sendo causado por dispersão na direção oeste-leste, contrariamente a todos os outros casos; para esse autor, o padrão trans-pacífico deve ter uma origem antiga: no caso de *Epistephium* (citado pelo autor como exemplo deste padrão), a dispersão deve ter ocorrido antes do soerguimento dos Andes, pois trata-se de um gênero de terras baixas e com preferência por savanas ou campos de formação geológica antiga. Tal argumentação é supérflua se considerarmos válida a possibilidade da disjunção não ter sido causada por dispersão a longa distância.

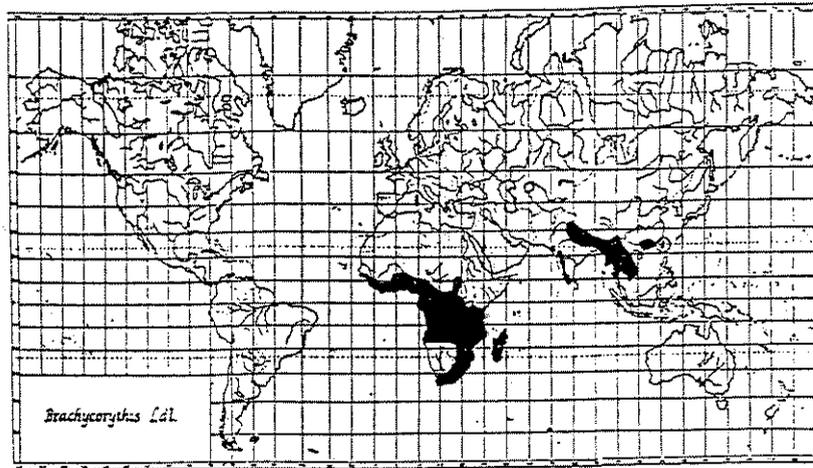


FIG. 4: Distribuição geográfica do gênero *Brachycorythis* Lindl. (segundo Garay, 1964).

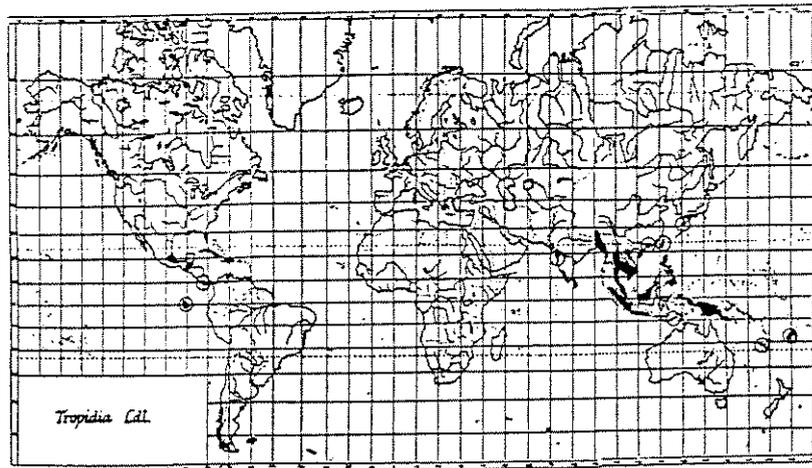


FIG. 5: Distribuição geográfica do gênero *Tropidia* Lindl. (segundo Garay, 1964).

Finalmente, Garay (1964) cita 2 gêneros com distribuição disjunta entre Ásia e América do Norte, entre os quais, *Tipularia* (FIG. 6); segundo o autor, ambos devem ter exibido previamente uma distribuição contínua através do estreito de Behring, obliterada durante o Pleistoceno. Essa interpretação está em concordância com Cracraft (1975), para quem esse padrão é explicado por de vicariância de uma flora e fauna ancestrais amplamente dispersas. Thorne (1972) trata esse padrão pelo nome de Asiático-Oriental Americano e também acredita que ele foi causado por dispersão através do estreito de Behring.

Garay (1964) não encontrou, entre as orquídeas, nenhum caso de disjunção entre América do Sul e América do Norte, embora haja vários exemplos desse padrão em outras famílias. Isso possivelmente poderia ser explicado pelo fato de que as plantas envolvidas nesse tipo de disjunção são, principalmente, plantas de deserto e plantas de clima temperado. As regiões desérticas das Américas do Sul e do Norte, por exemplo, possuem em comum cerca de 50 espécies, ou pares de espécies muito próximas (Solbrig, 1972).

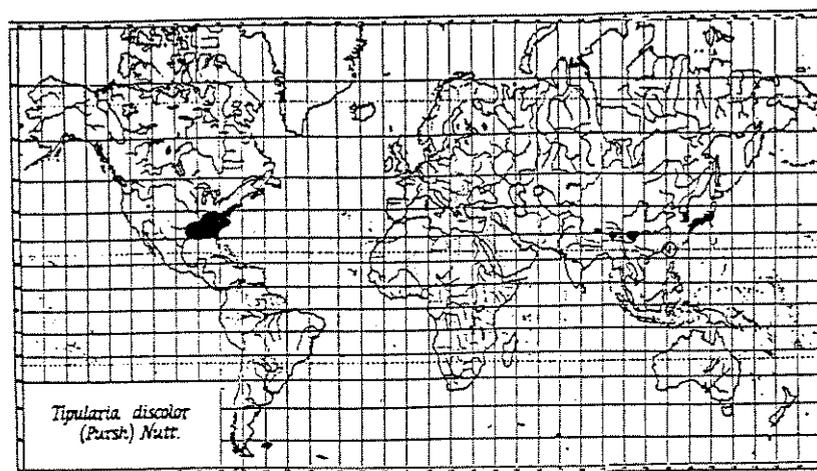


FIG. 6: Distribuição geográfica de *Tipularia discolor* (Pursh) Nutt. (segundo Garay, 1964).

De acordo com Brieger (1969a), a distribuição geográfica das orquídeas é definida por um padrão básico, desenvolvido através da expansão vagarosa de áreas, sobreposto por um padrão secundário resultante de dispersão a longa distância. As disjunções intercontinentais, ao nível de espécie, devem ser causadas por dispersão a longa distância, como será discutido mais à frente. Um caso que é mais facilmente interpretado em termos de dispersão a longa distância é a distribuição da subtribo Sarcanthinae. Segundo Garay (1964), ela indica claramente uma dispersão transoceânica de leste para oeste, seguindo a corrente de convecção inter-tropical (Doldrums), já que o padrão de distribuição observado para a subtribo e o padrão dessa frente inter-tropical são notavelmente similares. Soma-se a isso o fato de que as relações filogenéticas entre os gêneros também dão apoio a essa hipótese, ou seja, os gêneros mais primitivos estão localizados na Ásia Tropical e o número de caracteres considerados evoluídos aumenta numa direção Leste-Oeste, em direção a Madagascar, África e América do Sul. Brieger (1958) já afirmava que algum fator, provavelmente as monções, deveria favorecer a dispersão das orquídeas do sudoeste da Ásia (Índia - Malaya) para a África (incluindo Madagascar).

É importante ressaltar que dos 35 (ou 33) gêneros apontados por Garay (1964), 27 são terrestres, o que, para as orquídeas, é indicativo de uma maior antiguidade filogenética. Para Garay (1964), isso sugere que a expansão inicial da família teve lugar antes que o epifitismo tivesse evoluído. Brieger (1958, 1960a), no entanto, considera que as epífitas apresentam uma freqüência mais baixa de dispersão que as terrestres, porque estas últimas são, ecologicamente, menos especializadas. Sendo as epífitas consideradas filogeneticamente mais recentes, uma terceira hipótese seria plausível - a de que os antepassados das espécies terrestres de hoje já estariam presentes nas biotas afetadas pela deriva continental enquanto as epífitas, sendo de origem mais recente, teriam tido menos tempo de se dispersar. É interessante ressaltar, no entanto, que segundo Brieger (1958) dispersão parece ocorrer mais ou menos com a mesma freqüência em todas as subfamílias de Orchidaceae.

Outro fato interessante apontado por Brieger (1958) é que o saprofitismo, embora bastante raro entre as orquídeas (cerca de 20 gêneros no total) é comparativamente comum entre os gêneros amplamente dispersos (8 gêneros). Há também uma forte correlação entre atividade evolucionária (medida em número de espécies por gênero) e dispersão (Brieger, 1958). Enquanto entre os gêneros pequenos (menos de 20 espécies), apenas 2% apresentam dispersão ampla, entre os gêneros com grande número de espécies (acima de 100), 38% são dispersos por mais de um continente (Brieger, 1958).

Ao nível de espécie, são poucos os casos de disjunção inter-continental. Apenas umas poucas espécies permaneceram imutáveis após a colonização de um novo continente (Garay, 1964); a maioria das dispersões intercontinentais resulta numa diversificação evolucionária e, pelo menos, em especiação (Brieger, 1969a). Entre as espécies que aparecem no Brasil, três podem ser citadas como exemplo de disjunção inter-continental. *Eulophia alta* (L.) Fawcet & Rendle aparece nas Américas, desde a Flórida até o Brasil e também em todo o Sudoeste e Centro da África. *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. aparece nas Américas desde a Flórida até o Brasil, Argentina e Paraguai e também na África continental, desde a Guiné Bissau, em direção Leste e Sudeste até Tanzânia e Moçambique, além da ilha de São Tomé e Madagascar. *Liparis nervosa* (Thunb.) Lindl. aparece nas Américas desde o México até o Brasil e Peru, além da África (Nigéria, Sierra Leone) e Ásia (Hong-Kong, Formosa, China, Japão). É interessante destacar que *Oeceoclades maculata*, segundo Stern (1988), é uma espécie de origem africana que chegou às Américas por dispersão a longa distância, numa época em que esses continentes se encontravam mais próximos. De maneira semelhante, no caso de *Liparis nervosa* (Thunb.) Lindl., Garay (1972) acredita numa migração da Ásia em direção à América, por dispersão a longa distância. Gentry & Dodson (1987) afirmam que a distribuição atual dos gêneros pantropicais *Liparis*, *Malaxis*, *Vanilla*, *Polystachya* e *Bulbophyllum* foi alcançada via dispersão a longa distância.

Portanto, ao nível de espécies, as disjunções inter-continentais, em orquídeas, têm sido interpretadas como resultantes de dispersão a longa distância. O caráter

intercontinental na distribuição dos gêneros envolvidos é dado por apenas uma ou poucas espécies que aparecem em um dos continentes, em contraposição a várias espécies no outro continente. O gênero *Eulophia* possui mais de 200 espécies, sendo 140 encontradas apenas na África (Schlechter, 1927), enquanto nas Américas a única espécie ocorrente é *Eulophia alta*. O gênero *Oeceoclades*, por sua vez, apresenta só uma espécie amplamente distribuída - *Oeceoclades maculata* - ao passo que na África e Madagascar ocorrem cerca de 30 espécies. No gênero *Liparis* esse desequilíbrio é menos evidente, mas ainda perceptível; ele engloba mais de 250 espécies, das quais apenas cerca de 12 ocorrem na América do Sul - enquanto isso, as estimativas de Seidenfaden (1976) para alguns países asiáticos são as seguintes: Índia- 60 espécies, Sumatra- 40 espécies, Malaya- 22 espécies, Laos, Cambodja, Vietnã, Tailândia- 30 espécies. No caso específico de *Oeceoclades maculata*, sua progressão nas Américas vem sendo acompanhada ano após ano, conforme relatado nos trabalhos de Dod (1986) e Stern (1988).

Para Brieger (1969a), dispersão a longa distância é a única explicação possível quando elementos de um táxon são encontrados numa área totalmente distante e separada da área onde ocorre a maioria dos membros do táxon. Essa interpretação é discutível pois alguns casos parecem indicar um caminho inverso. Stebbins (1971), por exemplo, cita o caso de *Hypochaeris*, um gênero de Compositae ocorrente no oeste da Ásia (3 espécies), Europa / norte da África (9 espécies) e América do Sul (40 espécies), onde as evidências citológicas indicam que as espécies asiáticas seriam as mais antigas e o centro de variação encontrado na América do Sul seria secundário. Qualquer uma das duas interpretações é, até certo ponto, especulativa, por incluir o conceito de "centro de origem", quando a distribuição passada de um táxon pode ser de difícil determinação e muito diferente da distribuição atual. Cain (1944) discutiu com detalhes os modelos para determinação do "centro de origem" de um táxon, mostrando a forte incoerência entre os diferentes métodos propostos.

De qualquer modo, dispersão a longa distância é uma situação excepcional e rara entre as orquídeas, apesar da facilidade de transporte de suas sementes. Se considerarmos o número de espécies de orquídeas naturais existentes - 20.000 segundo Atwood (1986) - e o número de espécies envolvidas com disjunções intercontinentais - apenas 5 são apontadas por Garay (1964) - fica fácil perceber que a porcentagem é muito pequena. É claro que nessas afirmações não estão sendo consideradas possíveis espécies vicariantes ou filogeneticamente aparentadas que possam existir em diferentes continentes, pois quase não há informações sobre isso na literatura.

1.3.3. Padrões de distribuição na América do Sul

Se levarmos em conta as estimativas hoje disponíveis, a América do Sul tropical é a região do mundo mais rica em orquídeas. Ela possui, segundo Brieger (1960a), duas regiões com máxima concentração de orquídeas: a região sudeste,

principalmente leste e sul do Brasil, e a região noroeste, que inclui toda a área dos Andes, da Bolívia até o oeste da Venezuela, mais a América Central e o sul do México. Brieger (1962) considera que: a) em geral, a dispersão é seguida por uma diversificação em vários graus desde a formação apenas de subespécies até a formação de novos gêneros, e b) a frequência da dispersão depende tanto da idade filogenética do grupo ao qual pertence a forma dispersa como da sua atividade evolutiva.

Dentro da América do Sul, a maior riqueza de orquídeas é notada, sem dúvida, nos contrafortes da parte norte dos Andes, onde o número de espécies chega a ser impressionante (FIG. 7). Esses fatos indicam que, pelo menos no que diz respeito às orquídeas, podem ser válidas as considerações de Gentry (1982a, 1986, 1989) apresentadas a seguir. Comunidades individuais de plantas nos Neotrópicos possuem mais espécies que suas equivalentes paleotropicals (Gentry, 1982a). A riqueza desproporcionada de espécies vegetais no Neotrópico se deve, em grande medida, à relativamente recente especiação explosiva de epífitas, arbustos e "palmettos" ao longo da base e ladeiras baixas dos Andes e da Cordilheira da América Central, mas também à alta diversidade de árvores e lianas nas terras baixas amazônicas, que têm uma origem diferente (Gentry, 1986). A maioria das plantas neotropicais pertence a: (1) táxons que são primordialmente árvores do dossel e lianas e, sem exceção, têm seu centro de distribuição e diversificação no Amazonas ("Amazonian-centered") ou (2) táxons que são principalmente epífitas, arbustos ou ervas tipo "palmettos" e que têm, fundamentalmente, centros de diversificação extra-amazônicos, com concentração de espécies no norte da região andina e, muitas vezes, também no sul da América Central ("Andean-centered") (Gentry, 1982b, 1986). Na parte baixa da região norte dos Andes, o endemismo é muito pronunciado nos grupos "Andean-centered" e os gêneros tendem a ser invulgarmente grandes e vistosos (Gentry, 1989). Essas considerações são coerentes com a riqueza exuberante de orquídeas na América do Sul, especialmente na região norte dos Andes, bem como com a pobreza de orquídeas na Amazônia. Os padrões de distribuição observados na Amazônia são fortemente influenciados pelos fatos considerados acima, tanto que Forero & Gentry (1988) afirmam, com base nos padrões básicos observados na Amazônia e Noroeste da América do Sul, que aquelas famílias compostas principalmente por espécies arbóreas, tendem a possuir uma distribuição mais ampla, enquanto famílias predominantemente arbustivas ou herbáceas, apresentam, comumente, distribuição restrita a áreas menores, usualmente devido à distribuição disjunta do habitat.

A concentração de espécies nos Andes é interpretada por Gentry (1989) como decorrente de uma especiação "explosiva", muito ativa, geralmente simpátrica, nos terrenos escarpados e nas justaposições de diferentes tipos de vegetação associadas com a orogenia dos Andes. Gentry & Dodson (1987) e Gentry (1989) suspeitam que, em orquídeas, onde esse tipo de processo (evolução em ilhas ou topos isolados de montanhas, através de um "habitat" dinâmico, levando a condições ótimas para deriva genética com fixação aleatória de diferentes combinações de alelos nas populações) é complementado por intrincadas interações co-evolutivas, a especiação

pode levar apenas 15 anos. A isso se soma que a região norte dos Andes representa justamente a área de interligação entre a América Central e a do Sul, ou seja, a área de entrada de elementos temperados, eventualmente advindos da América do Norte.

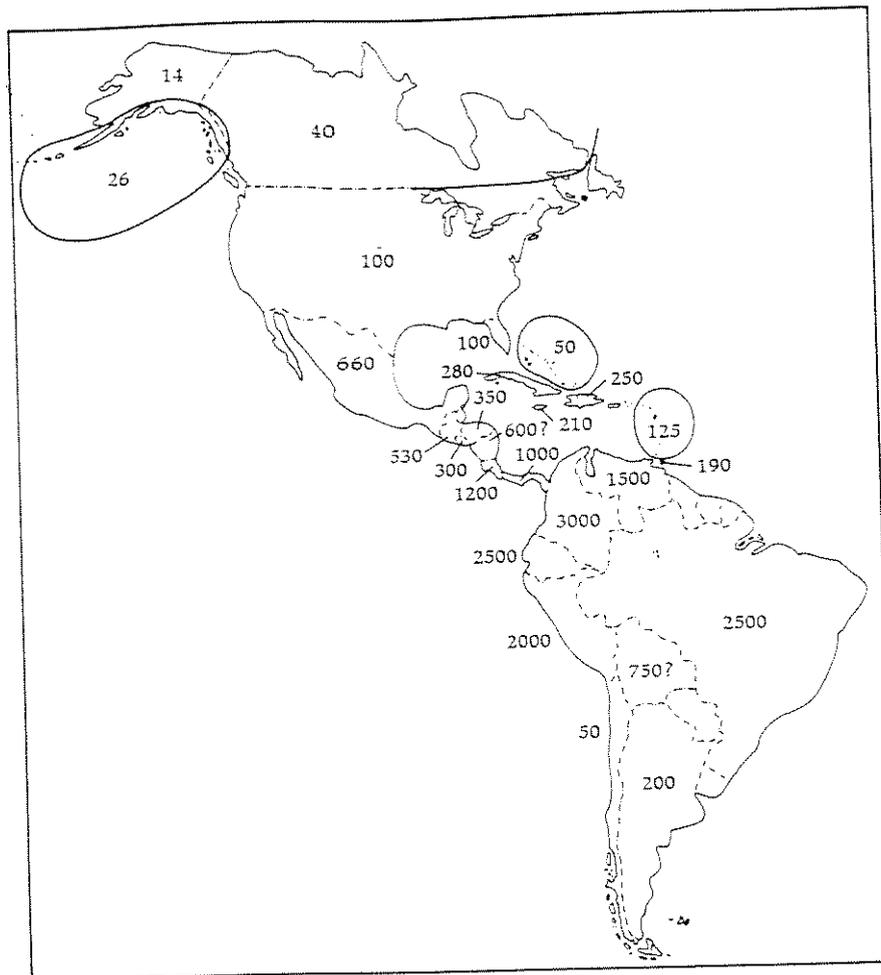


FIG. 7: Número aproximado (conservativo) de espécies de orquídeas em diferentes regiões das Américas. (segundo Dressler, 1981).

Neste ponto seria bom lembrar que, de acordo com Raven & Axelrod (1974, 1975) e Raven (1979), somente a partir do final do Eoceno aumentaram as oportunidades de migração entre a América do Sul e a América do Norte, inicialmente através de ilhas e, somente há 5-7 milhões de anos B.P., através da conexão direta por terra, estabelecida com o surgimento do Canal do Panamá; essa conexão propiciou um incremento da flora tropical e subtropical da América do Norte, a partir de elementos da América do Sul (de origem Gondwânica) e o incremento da flora temperada e montana das Américas do Sul e Central, a partir de elementos da América do Norte (de origem Laurásica), especialmente no Alto

Plioceno e Quaternário, com as glaciações e surgimento de montanhas em escala global. Cracraft (1975) também afirma que a América do Sul parece ter contribuído com elementos tropicais para a América do Norte enquanto esta última contribuiu principalmente com elementos temperados para a América do Sul. Em relação às orquídeas, isso estaria coerente com o fato de Brieger (1969b, 1971) apontar a Costa Rica como uma zona de transição, com elementos da América Central e da América do Sul. Raven & Axelrod (1974) chegam a listar alguns gêneros que teriam alcançado a América do Sul a partir da América do Norte através de "mountainstops" (saltos de montanha em montanha), principalmente durante o Pleistoceno, dentre os quais o gênero *Habenaria* (Orchidaceae). A distribuição atual de *Habenaria*, no Brasil, com máxima representatividade em regiões montanas (campos rupestres, campos de altitude) está coerente com a suposição de Raven & Axelrod (1974).

A segunda região mais rica em orquídeas na América do Sul é o leste do Brasil, onde se encontra a Floresta Atlântica. Segundo Gentry (1982b) as florestas do leste do Brasil constituem um segundo centro de diversificação para muitos táxons "Amazonian-centered". A julgar pela diversidade das orquídeas, o mesmo poderia ser afirmado em relação aos táxons "Andean-centered". A costa do Brasil, na interpretação de Gentry (1982b), é notável por sua concentração de espécies primitivas em uma área restrita, e poderia ter servido como área-fonte para outras regiões fitogeográficas geologicamente mais recentes (como os Andes e a maior parte da Amazônia, que estava submersa no Pleistoceno). Em relação às orquídeas, no entanto, não há evidências de que os táxons do leste brasileiro sejam mais primitivos que os andinos e amazônicos.

A região Atlântica (bem como a região do Brasil Central) não representa uma zona contínua e homogênea e embora não seja possível distinguir, no caso das orquídeas, zonas florísticas separadas, o que existe são séries de espécies que se substituem progressivamente, indicando que o fator decisivo (na especiação) foi a existência de gradientes climáticos, na direção norte para sul, conforme os graus de latitude e na direção leste para oeste, conforme a distância do Atlântico e a transição de um clima marítimo para um clima continental (Brieger, 1969b, 1969c). Embora não haja, ao menos para as orquídeas, levantamentos florísticos separados e completos para os campos de altitude que aparecem nos picos das serras relacionadas com a Mata Atlântica, estes, quando considerados separadamente da floresta em seu entorno, parecem abrigar uma flora distinta, constituída, em alguns casos de elementos relictuais (Poaceae - Bambusoideae) e, em outros casos, de elementos que se adaptaram aos campos a partir das matas (Bromeliaceae). No caso das Bromeliaceae no Rio de Janeiro, estudadas por Martinelli & Vaz (1986/1988), os elementos dos campos de altitude apresentaram quatro padrões de distribuição: a) táxons com ampla distribuição na América do Sul, desde a Venezuela até a Argentina e, no Brasil, principalmente na costa leste e nordeste; b) táxons com distribuição na costa leste do Brasil e nas florestas mais do interior (Minas Gerais); c) táxons ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro e no Estado de Minas Gerais, em campos rupestres e campos de altitude; d) táxons endêmicos do Rio de Janeiro.

Segundo Brieger (1960a), há indicações de que houve pelo menos uma conexão, no médio Terciário, entre as regiões amazônica e leste brasileira, o que explicaria a existência de áreas restritas na região cacauzeira do sul da Bahia e na região de Ubatuba, nas quais aparecem, em isolamento geográfico, espécies de orquídeas iguais ou aparentadas com espécies da região amazônica (Brieger, 1969a). Bigarella & Andrade-Lima (1982) também fazem menção à presença de algumas espécies típicas da Floresta Amazônica na Floresta Atlântica próxima do sul da Bahia e Espírito Santo, o que sugeriria uma expansão pretérita da floresta Amazônica, favorecida pelo incremento da umidade. A ligação Amazônia / leste brasileiro poderia ter ocorrido ao longo da costa brasileira, atravessando a região nordeste (Allorge & Sastre, 1991), através do Brasil Central (Bigarella & Andrade-Lima, 1982), através de uma combinação desses dois casos ou, ainda, através das florestas-galeria do Brasil central (Prance, 1979).

A Floresta Amazônica, embora relativamente mais pobre em orquídeas, apresenta muitas espécies características. O primeiro fato marcante em relação às orquídeas amazônicas é que elas são muito mais numerosas nas "campinas" e nas matas que margeiam os igarapés e igapós do que nas matas de terra firme. Cerca de 91 gêneros de orquídeas que ocorrem na Amazônia são neotropicais, 7 são pantropicais e apenas um é essencialmente subtropical; são poucos os gêneros de orquídeas que - como *Orleanesia*, *Duckeela* e *Xerorchis* - têm seu centro de distribuição na bacia amazônica (Braga, 1987). Possivelmente, o gênero de orquídeas amazônico por excelência seja *Catasetum*, com cerca de 40 espécies na região, o que representa cerca de 2/3 das espécies conhecidas para o gênero (Miranda, 1996). Segundo Brieger (1971) as orquídeas da Amazônia não oferecem nenhuma indicação de que sejam relictos mas sim infiltrações de áreas externas para dentro da Amazônia. Elas devem ter penetrado na região em tempos geológicos bem recentes, a partir de meados do Terciário (Brieger, 1964), sendo oriundas, provavelmente, do escudo das Guianas e da América Central (Brieger, 1971; Braga, 1981, 1987). Aliás, Gentry (1982b) considera que, em termos fitogeográficos, a região das Guianas deveria ser considerada uma sub-seção da Amazônia. Segundo Braga (1987), a maioria das 500 espécies de orquídeas encontradas na região amazônica, ocorre em campinas. Esse fato, aliado ao elevado grau de afinidade florística entre as orquídeas do escudo das Guianas e as das campinas da Amazônia brasileira reforça a idéia de que elas derivam do escudo das Guianas e sugere a ocorrência de uma conexão no passado. A isso se soma o fato observado por Brieger (1964) de que a Bacia Amazônica apresenta uma menor concentração de endemismos que as regiões andina e leste brasileira. A relativa pobreza de orquídeas na Amazônia, está de acordo com as colocações de Gentry (1982b, 1986) quanto à predominância de árvores de dossel e lianas entre os táxons "Amazonian-centered" e quanto à pouca representatividade dos táxons "Andean-centered" na Amazônia (apenas 11% de suas espécies).

Outra região chave quando se pretende discutir a distribuição de plantas nos Neotrópicos é a região das Guianas, uma região geologicamente muito antiga e muitas vezes apontada como área de alto endemismo e de muito interesse fitogeográfico, especialmente as terras altas. Abrange, além das Guianas propriamente ditas, áreas da Venezuela, Brasil e, mesmo da Colômbia (Forero, 1988). Embora Maguire (1970) ressalte o caráter *sui generis* da região, pelo grande número de espécies (consideradas, em grande parte, autóctones), pela composição florística única e pelo alto grau de endemismo, os estudos de Steyermark (1979, 1982) indicam um grau de endemismo muito menor para as Guayanas venezuelanas (mesmo no alto dos “tepui”) que os 90-95% apontados por Maguire (1970). Mesmo o propalado grande isolamento dos “tepui” é colocado em dúvida por Huber (1988). Gentry (1982b) considera que muitas das espécies da região são comuns à Amazônia, mesmo nos picos dos “tepui”, de modo que a região poderia ser considerada apenas uma sub-seção da Amazônia e não uma região florística própria. Do mesmo modo, Poncy (1991), estudando a distribuição do gênero *Inga*, concluiu que seria preferível um modelo que integrasse as Guianas em uma unidade florística Guiano-Amazônica. Uma observação das quase 500 espécies de orquídeas inventariadas por Schweinfurth (1967) para a região das Guianas leva a conclusões idênticas às dos autores acima. *Catsetum* L. C. Rich. ex Kunth, um gênero essencialmente amazônico, é representado por 19 espécies na região das Guianas. Para Gentry (1982b), a região parece mais abrigar sobreviventes antigos, não representando um centro ativo de diversificação. Maguire (1970), considera que a flora primordial das Guianas possui maior afinidade com a flora do Brasil central embora hoje, a Bacia Amazônica represente uma barreira efetiva para o intercâmbio entre as duas regiões. Aliás, as relações entre fauna e flora das “highlands” da Venezuela e das “tablelands” do sudeste do Brasil com aquelas dos Andes já é noticiada desde há muito tempo (Vuilleumier, 1971). Steyermark (1982) ressalta vários gêneros de diferentes famílias (*Marcetia*, *Microlicia*, *Tibouchina*, *Borreria*, *Declieuxia*, *Vellozia*), presentes principalmente em “habitats” abertos, que aparecem na região do Pantepui (Venezuela) cuja distribuição está centrada no Brasil. Já alguns táxons de “habitats” florestados (*Aiouea*, *Eugenia*, *Euplassa*, *Amaioua*, *Tapirira guianensis*) que aparecem no Pantepui e na Amazônia, voltam a aparecer no leste do Brasil, saltando a barreira do Planalto do Brasil (Steyermark, 1982). Ao contrário, de Granville (1988) considera, com base na distribuição de alguns gêneros e famílias, que na flora da Guiana Francesa são muito importantes as espécies endêmicas (35%), em segundo lugar as espécies amplamente distribuídas (26,3%) e só em terceiro lugar as espécies Guiano-Amazônicas. Essa aparente contradição parece indicar que a flora das Guianas abriga elementos bem distintos, predominantemente lenhosos, relacionados com as terras baixas ou predominantemente herbáceos, relacionados com as terras altas. Nessa linha de raciocínio, Allorge & Sastre (1991) consideram que as Guianas formam um local de encontro entre fauna e flora de áreas abertas e áreas florestais. A importância das orquídeas, nas comunidades mais abertas da região das Guianas pode ser percebida no trabalho de Ramirez *et al.* (1988); esses autores, estudando uma comunidade da

Guayana Venezuelana listam Orchidaceae como uma das famílias mais importantes em número de gêneros e espécies, junto com Melastomataceae, Rubiaceae e Compositae. Como se percebe, a questão da existência de uma província fitogeográfica guiana e de um refúgio guiano permanece em discussão. Enquanto Maguire (1970), Prance (1973), Allorge & Sastre (1991) e Lourenço (1991), entre outros, são favoráveis, outros autores, preferem enfatizar as semelhanças entre a flora das Guianas e da Amazônia (Gentry, 1982b; Poncy, 1991) ou do Brasil Central (Steyermark, 1982). No que diz respeito às orquídeas a semelhança florística entre a Amazônia e as Guianas é coerente com os dados de Werkhoven (1986), ao afirmar que a maioria das orquídeas do Suriname pertence às florestas das terras baixas neotropicais, região essa formada, basicamente, pela floresta amazônica. Igualmente, Cremers & Hoff (1992) consideram as florestas densas de baixas altitudes como as mais ricas em orquídeas na Guiana Francesa. O grau relativamente baixo de endemismos nas Guianas também é condizente com os dados disponíveis em inventários de orquídeas da região (Schweinfurth, 1967; Werkhoven, 1986, 1992; Billiet, 1989; Cremers & Hoff, 1992).

As outras duas regiões fitogeográficas normalmente citadas para o Brasil - a região das caatingas e a dos pampas - são muito pobres em orquídeas. No domínio das caatingas, orquídeas só aparecem em áreas muito restritas, os chamados "brejos" de altitude, que representam encraves mais úmidos, com vegetação florestal. As orquídeas desses brejos mostram afinidade tanto com a Amazônia [p. ex *Catasetum macrocarpum* L. C. Rich., *Dimerandra emarginata* (Meyer) Hoehne e o gênero *Polycynis* Rchb. f.] (Barros, 1985) quanto com a Mata Atlântica [por exemplo *Eurystyles cotyledon* Wawra e *Masdevallia infracta* Lindl.]. Barbosa (1996), num levantamento florístico restrito às Dicotiledôneas de uma área de mata na Paraíba, também observou uma expressiva contribuição de elementos amazônicos e atlânticos na composição florística dessa mata.

Os padrões de distribuição apresentados pelas espécies e gêneros de orquídeas ocorrentes na América do Sul não diferem daqueles constatados para outras famílias vegetais. Ao nível dos gêneros, há pelo menos 6 padrões constatáveis:

- a) **gêneros de ampla distribuição** - exemplos de gêneros de ampla distribuição são *Epidendrum*, *Maxillaria* e *Isochilus*. Todos eles apresentam espécies em praticamente todas as formações vegetais da América do Sul, exceto aquelas predominantemente xerofíticas. É interessante notar que, enquanto *Epidendrum* e *Maxillaria* são gêneros grandes, com mais de 300 espécies, *Isochilus* é um gênero pequeno com apenas 2 espécies;
- b) **gêneros restritos a um único tipo de vegetação** - dentre eles, podemos citar *Promenaea* e *Pabstia*, ambos exclusivos da Floresta Atlântica e *Acaccalis*, exclusivo da Floresta Amazônica;
- c) **gêneros disjuntos entre Amazônia e Floresta Atlântica** - *Stanhopea* e *Xylobium* são dois gêneros que poderiam exemplificar a disjunção entre a Floresta

Amazônica (e também as florestas baixas da face oeste dos Andes) e a Floresta Atlântica. Às vezes chegam a alcançar as matas do nordeste do Brasil, como é o caso de *Coryanthes*. De acordo com Brieger (1958) a disjunção florística entre o Sudeste e o Noroeste da América do Sul é reconhecível ao se estudar a distribuição das subtribos Oncidiinae e Laeliinae (Orchidaceae);

- d) **gêneros disjuntos entre os contrafortes dos Andes e o leste do Brasil** - poucos casos são conhecidos de disjunção entre a região andina e o leste do Brasil. *Brachionidium* é um dos poucos casos que podem exemplificar esse padrão, aparecendo na Floresta Atlântica (RJ e SP) e nos contrafortes dos Andes e montanhas da América Central;
- e) **gêneros disjuntos entre a zona costeira do Brasil e o Brasil Central** - podem ser exemplificados por *Sophranitella*, *Constantia* e *Pseudolaelia*. O primeiro deles aparece nas florestas de restinga e torna a aparecer em matas-galeria do Brasil Central, embora não seja encontrado nos contrafortes da Serra do Mar. *Constantia* e *Pseudolaelia* aparecem em regiões altas da Serra do Mar e voltam a aparecer nos campos rupestres;
- f) **gêneros repartidos entre a Amazônia e o Brasil Central** - *Palmorchis* aparece na Floresta Amazônica, alcançando as matas-galeria do Brasil Central.

Analisando os padrões ao nível de espécie, o quadro é um pouco mais complexo. Podem ser constatadas:

- a) **espécies de ampla distribuição** - é o caso de *Eulophia alta* (L.) Fawcet & Rendle e de *Stenorrhynchus lanceolatus* (Aubl.) L. C. Rich., ambas ocorrentes em todas as formações campestres do Brasil e países vizinhos; é, também, o caso de *Epidendrum secundum* Jacq., que aparece em praticamente todas as formações vegetais sul americanas;
- b) **espécies endêmicas a um único complexo vegetacional** - *Habenaria magniscutata* Cattling e *Bulbophyllum wedellii* (Lindl.) Rchb. f., por exemplo, são exclusivas dos campos rupestres; *Pabstia jugosa* Garay, por sua vez, é exclusiva da Floresta Atlântica, aparecendo nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro; já *Acacallis cyanea* Lindl. e *Cattleya eldorado* Lindl. são espécies exclusivamente amazônicas, aparecendo entre a Venezuela e o Brasil, a primeira em florestas de igapó e a segunda, nas campinas;
- c) **espécies endêmicas estritas** - é o caso de *Constantia cipoensis* Porto & Brade, endêmica da Serra do Cipó, *Pseudolaelia irwiniana* Pabst, endêmica da região de Diamantina, *Laelia sincorana* Schltr., endêmica da Serra do Sincorá, e *Pseudolaelia canaanensis* (Ruschi) F. Barros, encontrada exclusivamente no vale do rio Canaã (ES);
- d) **espécies compartilhadas entre os campos rupestres e o cerrado** - é o que ocorre com *Epistephium laxiflorum*, por exemplo;
- e) **espécies compartilhadas entre o planalto central do Brasil e a Mata Atlântica** - *Bifrenaria aureo-fulva* (Hook.) Lindl. pode servir como exemplo deste padrão;
- f) **espécies compartilhadas entre o Brasil central e as planícies arenosas litorâneas** - como *Sophranitella violacea* (Lindl.) Schltr.

- g) **espécies compartilhadas entre o planalto central do Brasil e a região amazônica** - é o caso de *Cattleya violacea* (H.B.K.) Rolfe;
- h) **espécies compartilhadas entre o planalto central do Brasil e a região das Guianas** - como, por exemplo, *Cyrtopodium parviflorum* Lindl.;
- i) **espécies disjuntas entre a região andina e o leste do Brasil** - é o caso de *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer (= *Pleurothallis peduncularis* Lindl.);
- j) **espécies com distribuição estritamente andina** - como *Myoxanthus ceratohallis* (Rchb. f.) Luer que aparece nos Andes, desde a Venezuela até a Bolívia;
- k) **espécies compartilhadas entre a região amazônica e a região das Guianas** - por exemplo, *Bollea violacea* (Lindl.) Rchb. f. e *Brassavola martiana* Lindl.

Muitos autores, quando tratam de orquídeas, preferem atribuir os casos de distribuição disjunta nos Neotrópicos à dispersão a longa distância (por exemplo Prance, 1982a). No entanto, as disjunções básicas, como aquela entre a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica, parecem ser antigas e devidas a mudanças geomorfológicas (Bush, 1994), possivelmente ligadas às maiores oportunidades de dispersão nos períodos glaciais (Vuilleumier, 1971). Esse mesmo raciocínio aplica-se às disjunções encontradas em orquídeas de ambientes abertos, como aquela entre o Brasil central e as Guianas.

Brieger (1969b, 1971) reconhece, para as orquídeas, duas grandes disjunções na América tropical: a primeira separando a Região Andina de um lado e o Brasil Atlântico e Central do outro, sendo que as Bacias Amazônica e do Rio Paraguai representam a barreira de separação; a segunda disjunção separando a Região Andina da Região Meso-Americana, sendo que a Costa Rica representa a zona de transição, com elementos de ambas as partes. A disjunção entre os Andes e a América Central parece estar de acordo com os dados de Gentry (1982b), pois este autor considera que o sul da América Central representa um centro de diversificação secundário para os táxons "Andean-centered".

O histórico das orquídeas na América do Sul, apresentado por Braga (1987), está, em grande parte, em concordância com as considerações de Brieger (1960a, 1969b, 1971) e pode ser resumido como se segue. No Terciário, quando provavelmente as orquídeas penetraram na América, as bacias do Amazonas e Paraguai estavam cobertas por grandes extensões de água; isso provocou uma grande disjunção que separou uma região ao noroeste - toda a América Central e região andina, incluindo os contrafortes cisandinos - e outra a sudeste, formada aproximadamente pelo que hoje são os estados brasileiros desde Pernambuco até o Rio Grande do Sul. Uma disjunção secundária, dentro da região noroeste, separou, ao sul, a maior parte da região andina e, ao norte, a atual América Central. Uma terceira disjunção separou a América Central (até o sul do México) e as Grandes Antilhas. Provavelmente nesse período desapareceram as duas primeiras disjunções mencionadas, surgindo a possibilidade de intercâmbio de elementos entre as regiões antes disjuntas, o que só foi possível no último milhão de anos. Em grande parte essas considerações podem se encaradas como especulativas, uma vez que não há

como prová-las experimentalmente, no entanto, a literatura não registra explicações alternativas.

1. 4. Orquídeas dos campos rupestres

A vegetação conhecida por “campos rupestres” aparece nos estados de Minas Gerais, Bahia e Goiás, correspondendo mais ou menos às regiões altas (acima de 900 m.s.m.) desses estados (FIG. 8), raramente chegando até 700 m.s.m. (Giulietti *et al.*, 1997). Embora ocupem uma área relativamente pequena, quando comparados aos outros tipos de vegetação do Brasil, são de uma riqueza florística impressionante, chegando, provavelmente, a mais de 4000 espécies (Giulietti *et al.*, 1997). As áreas de campos rupestres estão circundadas por cerrado (no setor centro-sul mineiro e no setor goiano) ou por caatingas (no setor norte mineiro e no setor baiano), no entanto, dois fatos chamam a atenção: (a) os campos rupestres são floristicamente muito mais ricos que as vegetações circundantes e (b) aparentemente os campos rupestres guardam maior semelhança com outros tipos de vegetação - principalmente de outras regiões montanhosas da América do Sul - do que com os cerrados ou as caatingas.

Os primeiros trabalhos que demonstraram um interesse específico em relação às orquídeas dos campos rupestres foram os de Hoehne (1927), Magalhães (1956) e Pabst (1957a, 1957b, 1957c, 1958a, 1958b). Este último, numa série de relatos de viagem por várias regiões de Minas Gerais, incluindo as serras de Lavras, do Gongosoco, do Cabral, de Diamantina, do Ouro Branco, da Boa Vista, do Caraça, da Piedade e do Congo. Já naquela época, Pabst (1958a) listou, só para a Serra do Caraça, 34 espécies de orquídeas. Mais recentemente, determinadas regiões dos campos rupestres têm sido estudadas mais detalhadamente quanto à flora, merecendo menção, por darem certo grau de destaque às orquídeas, os trabalhos de Pabst & Strang (1977) para a Serra do Caraça, Giulietti *et al.* (1987) para a Serra do Cipó, Alves (1990, 1991) para o Parque Estadual do Itacolomi e a Serra de São José, Pirani *et al.* (1994) para Serra do Ambrósio e Toscano-de-Brito (1995) para o Pico das Almas.

Uma comparação dos inventários de orquídeas realizados por Barros (*in* Giulietti *et al.*, 1987) para a Serra do Cipó, localizada no centro-sul de Minas Gerais, e por Toscano-de-Brito (1995) para o pico das Almas, no centro-sul da Bahia, ambas regiões cobertas predominantemente por campos rupestres, permite algumas considerações interessantes. As espécies citadas nos dois trabalhos estão listadas no tabela 2. Nota-se que 15 % das 80 espécies da Serra do Cipó aparecem também no Pico das Almas e 26,6 % das 45 espécies do Pico das Almas são compartilhadas com a Serra do Cipó, o que é uma porcentagem considerável se levarmos em conta o isolamento das duas regiões. Isso está de acordo com as conclusões de Giulietti *et al.* (1987), de que ao nível específico, grande parte das plantas campestres da Serra do Cipó são também encontradas em outras serras mineiras e baianas.

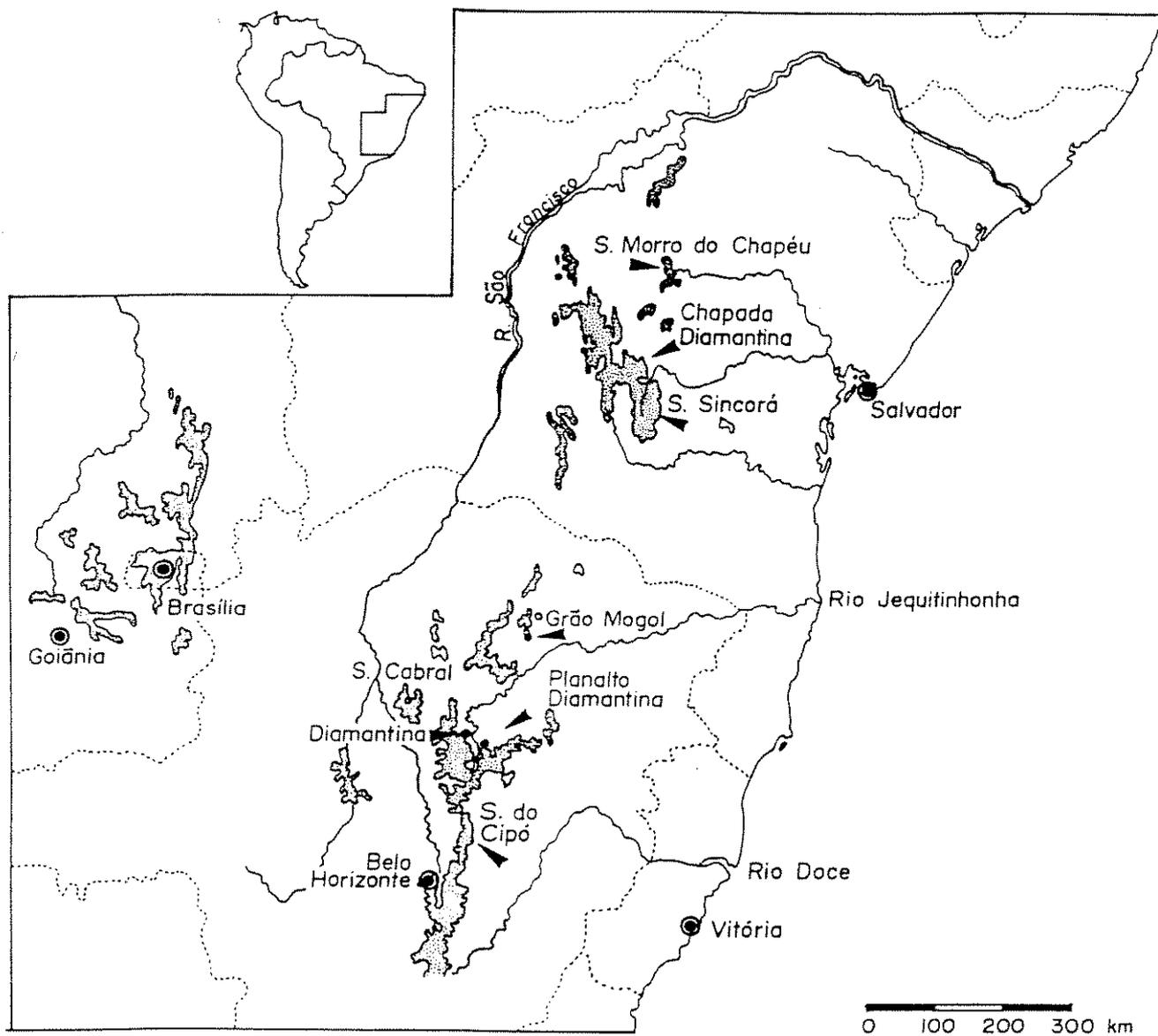


FIG. 8: Localização geográfica dos campos rupestres no Brasil.

SERRA DO CIPO

spp. em comum

PICO DAS ALMAS

1	Bifrenaria aurco-lilava		1	Harbottella crassifolia
2	Bifrenaria magnicalcarata	1	2	Ititibenera magnicalcarata
3	Bletia catenulata			
4	Brachystele ulae			
5	Brassavola tuberculata			
			3	Bulbophyllum cribbianum
6	Bulbophyllum micropetaliforme		4	Bulbophyllum ipanemaense
7	Bulbophyllum napellii			
8	Bulbophyllum warmingianum			
9	Bulbophyllum weddellii	2	5	Bulbophyllum weddellii
10	Capaneaia gelatii			
			6	Cattleya elongata
11	Cemiloglossa macroceras			
12	Cleistes ephyla			
13	Cleistes bella			
			7	Cleistes exilis
14	Cleistes itatiaiae			
15	Cleistes paranaensis	3	8	Cleistes paranaensis
			9	Cleistes pluriflora
16	Constantia cipoensis			
			10	Cyrtopodium blanchetii
			11	Cyrtopodium edmundoi
17	Cyrtopodium eugenii			
18	Cyrtopodium pallidum			
19	Cyrtopodium parviflorum	4	12	Cyrtopodium parviflorum
20	Encyclia calanaria			
21	Encyclia odoratissima			
22	Encyclia vespa			
23	Epidendrum armenicum			
24	Epidendrum caripense			
25	Epidendrum chlorum			
			13	Epidendrum dendroboisides
26	Epidendrum marianum			
			14	Epidendrum ochrochlorum
27	Epidendrum saxatile	5	15	Epidendrum saxatile
28	Epidendrum secundum	6	16	Epidendrum secundum
29	Epidendrum warasii	7	17	Epidendrum warasii
			18	Epistophium lucidum
30	Erythrode paranaensis			
31	Galeandra montana			
32	Galeandra stylosumantiba			
			19	Habenaria bracteosa
33	Habenaria caldensis			
34	Habenaria cachelibolia			
35	Habenaria clegastula			
			20	Habenaria eutomantha
36	Habenaria graciliscapa	8	21	Habenaria graciliscapa
37	Habenaria guilleminii			
38	Habenaria hamata			
39	Habenaria humilis			
			22	Habenaria leucostachya
40	Habenaria leucostachya			
41	Habenaria magniscutula			
			23	Habenaria meana
42	Habenaria mello-barretoi			
43	Habenaria niviactina			
			24	Habenaria nasuta
44	Habenaria nuda			
45	Habenaria petalodes			
			25	Habenaria pratensis
			26	Habenaria pseudohamata
			27	Habenaria cf. trichoceras
			28	Habenaria vaupelii
			29	Habenaria warmingii
			30	Habenaria sp.
46	Koellensteinia tricolor			
			31	Laelia bahiensis
47	Laelia phillyi			
48	Laelia pumila			
49	Laelia rupestris			
50	Liparis bifolia			
51	Liparis vexillifera			
52	Masdevallia intricata			
53	Maxillaria media			
54	Maxillaria ochroleuca			
55	Mesadenus rhomboglossus			
			32	Ocotelea aff. lithophila
56	Oncidium barbaceum			
57	Oncidium flexuosum			
58	Oncidium hydrophilum			
			33	Oncidium cf. praetextum
			34	Oncidium ramosum
59	Oncidium spilopterum			
			35	Oncidium warmingii
60	Pelexia orobanchoides			
			36	Pelexia orthosepala
61	Pelexia parva			
			37	Pleurothallis hamosa
			38	Pleurothallis montipetadensis
			39	Pleurothallis ochreata
			40	Pleurothallis rubens
62	Pleurothallis rubens	9		
63	Pleurothallis rupestris			
64	Pleurothallis sandersiana			
65	Polystichia concreta			
			41	Prescottia leptostachya
66	Prescottia montana			
67	Prescottia oligantha			
68	Prescottia phillyoides			
69	Prescottia pschodoides			
70	Pseudolaelia cipoensis			
71	Sarcoglottis hermilogastris			
72	Sarcoglottis rupicola			
73	Sarcoglottis schwackei			
74	Sarcoglottis simplex	10	42	Sarcoglottis simplex
75	Sophronitella violacea			
			43	Stelis parvula
76	Stenorthynchus congestiflorum	11	44	Stenorthynchus congestiflorum
77	Stenorthynchus lanceolatum			
78	Zygopetalum trackayi	12	45	Zygopetalum aff. trackayi
79	Zygopetalum sellowii			
80	Zygopetalum triste			

É muito difundida a idéia de que a região costeira do Brasil é muito rica em orquídeas enquanto o planalto central é extremamente pobre em espécies dessa família. Isso parece verdade quando se compara diretamente a Mata Atlântica com o cerrado, pois este último tipo de vegetação é, efetivamente, pobre em orquídeas, conforme já foi discutido por Pabst (1971). No entanto, quando se observam os campos rupestres e as matas ciliares, percebe-se que estes apresentam grande quantidade de orquídeas, muitas vezes rivalizando com áreas de Mata Atlântica. Uma comparação do número das espécies de orquídeas ocorrentes na Serra do Cipó - região coberta predominantemente por campos rupestres - e a Ilha do Cardoso - coberta principalmente por Mata Atlântica - exemplifica essa afirmação. A tabela 3 resume os dados disponíveis até o momento, referentes às orquídeas dessas duas regiões. Nota-se que, embora o número de espécies presentes na Ilha do Cardoso seja maior (101), o número de espécies presentes na Serra do Cipó também é expressivo (80).

Tabela 3: Comparações entre orquídeas ocorrentes na Serra do Cipó e na Ilha do Cardoso.

	SERRA DO CIPÓ		ILHA DO CARDOSO	
	Número	%	Número	%
total de espécies	80	100	101	100
espécies epífitas	27	33,8	77	76,2
espécies terrestres	53	66,2	24	23,8
Orchidoideae	13	16,3	1	0,9
Neottioideae	20	25,0	17	16,8
Epidendroideae	28	35,0	50	49,6
Vandoideae	19	23,7	33	32,7
espécies endêmicas	4		0	

Embora numa escala global se possa afirmar que nos trópicos predominam as orquídeas epífitas, enquanto nas regiões temperadas predominam as terrestres, esse raciocínio não se aplica às regiões campestres dentro dos trópicos, onde se nota, obviamente, uma clara predominância de as espécies terrestres. Como as espécies terrestres pertencem caracteristicamente às subfamílias consideradas mais primitivas (Orchidoideae e Neottioideae), essas subfamílias tendem a aparecer em porcentagens consideráveis nas regiões campestres, como os campos rupestres, enquanto nas regiões florestais há uma predominância maciça das subfamílias mais evoluídas (Epidendroideae e Vandoideae). Novamente a tabela 3 mostra que na Serra do Cipó as espécies terrestres (incluindo as rupícolas) perfazem 66,2%, contra 33,8% das epífitas, sendo 41,3% pertencentes às subfamílias Neottioideae e Orchidoideae. Por outro lado, na Ilha do Cardoso, as epífitas representam 76,2% das espécies e as subfamílias Neottioideae e Orchidoideae perfazem, juntas, apenas 17,7% das espécies. Para o Brasil como um todo, as espécies epífitas representam cerca de 70% e as subfamílias Neottioideae e Orchidoideae, cerca de 21% das espécies conhecidas. Esse raciocínio é reforçado pelo fato de *Habenaria* Willd. (subfam. Orchidoideae) ser o gênero que exhibe maior número de espécies na Serra do Cipó,

ao passo que o gênero melhor representado na Ilha do Cardoso é *Epidendrum* L. (subfam. Epidendroideae).

As informações hoje disponíveis para os campos rupestres mostram a ocorrência de cerca de 40 gêneros e pelo menos 160 espécies, pertencentes às subfamílias Neottioideae, Orchidoideae, Epidendroideae e Vandoideae, ou seja, a quatro das cinco subfamílias de Orchidaceae ocorrentes no Brasil, estando ausente apenas a subfamília Cypripedioideae.

A grande maioria dos gêneros predominantemente terrestres que ocorrem no Brasil, aparece nos campos rupestres. Especialmente bem representados, quanto ao número de espécies, são *Habenaria* Willd., *Cleistis* L.C. Rich., *Cyrtopodium* R. Br., *Epistephium* H.B.K., *Sarcoglottis* Presl. e *Zygopetalum* Hook. Gêneros essencialmente epifíticos, no entanto, não estão ausentes nos campos rupestres, sendo representados principalmente por *Laelia* Lindl., *Epidendrum* L., *Oncidium* Sw., *Bifrenaria* Lindl., *Encyclia* Hook., *Pseudolaelia* Porto & Brade, *Constantia* B. Rodr. e *Sophronitis* Rchb. f. (tabela 4)

Tabela 4: Principais gêneros de orquídeas ocorrentes em campos rupestres. (N° TOT = número total de espécies; N° BRA = número de espécies no Brasil; N° RUP = número de espécies em campos rupestres).

GÊNERO	HABITAT	HÁBITO	N° TOT	N° BRA	N° RUP
<i>Habenaria</i> Willd.	campo	terrestre	> 500	ca. 170	> 30
<i>Cleistis</i> L.C. Rich.	campo	terrestre	ca. 80	ca. 50	ca. 10
<i>Cyrtopodium</i> R. Br.	campo	terrestre	ca. 30	ca. 25	ca. 10
<i>Epistephium</i> H.B.K.	campo	terrestre	18	ca. 12	3-4
<i>Sarcoglottis</i> Presl.	campo	terrestre	50	ca. 30	6
<i>Zygopetalum</i> Hook.	campo	terrestre	ca. 15	ca. 15	3-4
<i>Laelia</i> Lindl.	mata	epífita	> 50	ca. 45	ca. 20
<i>Epidendrum</i> L.	indif.	indif.	> 1.000	100	ca. 8
<i>Oncidium</i> Sw.	mata	epífita	600	> 130	ca. 10
<i>Encyclia</i> Hook.	mata	epífita	ca. 250	ca. 70	ca. 7
<i>Pseudolaelia</i> Porto & Brade	campo	epífita	9	9	7
<i>Bifrenaria</i> Lindl.	mata	epífita	ca. 20	ca. 20	2-3
<i>Sophronitis</i> Lindl.	mata	epífita	ca. 10	ca. 10	2
<i>Constantia</i> B. Rodr.	campo	epífita	5	5	3

Espécies de gêneros essencialmente epifíticos conseguiram se adaptar aos campos rupestres através de diferentes estratégias. *Laelia pumila* (Hook.) Rchb. f. e *Oncidium gravesianum* Rolfe restringem sua distribuição às matas ciliares que cortam os campos rupestres, não podendo, portanto, ser consideradas espécies efetivamente típicas de campos rupestres. Outras espécies aparecem como epífitas

nas matas, mas conseguem sobreviver sobre rochas em campo aberto, como é o caso de *Bifrenaria aureo-fulva* (Hook.) Lindl. e *Encyclia vespa* (Vell.) Dressler. Outras, ainda, como *Constantia cipoensis* Porto & Brade e *Sophronitis brevipedunculata* (Cogn.) Fowlie, aparecem como epífitas, mas sempre sobre determinadas espécies de *Vellozia*, que são elementos típicos dos campos rupestres. Já *Bifrenaria magnicalcarata* (Hoehne) Pabst, *Pleurothallis rupestris* Lindl. e *Constantia microscopica* Miranda adaptaram-se a viver exclusivamente sobre rochas. Finalmente, há espécies que, fugindo ao hábito predominante nos respectivos gêneros, retornaram à condição terrestre, como é o caso de quase todas as *Laelia* da sect. *Parviflorae* e de várias espécies de *Oncidium* das seções *Verrucituberculata* e *Oblongata*. Nestes gêneros, aparentemente, o hábito terrestre é apomórfico e a sobrevivência dessas espécies nos campos rupestres é, em grande parte, dependente dos solos pedregosos e de rápida drenagem.

Embora haja uma considerável variação da flora orquídea quando se comparam os campos rupestres de Minas Gerais, Goiás e Bahia, normalmente, em todas as regiões o gênero *Habenaria* é o que apresenta o maior número de espécies, geralmente seguido a certa distância por *Epidendrum* e *Cleistes*. É interessante o fato de que o gênero *Sobralia* Ruiz & Pav., que não ocorre nos campos rupestres de Minas Gerais e Goiás, aparece com pelo menos duas espécies na Serra do Tombador, em Morro do Chapéu, Bahia, uma delas (*S. liliastrum* Lindl.) comum também em alguns “brejos” do nordeste do Brasil, nas campinas da Amazônia e na região das Guianas.

O primeiro trabalho de porte analisando os padrões de distribuição de espécies vegetais na Cadeia do Espinhaço é o de Giuliatti & Pirani (1988). Nele fica claro que os padrões mostrados pelos componentes florestais são diferentes daqueles apresentados pelos componentes campestres, o que é confirmado também por Pirani *et al.* (1994) para a Serra do Ambrósio. Enquanto os elementos florestais tendem a ter uma distribuição mais generalizada, os elementos campestres tendem a apresentar uma distribuição mais restrita (Giuliatti *et al.*, 1987, Giuliatti & Pirani, 1988). Estudando os capões e florestas ripárias da Serra do Cipó, Meguro *et al.* (1996) também concluíram que a flora vascular das florestas ripárias e capões da região é constituída por espécies ocorrentes em outras regiões do país, em marcante contraste com a flora dos campos adjacentes, ricos em endemismos. Esses autores ressaltam o fato de que, embora muitas das espécies encontradas na Serra do Cipó sejam de ampla distribuição geográfica, ocorrendo em diversas florestas de diferentes regiões fora da Cadeia do Espinhaço, a comunidade resultante, isto é, o conjunto de populações de espécies é muito diversa de cada uma daquelas; essa dissimilaridade florística entre comunidades florestais montanas de diferentes localidades pode ser atribuída, em primeira instância, ao histórico da colonização regional primeva, ao maior ou menor grau de isolamento temporo-espacial e à ação seletiva dos fatores abióticos e bióticos locais (Meguro *et al.*, 1996).

Os táxons florestais da Cadeia do Espinhaço foram enquadradas em três padrões de distribuição por Giulietti & Pirani (1988):

- a) espécies com ampla distribuição geográfica (por exemplo *Tapirira guianensis*);
- b) gêneros com grande número de espécies nos Andes e poucas espécies no leste do Brasil, geralmente gêneros com distribuição também em outros continentes (por exemplo *Clethra*, *Hedyosmum*);
- c) gêneros com grande número de espécies concentradas no leste do Brasil, mas ocorrendo também nos Andes, sul da América do Norte e sul do Trópico de Capricórnio (por exemplo *Eugenia*, *Euplassa*).

Já os componentes de campo rupestre apresentaram os seguintes padrões de distribuição, segundo (Giulietti & Pirani, 1988):

- a) espécies amplamente distribuídas na América Tropical, com certa continuidade entre as áreas de ocorrência;
- b) espécies distribuídas nas montanhas do norte da América do Sul (principalmente Venezuela e Guianas) e a Cadeia do Espinhaço;
- c) espécies que ocorrem na Cadeia do Espinhaço e na restinga;
- d) espécies que ocorrem na Cadeia do Espinhaço e nas serras de Goiás;
- e) espécies endêmicas à Cadeia do Espinhaço (este, dividido em dois sub-padrões)
 - e.1) espécies que ocorrem em mais de uma serra;
 - e.2.) espécies endêmicas a uma única serra.

Pirani *et al.* (1994), estudando a vegetação da Serra do Ambrósio (MG), notaram que, como nas demais montanhas da Serra do Espinhaço, a flora dessa serra inclui espécies com dois extremos de distribuição: aquelas com ampla distribuição, que toleram uma larga amplitude de condições de solo e clima, e aquelas que provavelmente se originaram “in situ” em resposta a condições ambientais específicas, devido ao isolamento entre as montanhas. As orquídeas citadas no trabalho de Pirani *et al.* (1994), são provenientes dos carrascos e campos rupestres e, para essas formações, os autores encontraram os seguintes padrões de distribuição:

- a) espécies amplamente distribuídas em outros tipos de vegetação (campos, cerrados e restingas);
- b) espécies encontradas nas montanhas de Minas Gerais, raramente disjuntas com Bahia, Goiás ou outras serras do sudoeste de Brasil;
- c) espécies restritas à Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais e
- d) espécies endêmicas da Serra do Ambrósio.

As espécies de orquídeas listadas por Barros & Catharino (*in* Pirani *et al.*, 1994), de uma maneira geral, se enquadrariam no caso (b) acima, sendo que *Epidendrum secundum* Jacq. (citada como *E. elongatum* Jacq.) apresenta ampla distribuição em toda a América do Sul.

Ao analisar, em conjunto, as espécies de orquídeas ocorrentes nos campos rupestres, notam-se alguns padrões básicos de distribuição, que correspondem muito bem aos citados por Giulietti & Pirani (1988) e Pirani *et al.* (1994). Assim,

comparando os padrões citados por Giulietti & Pirani (1988) para o componente campestre da Cadeia do Espinhaço e aqueles constatados para algumas espécies de orquídeas temos:

- a) algumas espécies apresentam ampla distribuição, como *Stenorrhynchus lanceolatus* (Aubl.) L.C. Rich. e *Encyclia vespa* (Vell.) Dressler (FIG. 9);
- b) outras, como *Cyrtopodium parviflorum* Lindl., são compartilhadas entre os campos rupestres e o Planalto das Guianas (FIG. 10)
- c) espécies ocorrentes nos campos rupestres e nas restingas podem ser exemplificadas por *Sophranitella violacea* (Lindl.) Schltr. (FIG. 10);
- d) espécies que ocorrem na Cadeia do Espinhaço e nas serras de Goiás podem ser exemplificadas por *Habenaria magniscutata* Cattling (= *H. rostrata* Pabst), que ocorre apenas nos campos rupestres de Minas Gerais e Goiás (FIG. 11);
- e) espécies endêmicas à Cadeia do Espinhaço são, por exemplo, *Bulbophyllum wedellii* (Lindl.) Rchb. f. (FIG. 11), *Laelia rupestris* Lindl., *Oncidium spilopterum* Lindl., *Sarcoglottis schwackei* (Cogn.) Schltr. e *Pleurothallis adamantinensis* Brade (estes com distribuição generalizada nos campos rupestres de Minas Gerais), bem como *Cattleya elongata* B. Rodr. e *Laelia bahiensis* Schltr. (estas com distribuição mais ou menos generalizada nos campos rupestres da Bahia); com distribuição restrita a uma única serra, podem ser citadas *Constantia cipoensis* Porto & Brade (FIG. 11), *Malaxis cipoensis* F. Barros, *Laelia sincorana* Schltr. (FIG. 11), *Pseudolaelia irwiniana* Pabst (FIG. 11), *Scuticaria irwiniana* Pabst e *Encyclia caetensis* (Bicalho) Pabst, as duas primeiras endêmicas da Serra do Cipó (MG), e as outras quatro endêmicas, respectivamente, da Serra do Sincorá (BA), Serra de Diamantina (MG), Serra do Caraça (MG) e Caeté (MG) (FIG. 11).

A esses padrões, poderiam ser somados outros dois baseados na distribuição de orquídeas:

- f) espécies compartilhadas entre campos rupestres e cerrados, como é o caso de *Epistephium laxiflorum* B. Rodr.;
- g) algumas poucas espécies são comuns aos campos rupestres e à Mata Atlântica como, por exemplo, *Bifrenaria aureo-fulva* (Hook.) Lindl. (FIG. 12);

Em relação ao padrão de distribuição disjunto entre os campos rupestres e as montanhas da Venezuela e Guianas, é de se notar que Maguire (1970) já chamava a atenção para a grande similaridade entre as Angiospermas das terras altas das "Guayanas venezuelanas" e do Brasil Central. Embora seja discutível se essa semelhança é tão grande quanto propalava Maguire (1970), ela efetivamente existe.

Um fato a ressaltar é que também ao nível genérico podem ser constatados endemismos para as orquídeas da Cadeia do Espinhaço. Os gêneros *Pseudolaelia* Porto & Brade e *Constantia* B. Rodr., bem como a sect. *Parviflorae* do gênero *Laelia*, podem ser considerados de ocorrência quase exclusiva nos campos rupestres. Outro fato interessante é que, até o momento não é conhecida nenhuma orquídea endêmica apenas dos campos rupestres de Goiás.

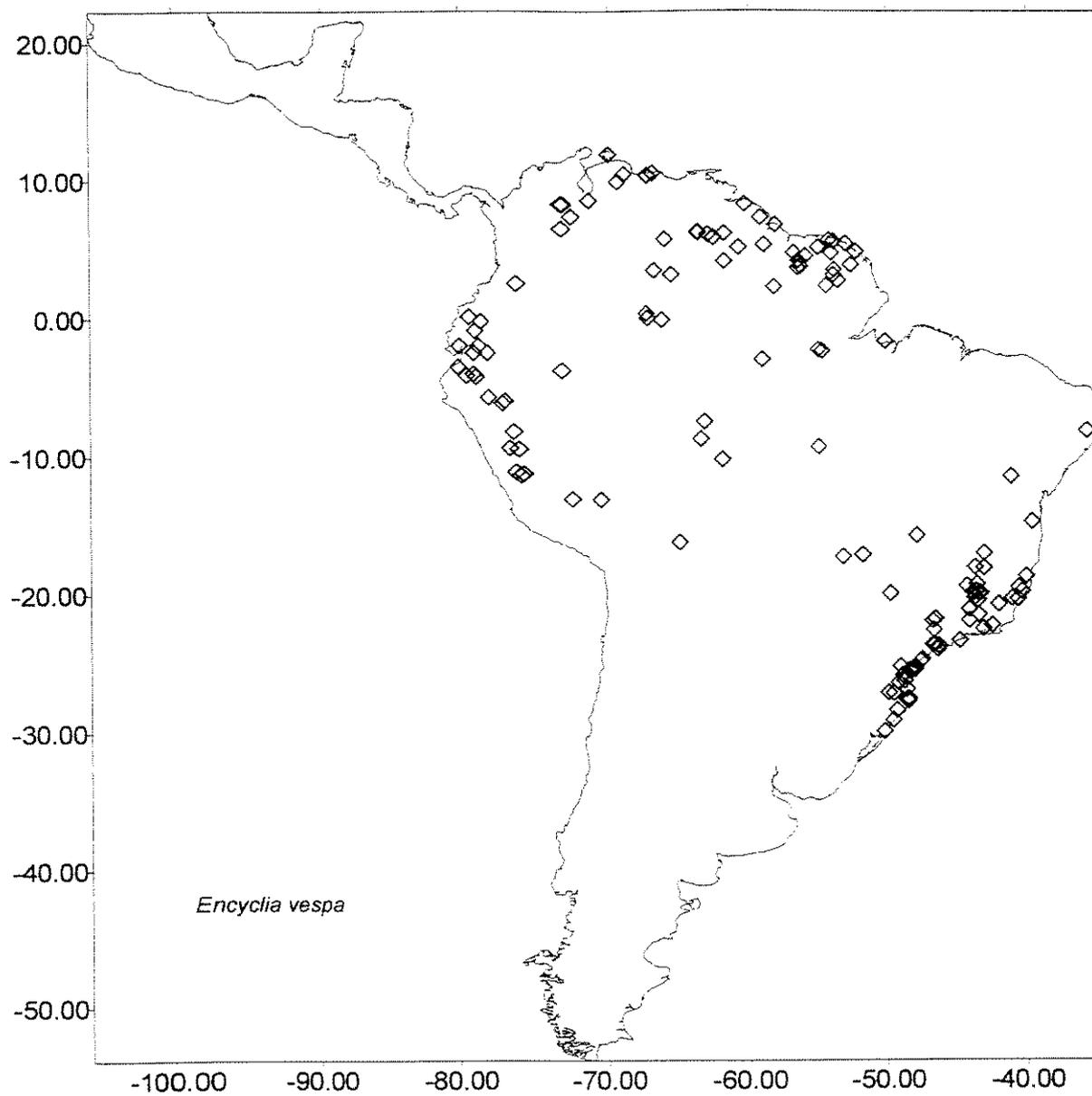


FIG. 9: Distribuição geográfica de *Encyclia vespa* (Vell.) Dressler, na América do Sul.

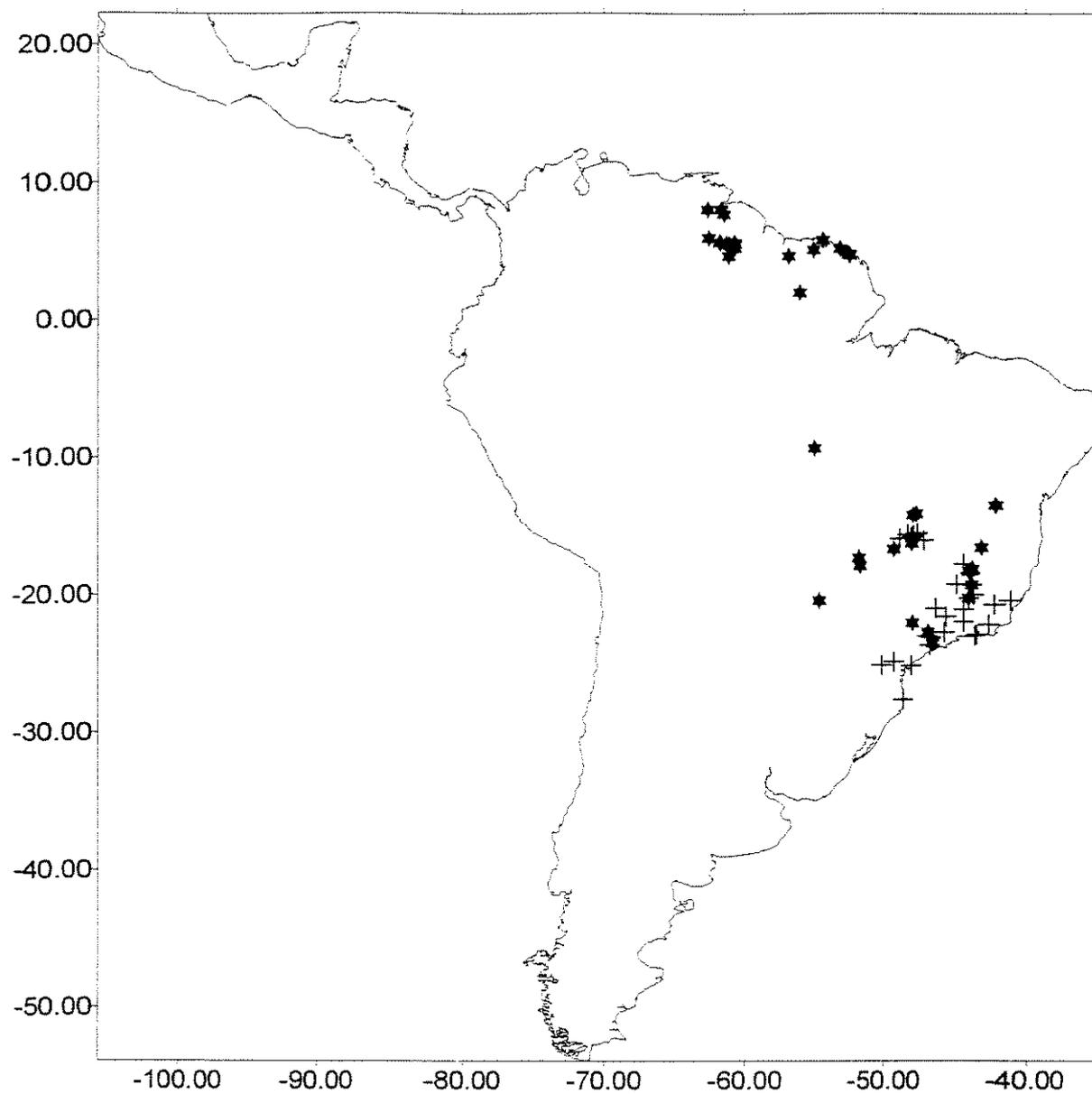


FIG. 10: Distribuição geográfica de *Sophronitella violacea* (Lindl.) Schltr. (+) e *Cyrtopodium parviflorum* Lindl. (*).

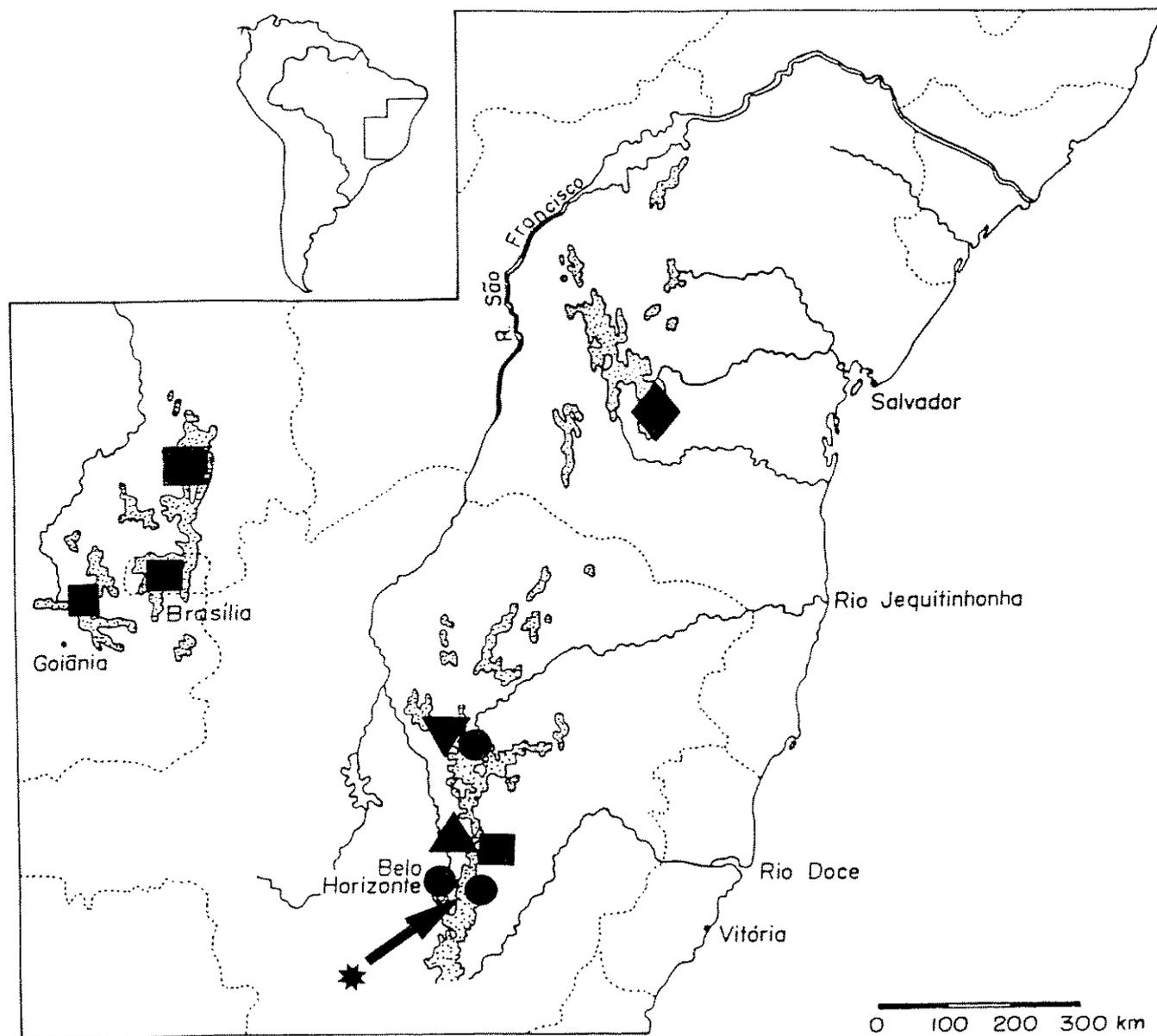


FIG. 11: Distribuição geográfica de *Constantia cipoensis* Porto & Brade (▲), *Pseudolaelia irwiniana* Pabst (▼), *Laelia sincorana* Schltr. (◆), *Habenaria magniscutata* Cattling (■), *Encyclia caetensis* Bicalho (*) e *Bulbophyllum wedellii* (Lindl.) Rchb. f. (●).

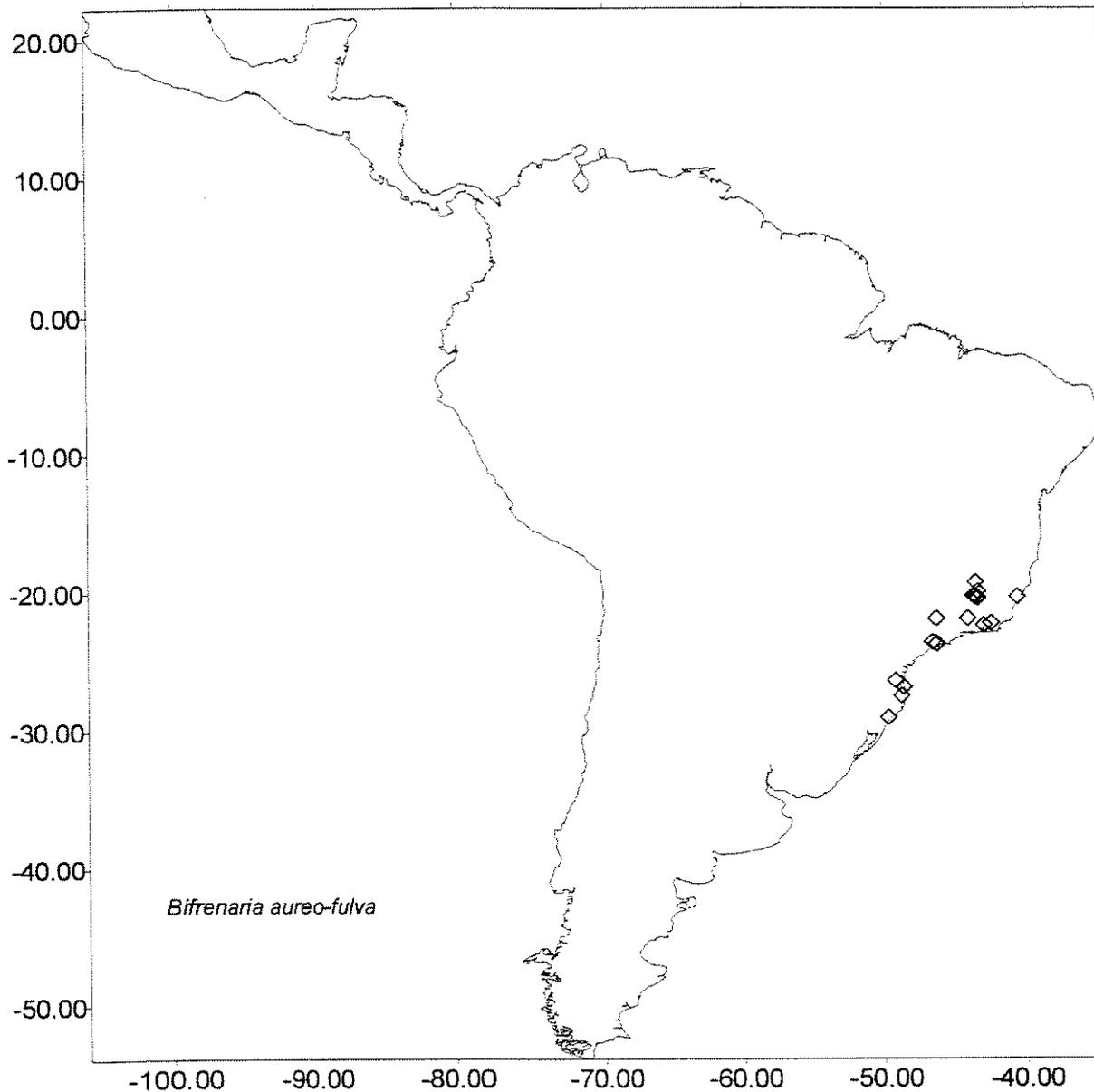


FIG. 12: Distribuição geográfica de *Bifrenaria aureo-fulva* (Hook.) Lindl.

Para as orquídeas, os campos rupestres representam um verdadeiro laboratório de evolução, fato, aliás, reconhecido para vários outros grupos vegetais. Um dos exemplos mais claros de um surto evolutivo realmente explosivo que teve

lugar nos campos rupestres é encontrado em *Laelia* sect. *Parviflorae*. Das 27 espécies conhecidas dessa seção, 22 ocorrem apenas nas serras da Cadeia do Espinhaço, entre Minas Gerais e Bahia (Barros, 1990). A evolução e provável origem dessa seção são discutidas por Blumenschein (1960) e por Brieger (1960b, 1961). Ao que indicam os estudos efetuados por esses autores, neste grupo houve troca do hábito epifítico por um hábito terrestre nos campos rupestres, acompanhada por mudança dos polinizadores (o que é atestado pelas modificações no tamanho e cor das flores), com aparecimento de poliploidia e quebra do isolamento reprodutivo. Isso levou a uma situação taxonômica bastante complexa, caracterizada pela ocorrência de híbridos interespecíficos naturais e pela existência de poucas espécies bem delimitadas, com distribuição geográfica mais ampla, acompanhadas de um grande número de espécies de distribuição restrita, às vezes endêmicas numa única serra. Situação semelhante deve ter ocorrido com *Epidendrum* sect. *Amphyglottidae* e, em menor escala, com as espécies terrestres de *Oncidium* das seções *Verrucituberculata* e *Oblongata*.

1.5. Sinopse sobre Métodos de Análise Multivariada

1.5.1. Aspectos gerais e medidas de distância e semelhança

Métodos numéricos têm sido progressivamente mais utilizados na análise de dados ecológicos e geográficos. A principal contribuição desses métodos é proporcionar uma medida objetiva de similaridade, em oposição aos métodos subjetivos que dependem das escolhas feitas pelo próprio pesquisador. A subjetividade permanece apenas na escolha das metodologias a serem aplicadas, mas “um procedimento numérico particular pode apresentar somente um resultado para um conjunto particular de dados” (Greig-Smith, 1983). Outro aspecto positivo dos métodos numéricos é que eles podem manusear, rapidamente, grandes quantidades de dados (Birks, 1976).

Os métodos de análise multivariada permitem analisar dados em que há muitas variáveis envolvidas e, estas, não são independentes umas das outras. São utilizados principalmente quando o número de dados manuseados é muito grande, não permitindo uma avaliação intuitiva, ou quando é necessário confirmar, de maneira mais objetiva, uma avaliação intuitiva inicial, já que permitem apresentar de maneira sumariada, conjuntos amplos e complexos de dados. Quando se estuda, por exemplo, um gradiente, é razoavelmente simples detectar um padrão em conjuntos pequenos de dados, no entanto, é bastante difícil ordenar intuitivamente conjuntos de dados grandes e complexos sem o auxílio de técnicas multivariadas de ordenação (Palmer, 1993). O uso de métodos multivariados não elimina totalmente a subjetividade da análise, mas torna claro o processo descritivo, de tal modo que as escolhas subjetivas inevitáveis se tornam aparentes (Pedersen, 1990).

A análise multivariada permite, basicamente, detectar se entre dois conjuntos de dados disponíveis há agrupamentos, gradientes ou alguma correlação. Se os dados disponíveis não possuem nenhum tipo de correlação, a análise não terá qualquer utilidade.

Uma característica importante da maioria dos métodos multivariados é dar igual ênfase a todos os dados, a menos que, a critério do pesquisador, sejam dados pesos diferentes a diferentes dados. Segundo Gauch Jr. (1982) esse fato traz três conseqüências importantes: (1^a) ênfase igual resulta numa análise relativamente objetiva, já que a alternativa a ela, ou seja, ênfase desigual, exige escolhas adicionais que são de natureza subjetiva; (2^a) ênfase igual resulta em classificação com objetivos amplos, ao invés de classificações com objetivos específicos; (3^a) ênfase igual é basicamente uma perspectiva única enquanto ênfase desigual leva a incontáveis variações de perspectiva.

Os dados a serem analisados podem ser, basicamente, de 4 tipos: *a*) binários (presença/ausência); *b*) multi-estado ordenado (ex. pequeno/médio/grande); *c*) multi-estado não ordenado (ex. formas, cores); *d*) contínuos (ex. dados quantitativos)

Raramente os dados disponíveis nos estudos ecológicos, biogeográficos ou taxonômicos obedecem a um planejamento estatístico, portanto, não são apropriados para uma análise estatística multivariada, mas apenas para análises multivariadas exploratórias. Ecologistas trabalhando com comunidades, geralmente analisam seus dados por uma tríade metodológica que consiste de análise direta de gradientes, ordenação e classificação; esses três métodos apresentam a meta comum de organizar os dados para fins de descrição, discussão, compreensão e manejo de comunidades (Gauch Jr., 1982). Dentre os métodos de Análise Multivariada, são úteis para os objetivos deste trabalho os métodos hierárquicos de Análise de Agrupamentos (Cluster Analysis), algumas técnicas de Análise de Ordenação, centradas nos métodos denominados CA (Correspondence Analysis = Análise de Correspondência) e DCA (Principal Component Analysis = Análise de Componentes Principais), além do método misto denominado TWINSpan (Two-Way Indicator SPecies Analysis).

Grande parte dos problemas multivariados pode ser visualizada em termos de 'distâncias' entre observações unitárias ou entre amostras de observações ou, ainda, entre populações de observações (Manly, 1986). Na realidade os coeficientes podem medir similaridade ou distância. Com medidas de similaridade, quanto maior o valor observado, mais semelhantes são os objetos; de forma contrária, com as medidas de dissimilaridade (ou distância), quanto maior for o valor, menos semelhantes são os objetos (Pereira, 1993).

Um coeficiente de similaridade mede a semelhança entre dois objetos individuais, com base em um (ou ambos) entre dois tipos de informação: a primeira é a existência ou não das variáveis, a segunda diz respeito a valores de propriedades qualitativas ou quantitativas dos caracteres existentes (Gower, 1971). No primeiro caso, estamos lidando com dados binários, que são utilizados quando a informação sobre a abundância da(s) espécie(s) é irrelevante para o problema que se quer analisar. Neste caso, os índices de similaridade ou de distância são baseados em

tabelas de contingência ou tabelas de associação. A idéia básica por trás desses índices é que duas localidades são mais semelhantes entre si se possuem mais espécies em comum e são mais dissimilares se possuem mais espécies únicas a um dos dois; por outro lado, duas espécies são mais semelhantes entre si (do ponto de vista biogeográfico) se sua distribuição, através das localidades estudadas, apresentar maior similaridade (van Tongeren, 1987).

Há um grande número de coeficientes ou índices de similaridade ou distância. De uma maneira geral, pode-se afirmar que se a similaridade entre dois objetos i e j for representada por s_{ij} , a dissimilaridade pode assumir a forma $d_{ij} = 1 - s_{ij}$; isso ocorre ao menos nos coeficientes que são delimitados entre os extremos de 0 e 1 (Gower, 1985).

Para dados binários (presença/ausência) os coeficientes podem ser divididos, basicamente, em duas famílias: (a) aqueles que levam em conta as ausências, derivados do coeficiente de concordância simples ("simple matching") e (b) aqueles que não levam em conta as ausências, derivados do índice de "Jaccard".

Esses índices e alguns outros deles derivados, são aplicados no caso de variáveis binárias e multi-estado, com algumas ressalvas para as variáveis do tipo multi-estado ordenado. Para as variáveis quantitativas há outros métodos para avaliar as semelhanças, sendo a mais básica a "distância euclidiana". Considerando o caso mais simples (resumido de Manly, 1986), em que há n indivíduos, cada um dos quais possui valores p para variáveis $X_1, X_2, X_3, \dots, X_p$, os valores para um indivíduo i podem ser representados por $x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{ip}$ e aqueles para um indivíduo j , por $x_{j1}, x_{j2}, \dots, x_{jp}$. O problema é medir a 'distância' entre os indivíduos i e j .

As fórmulas simplificadas para a distância euclidiana e para algumas outras medidas de distância utilizadas comumente em análise multivariada são dadas a seguir:

distância euclidiana simples

$$d_{ij} = \sqrt{\sum_i^k (x_{ik} - x_{jk})^2}$$

distância euclidiana média

$$d_m = \sqrt{\frac{\mathbf{d}^2}{\mathbf{n}}}$$

distância Bray-Curtis

$$d_{BC} = \frac{\sum |x_{ik} - x_{jk}|}{\sum (x_{ik} + x_{jk})}$$

distância Camberra

$$d_{CM} = \frac{1}{\mathbf{n}} \sum \frac{|x_{ik} - x_{jk}|}{(x_{ik} + x_{jk})}$$

Listagens mais completas das medidas de distância ou semelhança, incluindo considerações sobre as características de cada uma, podem ser encontradas nos trabalhos de Cormack (1971), Hubálek (1982), Greig-Smith (1983) e Gower (1985). Para dados binários, Cheetham & Hazel (1969) apresentam uma lista bastante completa dos coeficientes de similaridade disponíveis e trazem comentários sobre suas propriedades. Janowitz (1980) e Kenkel & Booth (1987) trazem estudos

comparativos de vários dos coeficientes para dados binários e Hubálek (1982) traz uma análise de 43 desses coeficientes. A escolha do índice a ser utilizado na medição das distâncias entre amostras não é uma tarefa tão trivial, pois eles são influenciados pelo tamanho das amostras e pela diversidade dentro delas, conforme mostra Wolda (1981). Por outro lado, a escolha do índice pode influenciar os resultados da análise (Jackson, 1993a). Coeficientes de co-ocorrência, muitas vezes, produzem associações que refletem frequência de ocorrências e não interações ecológicas (Jackson *et al.*, 1989).

De uma maneira geral, em estudos biogeográficos, a escolha recai sobre coeficientes qualitativos (presença/ausência), porque as estimativas de abundância são muito variáveis e a amostragem quantitativa é extremamente cara (Jackson *et al.*, 1989) e é dada preferência aos índices que eliminem as ausências duplas, pois as co-ausências são difíceis de interpretar e, quando assumem valores altos, podem influenciar bastante o resultado das medidas (Hubálek, 1982; Birks, 1987). A FIG. 13 dá uma idéia de como isso pode acontecer, num caso simples, onde estão envolvidas apenas 2 espécies (A e B), em duas áreas de amostragem fictícias, divididas, cada uma, em 16 quadrículas.

B			
			A

(13 a)

			B
	A	A B	A B

(13 b)

FIG. 13: Duas áreas amostrais fictícias, compostas de 16 quadrículas cada uma, contendo as mesmas espécies A e B, em diferentes distribuições. Em 13a, as espécies ocorrem completamente disjuntas, em 13b, ocorrem agrupadas.

Supondo que **a** seja o número de quadrículas em que ocorram ambas as espécies, **b** o número de quadrículas em que ocorra apenas a espécie B, **c** o número de quadrículas em que ocorra apenas a espécie A e **d** o número de quadrículas em que não ocorra nenhuma das espécies - ao calcular a distância entre as espécies A e

B, a aplicação de um coeficiente de similaridade que inclui as ausências duplas (**d**), como o coeficiente de Concordância Simples e de um coeficiente que não inclui essas ausências, como o coeficiente de Jaccard, daria os resultados abaixo.

	Concordância Simples:	Jaccard:
13 a →	$S = \frac{0 + 14}{0 + 1 + 1 + 14} = 0,875$	$S_j = \frac{0}{2 + 1 + 1} = 0$
13 b →	$S = \frac{2 + 12}{0 + 1 + 1 + 14} = 0,875$	$S_j = \frac{2}{2 + 1 + 1} = 0,5$

A inclusão das ausências duplas fez com que os valores do coeficiente de Concordância Simples fossem os mesmos nos dois casos, embora a diferença seja óbvia. Isso ocorre porque o valor é dominado pela grande quantidade de ausências duplas. O coeficiente de Jaccard, por sua vez, deu resultados muito mais próximos do que se esperaria, intuitivamente, ao observar as figuras 13A e 13B. Ressalte-se que os dados biogeográficos normalmente incluem um grande número de quadrículas vazias o que, na comparação entre as espécies resulta em ausências duplas.

No entanto, essas afirmações não podem ser consideradas absolutas. Baroni-Urbani & Buser (1976), por exemplo, consideram que a inclusão das ausências duplas é importante e seus eventuais efeitos negativos seriam facilmente compensados pelo uso de um grande número de caracteres diferentes (argumentação, esta, que se aplica mais à Taxonomia Numérica); além disso, afirmam que muitas das críticas contra o uso desses coeficientes residem, na verdade, em sua utilização errônea. Hubálek (1982), por sua vez, considera que esses índices foram aplicados com sucesso em Taxonomia Numérica, embora seu uso em ecologia seja limitado. Para McCoy & Heck (1987) os índices de similaridade que apresentam uma base probabilística parecem ser superiores aos outros na habilidade de reconhecer graus de relacionamento. Kenkel & Booth (1987) trazem um resumo sobre essa discussão e consideram o índice de Baroni-Urbani como um dos que apresentaram melhores resultados em suas análises; os autores ressaltam que esse índice representa, de certa maneira, um intermediário entre os que incluem e os que excluem completamente as ausências duplas. Para Hubálek (1982), os coeficientes que dão melhores respostas são os de Jaccard, Kulczynski, Dice-Sørensen e Driver-Kroeber-Ochiai; no entanto, o autor ressalta que há pouco conhecimento sobre como escolher entre os muitos coeficientes de associação ou similaridade.

A aplicação dos métodos multivariados parte, na prática, de uma matriz de dados, a partir da qual é calculada uma matriz de distâncias, ou uma matriz de co-variância, para posterior aplicação do método escolhido. Há, basicamente, dois grupos de métodos de análise: Agrupamento e Ordenação, que serão discutidos

adiante, com um pouco mais de detalhe. Se a variação da comunidade é descontínua, a análise de agrupamentos (classificação) é a ferramenta natural para delimitar comunidades; se a variação é contínua, ordenação é a escolha mais natural (Gauch Jr., 1982).

Quando se trabalha com variáveis que apresentam escalas ou graus de variação muito diferentes entre si, uma ou poucas variáveis podem dominar totalmente o valor dos coeficientes calculados. Nesses casos é necessário estandardizar as variáveis, o que pode ser feito por vários métodos, entre os quais: (a) diminuindo-se a média e dividindo-se pelo desvio padrão, (b) transformando-se em logaritmo, (c) transformando-se em raiz. A estandardização faz com que os caracteres passem a ter média nula e variância unitária, tornando-se adimensionais, portanto, reduzidos a uma escala de variação comparável. Embora esta fase normalmente seja vista como algo bastante simples, a escolha do método de estandardização pode influenciar fortemente os resultados de uma análise de ordenação (Kenkel & Orłóci, 1986; Jackson, 1993a). Vários métodos de estandardização são apresentados e comparados por Jackson (1993a).

1.5.2. Análise de Agrupamentos (Classificação)

O processo de agrupar (“clustering”) é natural da mente humana. Pode ser definido, de uma maneira ampla, como “um processo de gerar classes cujos membros são semelhantes entre si, enquanto as classes são diferenciadas umas das outras (Dale, 1988). Na formação de um agrupamento, portanto, estão envolvidas duas idéias básicas: coesão interna e isolamento externo (Cormack, 1971). Cada uma dessas classes, ou agrupamentos, pode ser entendido, geometricamente como um grupo de pontos “próximos” num espaço definido (Dale, 1988).

A análise de agrupamentos, também referida como classificação, é uma técnica que executa a ordenação de objetos em grupos ou agrupamentos, baseados na semelhança total entre eles (Ludwig & Reynolds, 1988). Está projetada, segundo Manly (1986), para resolver a seguinte questão: dada uma amostra de n objetos, cada um com um conjunto de p variáveis, como encontrar um esquema para agrupar os objetos dentro de classes, de tal maneira que os objetos similares sejam agrupados numa mesma classe? Classificação é um problema inerentemente multivariado: o cenário mais provável é aquele em que os dados disponíveis são caracterizados por muitas variáveis medidas em cada entidade e não por uma simples variável (Gnanadesikan & Kettenring, 1989). Boas revisões sobre o assunto são encontradas nos trabalhos de Gower (1969), Cormack (1971), Curi (1983) e Gnanadesikan & Kettenring (1989). Especialmente interessante é a revisão de Gower (1969), por seu aspecto eminentemente didático. Para dados ecológicos, a Análise de Agrupamentos classifica localidades, espécies ou variáveis, sendo um modo explícito para identificar grupos em dados crus, ajudando a encontrar estrutura neles (van Tongeren, 1987). Falando de uma maneira ampla, pode-se dizer que uma análise de agrupamento é bem sucedida quando traz à luz agrupamentos previamente

desconhecidos em um conjunto de dados ou auxilia na formalização de sua estrutura hierárquica (Chatfield & Collins, 1980).

De acordo com Gauch Jr. & Whittaker (1981), os métodos de agrupamento podem ser classificados em hierárquicos ou não hierárquicos, divisivos ou aglomerativos e politéticos ou monotéticos. A diferenciação entre esses tipos pode ser definida como se segue:

- métodos não hierárquicos subdividem as amostras em um número de agrupamentos, mas sem definir uma estrutura entre eles, ao passo que métodos hierárquicos, além de definirem agrupamentos, estabelecem uma estrutura entre eles, mostrando, por exemplo, que um grupo *A* é mais similar a um grupo *B* do que a um terceiro grupo *C*;
- técnicas divisivas iniciam com todas as amostras como um grupo único, que é subdividido em grupos menores (geralmente 2), em seguida, cada um destes, é dividido em grupos ainda menores e assim por diante; técnicas aglomerativas, por outro lado, iniciam com as amostras individuais que vão sendo fundidas em grupos sucessivamente maiores, até que o último grupo contenha todos os grupos menores;
- técnicas monotéticas baseiam a partição na presença ou ausência de um simples caractere (no caso de estudos ecológicos, geralmente uma espécie); técnicas politéticas, ao contrário, baseiam a partição em mais de um (geralmente todos) os caracteres.

Os métodos de agrupamento mais utilizados em pesquisas biológicas são os chamados SAHN (“Sequential, Agglomerative, Hierarchical, Non-Overlapping”) (Sokal, 1966). Os métodos aglomerativos baseiam-se na fusão de entidades simples (por exemplo, localidades) ou grupos (por exemplo, grupos de localidades) em grupos mais amplos (van Tongeren, 1987). Eles iniciam com um conjunto de *N* unidades amostrais (“Sampling Units”) e, progressivamente, constroem grupos ou agrupamentos de unidades amostrais semelhantes; durante cada ciclo de agrupamento, somente um par de entidades é ajuntado para formar um novo grupo e esse par pode ser formado por (a) uma unidade amostral com outra unidade amostral, (b) um indivíduo com um grupo de unidades amostrais formado previamente ou (3) um grupo com outro grupo (Ludwig & Reynolds, 1988). Ressalte-se, no entanto, que alguns trabalhos consideram que, no tratamento de dados ecológicos, os métodos divisivos dão resultados superiores aos aglomerativos (Gauch Jr. & Whittaker, 1981).

A classificação aglomerativa tem duas fases: (1^a) inicialmente é calculada uma matriz de distâncias do tipo ‘amostras X amostras’, a partir de uma matriz ‘amostras X espécies’; as amostras podem ser, então, visualizadas geometricamente como pontos em um espaço das distâncias entre amostras, tendo a distância de cada amostra como um eixo desse espaço; (2^a) em seguida algum método de agrupamento é aplicado, sucessivamente, de forma a construir um conjunto de grupos hierarquicamente organizados (Gauch Jr., 1982). Na maioria dos métodos os resultados são apresentados na forma de um dendrograma (Gauch Jr. & Whittaker,

1981; van Tongeren, 1987). Deve-se notar que o dendrograma, representado em duas dimensões e com todos os ramos terminando no pé de uma página, pode sugerir uma ordenação dessas classes que não é inerente ao processo de classificação (Goodall, 1986). O dendrograma deve ser encarado como um “móvil” onde a rotação dos braços não afeta o resultado. As diferenças entre os métodos residem, especialmente, no critério utilizado para medir a distância entre os grupos de objetos.

Cormack (1971), Curi (1983) e Greig-Smith (1983) apresentam listagens de vários métodos de agrupamento e Gnanadesikan & Kettenring (1989) trazem comentários sobre as características de vários deles. Greig-Smith (1983) considera, ainda, suas compatibilidades com as diversas medidas de distância. A escolha do método de agrupamento depende de uma série de fatores, incluindo considerações matemáticas e computacionais, bem como os tipos de dados e variáveis envolvidos (Chatfield & Collins, 1980).

Embora um procedimento numérico definido só possa dar um resultado para um conjunto particular de dados, a decisão sobre o procedimento que deve ser utilizado permanece como uma decisão subjetiva (Greig-Smith, 1983). Rand (1971), no entanto, discute maneiras para avaliar objetivamente os métodos de agrupamento. Observa-se, comumente, que diferentes algoritmos de agrupamento produzem classificações mais ou menos diferentes quando aplicados a um mesmo conjunto de dados (Podani, 1989). Jackson *et al.* (1989) mostram que muitos dos coeficientes de similaridade produzem resultados comparáveis independentemente da técnica analítica escolhida, no entanto, a escolha do coeficiente afeta grandemente a análise.

O sucesso ou fracasso dos diferentes métodos de agrupamento em determinados conjuntos de dados empíricos pode ter maior influência na escolha do método para um tipo particular de dados, do que considerações teóricas (Chatfield & Collins, 1980). Cada método está melhor adaptado para revelar tipos particulares de estrutura dos dados. Enquanto ligação simples, por exemplo, detecta grupos de qualquer formato, desde que sejam bem separados, variação mínima (Ward) detecta agrupamentos compactos, esféricos (Birks, 1987). É difícil julgar os méritos ou deméritos relativos dos diferentes métodos quando o próprio conceito de agrupamento não está bem definido (Gower, 1967).

Não se pode falar de um método que seja melhor que os outros em todas as situações, mas em estudos comparativos como os de Gower (1967), Mojena (1977), Milligan (1981) e Pereira (1993) costumeiramente o método de Ward dá resultados superiores aos demais, seguido pelo método da média de grupos. De uma maneira geral, o método da ligação simples (= vizinho mais próximo) tende a contrair o espaço e a formar dendrogramas em escada; ligação completa (= vizinho mais distante), tende a dilatar o espaço, tendo bom desempenho apenas quando lida com grupos de forma hiperesférica; os métodos da média de grupos e do centróide costumam ser fortemente afetados por valores discrepantes nas observações (Lance & Williams, 1967; Mojena, 1977; Pereira, 1993). De um modo geral não há um método melhor para todos os conjuntos de dados; média de grupo e variância mínima geralmente produzem resultados úteis (Birks, 1987).

Uma questão particularmente problemática na análise de agrupamentos é a determinação do número de grupos que devem ser aceitos. Essa é uma situação que ocorre com o uso de algoritmos hierárquicos de agrupamento, quando o pesquisador tem que determinar um nível hierárquico de partição como uma solução final (Milligan, 1981). Milligan & Cooper (1985) apresentam um estudo comparativo de 30 critérios de corte para determinação do número de agrupamentos; os autores partiram de dados artificiais com número conhecido de agrupamentos, mostrando que critérios diferentes podem chegar a resultados muito diferentes. Dale (1988) também traz considerações teóricas sobre o assunto.

Um método de agrupamento pode ser considerado robusto quando seus resultados são pouco afetados por: (a) erro ou "ruído" na amostragem, (b) remoção ou adição de um pequeno número de amostras, (c) divisão da amostra em subgrupos separados (Gauch Jr. & Whittaker, 1981). Entende-se por "ruído" o conjunto das variações aleatórias irrelevantes que afetam os dados. A qualidade dos resultados finais pode ser avaliada por testes internos ou externos; entre os testes internos, está a maximização da correlação cofenética (Gauch Jr. & Whittaker, 1981), um método muito utilizado para essa finalidade, segundo Cormack (1971) e Birks (1987). Resumidamente, a correlação cofenética é a avaliação do ajuste entre a matriz de similaridade (fenética) original e a matriz cofenética, resultante da simplificação proporcionada pelo método de agrupamento (Curi, 1983).

É necessário cuidado na interpretação dos resultados obtidos, pois os métodos de agrupamento produzem grupos mesmo na ausência de uma estrutura natural nos dados (Rand, 1971; Birks & Deacon, 1973; Milligan, 1981). O simples fato de ter sido possível extrair uma classificação dos dados disponíveis, não deve fazer com que essa classificação, às vezes espúria, substitua uma interpretação ecológica significativa (Ludwig & Reynolds, 1988). Além disso, deve-se considerar que os dados em ecologia de comunidades, geralmente apresentam variação contínua, de modo que a classificação normalmente é imposta pelo método, não intrínseca aos dados (Gauch Jr. & Whittaker, 1981; Gauch Jr., 1982; Goodall, 1986). Quando a presença de agrupamentos é duvidosa, pode ser aconselhável realizar um teste formal da hipótese de estarem os pontos distribuídos aleatoriamente sobre o plano (Chatfield & Collins, 1980). Também é interessante estudar os resultados da análise de agrupamento complementados com outros métodos com a análise de variância multivariada e a ordenação das amostras pela análise de componentes principais (Curi, 1983). Deve ser enfatizado que muitas vezes uma classificação pode ser perfeitamente válida mesmo se não houver "classes" naturais; uma distribuição uniforme de pontos no espaço pode ser subdividida em regiões arbitrárias e cada região receber uma designação que torna mais fácil qualquer referência a essa região (Goodall, 1986). Segundo Gauch Jr. & Whittaker (1981), classificação permanece parcialmente uma arte, para a qual a experiência e o discernimento do ecologista podem contribuir muito.

1.5.3. Análise de Ordenação

Ordenação é o termo coletivo para as técnicas multivariadas que organizam localidades ao longo de eixos com base na sua composição em espécies (ter Braak, 1987a). O resultado da ordenação é o arranjo das amostras em um espaço com menor número de dimensões, de modo que as entidades similares fiquem próximas e as dissimilares, afastadas (Gauch Jr., 1982). Identificando essas amostras num conjunto em que elas são mais similares (ou dissimilares) umas das outras, com base em suas posições em coordenadas, podemos procurar pelos fatores subjacentes que devem ser responsáveis pelos padrões observados (Ludwig & Reynolds, 1988). O escopo final é, por inferência, elucidar aqueles fatores biológicos e ambientais que podem ser importantes na determinação da estrutura das comunidades ecológicas (Ludwig & Reynolds, 1988). Um dos aspectos interessantes da ordenação é que ela permite uma “análise exploratória dos dados da comunidade sem que se tenha informações prévias sobre o ambiente” (ter Braak & Prentice, 1988).

Normalmente, em estudos de cunho ecológico, utiliza-se a análise de agrupamentos (classificação) quando se pretende detectar grupos nos dados disponíveis e a análise de ordenação, quando se pretende investigar gradientes contínuos. Apesar disso, a definição de limites entre localidades, com base em sua composição em espécies (ou vice-versa) é possível, conforme discutido por McCoy *et al.* (1986). Neste caso, alguns autores falam em “tipificação” ao invés de “classificação”. Reduzir o número de dimensões, no caso do estudo de comunidades vegetais, serve a dois propósitos: (a) redução dos dados a proporções manejáveis, para estudo das comunidades vegetais ou para comunicação dos resultados, (b) geração de hipóteses para a interpretação ambiental da composição das comunidades de plantas (Gauch Jr. *et al.*, 1981).

Há numerosos métodos de análise de ordenação. Entre os que trabalham com ecologia de comunidades, as técnicas de ordenação mais populares são a Análise de Componentes Principais (PCA), Análise de Correspondência (CA) e Análise de Correspondência Distendida (DCA) e Análise de Correspondência Canônica (CCA). Não há um método de ordenação inequivocamente melhor, sendo recomendável que se utilize mais de um método para um determinado conjunto de dados e se examinem os resultados (Ludwig & Reynolds, 1988). Uma análise dos fatores que devem ser avaliados na escolha do método de ordenação a ser utilizado em casos específicos é apresentada por ter Braak & Prentice (1988).

Um dos métodos mais simples de análise de ordenação é a Análise de Componentes Principais, referida normalmente como PCA (Principal Component Analysis). Quase todas as técnicas de ordenação mais utilizadas em Ecologia (DCA, CA, PCO, RA, etc.) podem ser consideradas, até certo ponto, como variações do PCA. Desenvolvida originalmente para analisar dados quantitativos descobriu-se, subsequente, que dava resultados satisfatórios com dados de presença-ausência (Hill, 1973). Segundo Manly (1986) o objetivo dessa análise é, tomando p variáveis X_1, X_2, \dots, X_p , encontrar combinações delas para produzir eixos (na verdade outras variáveis) Z_1, Z_2, \dots, Z_p , que não apresentem correlação entre si. Essa falta de

correlação é uma propriedade útil porque significa que os eixos estão medindo diferentes ‘dimensões’ dos dados; os eixos também podem ser ordenados de tal modo que Z_1 mostre a maior parte da variância, Z_2 a segunda maior parte da variância e assim por diante, ou seja $\text{var}(Z_1) \geq \text{var}(Z_2) \geq \dots \geq \text{var}(Z_p)$, onde $\text{var}(Z_i)$ representa a variância de Z_i nos dados que se está considerando; Z_1 é chamado componente principal. As novas variáveis obtidas (Z_1, Z_2, \dots, Z_p) representam combinações lineares das variáveis originais (Chatfield & Collins, 1980).

Quando se realiza uma PCA espera-se que as variâncias da maioria dos índices seja tão baixa que possa ser negligenciada; nesse caso, a variação do conjunto de dados pode ser adequadamente descrita por aquelas poucas Z variáveis cujas variâncias não são negligenciáveis; assim, é obtido certo grau de economia já que a variação de p variáveis originais X é explicada por um número menor de variáveis Z (Manly, 1986). Em outras palavras, se as variáveis originais são fortemente correlacionadas entre si, elas estão efetivamente “dizendo a mesma coisa” e deve haver restrições quase lineares das variáveis (Chatfield & Collins, 1980).

O objetivo da análise é maximizar a variância ao longo de um eixo E que é o 1º componente principal; uma vez extraído o 1º eixo, procura-se o 2º eixo, ortogonal ao 1º, que engloba maior variância, este representa o 2º componente principal, e assim por diante. Se houver p variáveis poderão existir p eixos. Conforme ressalta Manly (1986), se as variáveis originais não são correlacionadas, a análise não faz absolutamente nada. Nesse caso a análise irá simplesmente encontrar componentes que são próximos das variáveis originais, mas organizados em ordem decrescente de variância (Chatfield & Collins, 1980). Contrariamente, se as variáveis são fortemente correlacionadas (positiva ou negativamente) torna-se possível que 20 ou 30 variáveis originais possam ser representadas por 2 ou 3 componentes principais (Manly, 1986), o que permitiria descartar os 17 ou 18 outros componentes. A interpretação dos resultados da ordenação é feita comparando-se as propriedades dos pontos que representam localidades ou táxons nos extremos opostos dos eixos visando encontrar qual(is) a (s) propriedade(s) que estão causando sua separação ao longo do eixo. É interessante ressaltar que esses pontos, conforme aparecem nos gráficos apresentados pelos métodos de análise, representam, na realidade, projeções dos pontos originais sobre as superfícies dos planos delimitados pelos eixos (componentes principais, no caso de PCA).

Deve-se ressaltar que, embora o conceito básico da eliminação de muitos eixos que respondem por pouca variância seja facilmente compreensível, a escolha do número ideal de eixos não é tão simples, conforme pode ser visto nos trabalhos de Jackson (1993b, 1995) e Mehlman *et al.* (1995). A falha em distinguir entre “ruído” e padrões reais pode levar à rejeição de informações importantes ou limitar o entendimento dos processos ecológicos (Jackson, 1993b); o primeiro caso ocorrerá se a eliminação for feita muito cedo, o segundo, se for feita muito tarde. Vários métodos para determinar o número de eixos úteis são discutidos por Jackson (1993b) e, na verdade, nenhum deles é absoluto.

Os complexos e extensos cálculos matemáticos envolvidos na PCA e análises derivadas, são possíveis graças ao uso de programas de computador que, normalmente, efetuam os cálculos e podem apresentar os resultados na forma de tabelas ou gráficos que deverão ser adequadamente interpretados. Note-se que, segundo Chatfield & Collins (1980), PCA é uma técnica matemática que não requer do usuário especificar um modelo estatístico subjacente para explicar a estrutura do “erro”; nenhuma suposição é feita, particularmente, sobre a distribuição das variáveis originais, embora geralmente os componentes farão mais sentido caso se assuma que as observações possuem uma distribuição multivariada normal.

A PCA apresenta algumas limitações: (a) problemas para lidar com dados de comunidades que apresentam resposta fortemente não linear, causando o chamado ‘efeito arco’, derivado da correlação quadrática entre os eixos 1 e 2; (b) algumas propriedades matemáticas indesejáveis, como a ortogonalidade obrigatória dos eixos, de modo que estes nem sempre podem ser diretamente relacionados com parâmetros ambientais (Kershaw & Looney, 1985); (c) estritamente falando, PCA exige distribuição normal dos dados (Kershaw & Looney, 1985). Para Beals (1984) PCA é uma técnica imprópria para a maioria dos dados sociológicos e ecológicos pois, inevitavelmente, distorce o sistema. Em estudos com dados simulados (por exemplo Minchin, 1987), a performance de PCA comumente deixa muito a desejar. Apesar disso, quando utilizado dentro da amplitude de seus limites, PCA permanece um método de ordenação útil (Ludwig & Reynolds, 1988), podendo ser utilizado de maneira válida para o propósito de rearranjar os dados tornando sua interpretação menos subjetiva (Greig-Smith, 1983).

Muitos outros métodos de análise de ordenação estão disponíveis para utilização em diferentes programas de computador ou pacotes de estatística. Alguns deles serão comentadas a seguir, com maior ênfase para aquelas que guardam alguma relação com as análises efetuadas no presente trabalho.

A Análise de Correspondência, ou CA (Correspondence Analysis), é derivada da PCA, mas procura maximizar a dispersão das espécies ao invés da variância, além disso, difere de PCA em alguns detalhes técnicos, como o uso de dupla standardização simultânea da matriz primária (Austin, 1976). É aplicada principalmente a dados binários, já que seu desenvolvimento baseia-se na idéia de tabelas de contingência. Apesar disso, pode ser aplicada também a dados de abundância (ter Braak, 1985, 1987a). Uma das fortes atrações de CA é que a ordenação das amostras e das espécies é obtida simultaneamente, permitindo que o ecologista examine as inter-relações ecológicas entre as amostras e as espécies numa única análise (Ludwig & Reynolds, 1988).

CA pode ser desenvolvida através de uma análise (eigenanalysis) semelhante a PCA, ou através de uma série de operações de médias recíprocas (Ludwig & Reynolds, 1988). Nos dois casos os resultados alcançados são os mesmos e, nessa segunda aproximação, a análise foi desenvolvida por Hill (1973) com a denominação de “Reciprocal Averaging” (RA). Para Hill (1973, 1979a), CA e RA são sinônimos, mas em RA os resultados são alcançados por uma série de

aproximações sucessivas (Hill, 1973). Um estudo comparativo, utilizando RA, PCA e “Ordenação Bray-Curtis”, realizado por Gauch Jr. *et al.* (1977) procura enfatizar as vantagens da RA, embora suas conclusões não devam ser tomadas como definitivas para qualquer caso. Como em PCA, os eixos obtidos por CA possuem autovalores seqüencialmente menores; além disso, como o primeiro eixo maximiza a correlação entre espécies e amostras, ambos são ordenados ao longo da diagonal da matriz (Kershaw & Looney, 1985), situação esta, intuitivamente atrativa na interpretação de dados vegetacionais (Greig-Smith, 1983).

CA, da mesma maneira que PCA, pode ser analisada do ponto de vista geométrico como uma derivação de eixos que procuram responder pelo máximo da estrutura dos pontos numa nuvem de pontos multidimensional, possibilitando reduzir a dimensionalidade (Gauch Jr., 1982). Como as distâncias utilizadas em CA são distâncias quadradas, não euclidianas, as coordenadas nos eixos principais não guardam correspondência geométrica com as coordenadas originais. Os resultados obtidos com CA e com PCA geralmente são semelhantes, embora, em alguns casos, isso possa não ocorrer, conforme mostram Ludwig & Reynolds (1988). Para a maioria dos conjuntos de dados de comunidades, RA tem se mostrado superior a PCA (Gauch Jr., 1982). CA costuma ser especialmente eficiente quando a matriz possui uma marcada estrutura diagonal e numa análise comparativa entre vários métodos de ordenação apresentada por Jackson (1993a), CA (ao lado de PCO), mostrou-se um dos métodos com resultados mais consistentes, independentemente do tipo de standardização inicial utilizada nos dados. Uma das vantagens de CA é que ela pode manusear gradientes mais longos que a maioria dos métodos de ordenação mas suas principais desvantagens são: (a) funciona bem apenas para o primeiro eixo (Beals, 1984) devido ao efeito arco que será tratado mais à frente; (b) em alguns casos pode causar forte involução de um dos extremos do eixo de ordenação (Austin, 1976); (c) é muito suscetível a amostras contendo espécies raras, posicionando-as nos extremos do primeiro eixo de ordenação (ter Braak, 1987a).

Tanto em PCA quanto em CA (e mesmo em muitos outros métodos de ordenação), quando são analisados gradientes longos, há uma tendência de distorção ocasionada pela correlação quadrática entre os eixos 1 e 2, o que causa uma curvatura do gráfico que representa o gradiente (FIGS. 14 e 15). Esse efeito é conhecido como ‘efeito ferradura’ ou ‘efeito arco’ e é um artefato do método, não refletindo nenhuma característica real dos dados (Greig-Smith, 1983). Fasham (1977) considera que o efeito arco é devido, principalmente, a três fatores: (1) a resposta de uma espécie a um gradiente físico é normalmente não linear, no entanto a maioria das técnicas de ordenação assume um modelo linear; (2) as medidas de similaridade entre amostras não são, em sua maioria, funções lineares da separação entre amostras ao longo do gradiente; (3) quando a diversidade β é alta, amostras muito separadas terão poucas (ou nenhuma) espécies em comum e as medidas de similaridade comumente usadas serão medidas sensíveis à separação entre amostras. Fasham (1977) sugere que a causa primeira do efeito arco está nas medidas de similaridade.

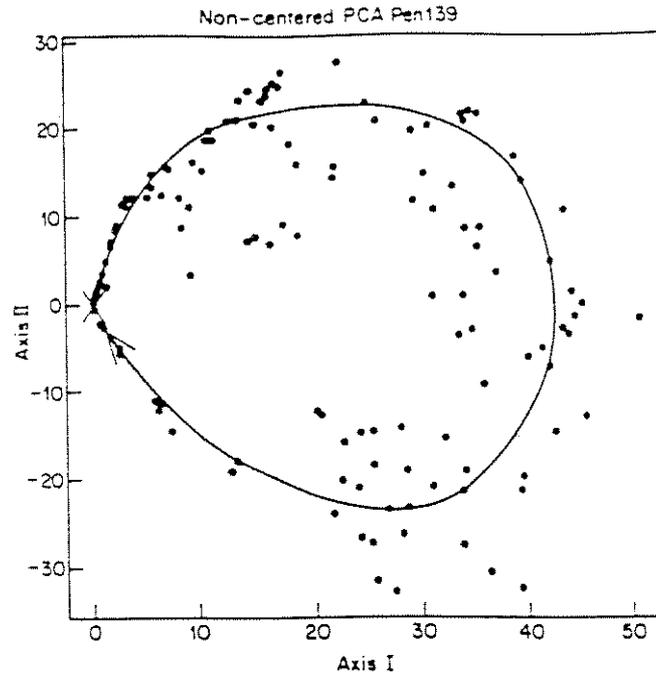


FIG. 14: Ordenação de um conjunto real de dados, nos dois primeiros eixos extraídos através de uma PCA não estandardizada e não centrada. É mostrada a direção do gradiente do quadrado 1 até o quadrado 145. (segundo Kershaw & Looney, 1985).

É interessante ressaltar, no entanto, que alguns autores, como Wartenberg *et al.* (1987) consideram que o efeito arco é uma propriedade importante e inerente aos dados de substituição sucessiva, cuja interpretação auxilia no entendimento dos processos que deram origem à distribuição dos dados observados. O problema mais sério associado com esse efeito é que o montante do “arqueamento” pode exceder o autovalor de um gradiente ambiental secundário; neste caso, o arco pode ser interpretado pela análise como um conjunto adicional de variações ecológicas e, conseqüentemente, os gradientes ambientais primário e secundário podem ser ordenados nos eixos 1 e 3 ou 2 e 3 ao invés dos eixos 1 e 2 (Kershaw & Looney, 1985). Desse modo os eixos após o primeiro podem ser difíceis de interpretar (Beals, 1984). Minchin (1987) ressalta, ainda, que a distorção curvilínea não é difícil de perceber para conjuntos de dados unidimensionais, quando o arco é obtido normalmente nas duas primeiras dimensões, no entanto, em estruturas planas, derivadas de conjuntos de dados bidimensionais, as configurações encontradas são

distorcidas e encurvadas em três ou mais dimensões, de tal modo que não pode ser visualizada em gráficos bi ou tridimensionais (FIG. 16). A outra grande falha da CA é a compressão dos extremos do primeiro eixo em relação ao meio (FIG. 15). Alguns métodos procuram eliminar esses dois efeitos indesejáveis, como é o caso da DCA que será vista a mais à frente.

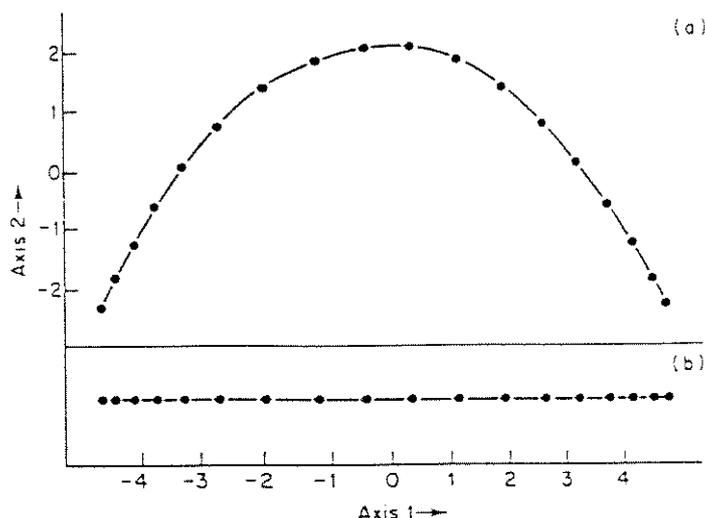


FIG. 15: Ordenação de 18 amostras espaçadas entre si de maneira regular, utilizando RA. O efeito arco é evidente na ordenação usando os eixos 1 e 2 (a), enquanto a compressão dos dois extremos é visível usando apenas o eixo 1 (b). (segundo Gauch Jr., 1982).

Mais recentemente, CA e outros métodos dele derivados (RA, DCA, CCA e TWINSPAN) foram objeto de críticas ao se descobrir que seus resultados, em certas circunstâncias, podiam ser alterados pela simples mudança da ordem de entrada dos dados (Tausch *et al.*, 1995). Esse fato foi considerado, inicialmente, como algo comprometedor para qualquer análise efetuada com esses programas (ver Tausch *et al.*, 1995). No entanto, Podani (1997) preferiu uma posição menos crítica, ao considerar que a magnitude dos erros derivados da sensibilidade à ordem de entrada dos dados pode ser considerada quase desprezível frente aos erros derivados das escolhas prévias feitas pelo investigador, somadas aos erros e tendências de amostragem. Oksanen & Minchin (1997), por sua vez, mostraram que a falha residia em problemas no programa de execução das análises, quais sejam: (a) em CA, um critério de convergência muito frouxo para a extração dos autovalores no algoritmo utilizado pelos programas DECORANA e CANOCO e (b) em DCA, somado a isso, um erro de programação em uma sub-rotina do procedimento de “rescaling”.

Oksanen & Minchin (1997) também mostraram que a correção dessas falhas é razoavelmente simples, através de pequenas modificações nos programas CANOCO e DECORANA. Versões corrigidas desses programas já estão disponíveis.

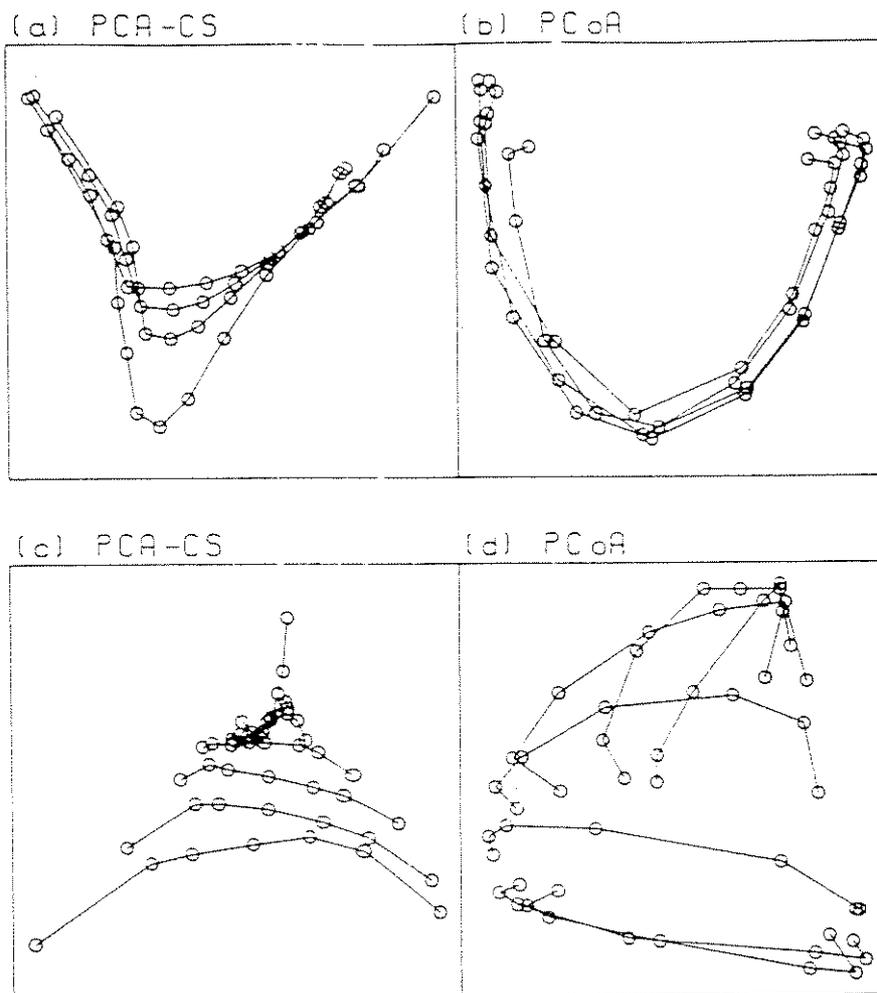


FIG. 16: Ordenações de um cenoplano por PCA (centralizado e estandardizado) e por PCO. Ambos os modelos possuíam superfícies com resposta unimodal e simétrica. As amostras foram organizadas em quadriculas regulares de 12 X 4 (a, b) e 7 X 7 (c, d). As linhas ligam amostras com as mesmas coordenadas no segundo gradiente simulado (segundo Minchin, 1987).

O método denominado DCA (“Detrended Correspondence Analysis” = Análise de Correspondência Distendida), apresentado por (Hill, 1979a), procura eliminar o efeito arco através de dois artifícios: primeiramente o critério da

ortogonalidade dos eixos da DCA é substituído pelo critério mais forte de que o segundo e demais eixos não tenham relação sistemática de nenhum tipo com os eixos anteriores; em segundo lugar, é feito um “rescaling” como explicado a seguir (Gauch Jr., 1982). Inicialmente são calculados escores das amostras, de modo que eles sejam a média dos escores das espécies ocorrentes em cada um; em seguida, o primeiro eixo é dividido em segmentos e, dentro de cada segmento, os escores das amostras no segundo eixo são ajustados para atingirem uma média zero; depois, utilizando os novos escores das amostras, são calculados novos escores para espécies, através de RA e retorna-se ao primeiro estágio; o processo é repetido várias vezes até que se chegue a uma solução em que os escores fiquem estáveis; finalmente, os escores das amostras são recalculados através dos escores médios das espécies (Hill, 1979a; Gauch Jr., 1982). Mais detalhes sobre DCA podem ser vistos em Hill (1979a) e Hill & Gauch Jr. (1980). Ter Braak (1987a) propõe que o “detrending” seja feito pelo uso de polinômios, como utilizado no programa CANOCO (ter Braak, 1988) e não por segmentos como no processo original de Hill (1979a). Apesar de ter Braak & Prentice (1988) afirmarem que o “detrending” por polinômios remove apenas efeitos específicos da CA, estudos de Knox (1989) e de Myklestad & Birks (1993) mostram que ele, apesar de ser matematicamente mais elegante, não produz soluções necessariamente mais estáveis ou exatas que o “detrending” por segmentos.

Uma característica interessante de DCA advém do processo de “detrending” é a unidade utilizada na graduação dos eixos. Os gradientes, nos eixos, são medidos em desvios-padrão médios do “turnover” das espécies, ou, simplesmente SD (Gauch Jr., 1982). Numa boa aproximação, 4,0 SD correspondem à distância na qual uma espécie aparece, atinge seu máximo e desaparece novamente, desse modo 1,0 SD representa aproximadamente $\frac{1}{4}$ do “turnover” de uma espécie (Hill, 1979a). Amostras com separação maior que 4,0 SD geralmente não terão elementos em comum (Hill, 1979a). Trata-se de uma unidade com sentido biológico e que permite uma comparação direta entre os eixos. Se um eixo de ordenação tem uma extensão de 6,5 SD e um outro eixo (do mesmo ou de outro conjunto de dados) tem uma extensão de 4,3 SD, o primeiro eixo representa um gradiente mais longo que o segundo.

Algumas críticas têm sido feitas a DCA, dando origem, inclusive a uma série de artigos com críticas e respostas a elas (Wartenberg *et al.*, 1987; Peet *et al.*, 1988; Jackson & Somers, 1991; Palmer, 1993). As críticas a DCA residem : (a) no método de “detrending” (ter Braak, 1988); (b) nas próprias bases da DCA, como a necessidade de “detrending” e “rescaling” (Wartenberg *et al.*, 1987) e (c) na instabilidade das configurações obtidas com DCA (Jackson & Somers, 1991; Oksanen, 1988). Para seus críticos, DCA não é melhor e, talvez seja pior que os métodos tradicionais de ordenação, além de utilizar métodos arbitrários (Wartenberg *et al.*, 1987). Jackson & Somers (1991), por exemplo, mostram que as soluções obtidas com DCA, a partir do segundo eixo, variam com o número de segmentos utilizados no “detrending”, ou seja, a solução encontrada é apenas uma entre muitas soluções possíveis. Segundo Minchin (1987), DCA não apresenta uma performance

muito boa com modelos de resposta mais complexa e com esquemas não regulares de amostragem. Para Beals (1984) em nenhum caso DCA (e RA) é inequivocamente o melhor método de ordenação. Minchin (1987) considera que pelo menos dois fatores contribuem para a falta de robustez e a performance errática de DCA: as propriedades das medidas de dissimilaridade utilizadas e o comportamento dos processos de “detrending” e “rescaling”.

Contrariamente, Palmer (1993) considera que DCA possui várias propriedades desejáveis em uma técnica de análise indireta de gradientes: não produz o efeito arco como PCA, não se baseia na seleção de pontos finais arbitrários como a Ordenação Polar e o número de dimensões não precisa ser especificado *a priori* como em NMDS. Peet *et al.* (1988), consideram que “detrending” e “rescaling” facilitam a interpretação de dados multidimensionais e Knox (1989), que eles aumentam a exatidão das soluções para gradientes longos. Independentemente dessa discussão, quando aplicado a dados reais, DCA comumente dá bons resultados. Na análise de conjuntos complexos de dados, segundo Hill & Gauch Jr. (1980), Gauch Jr. *et al.* (1981) e Gauch Jr. (1982), muitas vezes DCA se mostra superior a CA e NMDS, o que é confirmado pelos resultados de Andersson (1988) na delimitação de zonas florísticas. Para Kenkel & Orlóci (1986) os resultados obtidos com CA e DCA são semelhantes, exceto quando há diferenças no “turnover” entre as espécies, caso em que a performance de DCA é superior. Os resultados apresentados por Kenkel & Orlóci (1986) também indicam a superioridade de CA e DCA, quando comparados com alguns outros métodos métricos de ordenação, embora para os conjuntos de dados analisados por esses autores, NMDS tenha sido o método mais robusto. Como boas características comparativas de DCA, Hill & Gauch Jr. (1980) listam as seguintes: (a) permite obter, concomitantemente, uma ordenação interpretável das espécies e das amostras; (b) a escala dos eixos está em uma unidade que tem um significado compreensível; (c) permite a análise de grandes conjuntos de dados, pois o tempo de computação mostra dependência apenas linear com o montante de dados.

Programas para aplicação de DCA podem ser encontrados nos pacotes DECORANA (Hill, 1979a) e CANOCO (ter Braak, 1988). Especial cuidado, no entanto, deve ser tomado quando os primeiros autovalores são muito próximos; nesses casos, conforme demonstra Oksanen (1988), pode haver inversão da ordem dos eixos em função de variações aleatórias nos dados, o que leva a uma grande instabilidade nas soluções “detrended”. Não há uma maneira de detectar previamente a instabilidade numa análise determinada, no entanto, a comparação dos resultados da DCA com os resultados de uma CA pode permitir uma avaliação mais objetiva dos resultados do “detrending” sobre o conjunto específico de dados que se está analisando (Kenkel & Orlóci, 1986; Oksanen, 1988). Além disso, deve-se considerar a instabilidade dos resultados decorrente de variações na ordem de entrada dos dados, já comentada anteriormente sob CA.

No método denominado Análise de Coordenadas Principais, ou PCO (“Principal Coordinates Analysis”) a análise parte diretamente de uma matriz de

distâncias ou semelhanças, não havendo uma matriz de dados original. As distâncias entre objetos na nova configuração obtida a é que melhor se ajusta às distâncias originais entre os objetos (Wartenberg *et al.*, 1987). É um método projetado para trabalhar com diferenças percentuais, ao invés de distâncias euclidianas e apresenta as mesmas limitações do PCA quanto à deformação curvilínea da curva em gradientes longos (Gauch Jr., 1982; Minchin, 1987). Ressalte-se, no entanto, que na análise comparativa empreendida por Jackson (1993a), PCO, juntamente com CA, mostrou resultados mais consistentes que os vários outros métodos testados.

NMDS (“Non Metric Multidimensional Scaling”) foi introduzida por Kruskal (1964). De maneira semelhante a PCO, parte de uma matriz de distância ou semelhança, mas é desenhado para aceitar coeficientes não métricos. Foi desenvolvido originalmente para permitir a análise de matrizes resultantes de experimentos nos quais os objetos estavam sujeitos a escolhas de similaridade ou preferências, aos pares (Kenkel & Orlóci, 1986). O método procura minimizar o “stress” da configuração de pontos num espaço t-dimensional. O “stress” representa uma medida do quão bem a configuração dos pontos concorda com os dados originais (Kruskal, 1964). De acordo com Gauch Jr. (1982) o objetivo básico é posicionar amostras (ou espécies) num espaço de ordenação com menos dimensões e de tal maneira que as distâncias entre pontos na ordenação tenha, no maior grau possível, a mesma ordem seqüencial que as dissimilaridades entre pontos na matriz secundária, ou seja, a matriz de dissimilaridades entre amostras ou dissimilaridades entre espécies. Os cálculos envolvidos em NMDS são bastante complexos e, em geral, são necessárias várias análises, definindo previamente o número de dimensões que se deseja, para chegar ao melhor resultado. Os principais problemas com NMDS são: (a) está sujeita ao efeito arco; (b) pode distorcer a estrutura se o número de dimensões escolhido for maior que aquele efetivamente presente nos dados; (c) pode apresentar problemas com “mínimos locais” em soluções unidimensionais; (d) necessita uma estimativa prévia da dimensionalidade dos dados (Austin, 1976); (e) por não tratar com valores reais de distância, importantes informações ecológicas podem ser perdidas (Beals, 1984); (f) exige muito do computador (Hill & Gauch Jr., 1980; Gauch Jr. *et al.*, 1981). Segundo Gauch Jr. (1982) e Jackson (1993a), trata-se de um método de análise cujos resultados, em geral, não compensam a extrema complexidade computacional. Apesar dessas desvantagens, em estudos comparativos realizados por Austin (1976), Fasham (1977), Prentice (1980), Kenkel & Orlóci (1986) e Minchin (1987), com dados simulados e por Rydgren (1996), com dados reais, NMDS revelou performance superior ou, no mínimo, igual aos demais métodos testados, incluindo RA e DCA. Já Gauch Jr. *et al.* (1981), comparando NMDS com RA e DCA, concluiu que NMDS foi superior a RA para dados com três ou quatro dimensões, ao passo que RA foi superior a NMDS para dados com uma a duas dimensões; DCA, por sua vez, foi sempre superior aos dois outros métodos. Jardine (1972) considera que NMDS representa um método objetivo para encontrar tendências na distribuição de espécies; distribuição aqui entendida como dispersão progressiva em determinada(s) direção(ões). O autor mostra também que NMDS

pode ser aplicada à matriz de similaridades que representa a composição em espécies das áreas amostrais, para obter gráficos bidimensionais onde a disposição dos pontos é muito similar à disposição geográfica das áreas amostrais. Prentice (1977) mostra algumas análises em que a ordenação não métrica é mais bem sucedida que a métrica na detecção de gradientes, em dados naturais, eliminando inclusive o efeito arco. Minchin (1987) vai ainda mais longe ao concluir que há pouca justificativa para a continuada aplicação de métodos de ordenação lineares para análise indireta de gradientes. Aparentemente a vantagem comparativa de NMDS aparece, em especial, quando o número exato de dimensões é conhecida previamente e as medidas de similaridade utilizadas são quantitativas. Nestes casos, sua performance é sempre superior à de RA e PCA (Fasham, 1977).

Quando é possível designar previamente uma ou mais variáveis ambientais de interesse e mensurá-las, é possível realizar uma ordenação “direta” (Goodall, 1986). Esse tipo de análise representa uma integração entre regressão e ordenação (ter Braak, 1988) e com ele pretende-se comparar dois conjuntos de dados (duas matrizes de dados), como por exemplo, uma matriz do tipo ‘amostras X espécies’ e outra do tipo ‘amostras X dados ambientais’. A vantagem desses métodos “diretos” é que eles não apresentam dificuldades de interpretação - os escores das amostras representam diretamente uma variável física bem definida - ao passo que nos métodos “indiretos” os escores podem ser difíceis, ou até mesmo impossíveis, de interpretar. Esse tipo de análise é feito por alguns métodos de ordenação como a CANCOR (“Canonical Correlation Analysis”), RDA (“Redundance Analysis”), CCA (“Canonical Correspondence Analysis”) e DCCA (“Detrended Canonical Correspondence Analysis”). Esses métodos podem ser tratados dentro da categoria que ter Braak & Prentice (1988) chamam “ordenação restrita”. Todos eles são de uso mais complexo que os citados anteriormente.

Resumidamente, em CCA os eixos da ordenação são forçados a serem combinações lineares das variáveis ambientais (ter Braak & Prentice, 1988). CCA é, justamente, uma modificação de CA onde se procura maximizar a dispersão das espécies ao longo do gradiente, mas de tal modo que os escores das amostras sejam, necessariamente uma combinação linear das variáveis ambientais fornecidas (ter Braak, 1987b). Os diagramas de ordenação gerados por CCA mostram não só o padrão de variação da comunidade, como as demais ordenações, mas também os aspectos mais marcantes das distribuições das espécies ao longo das variáveis ambientais (ter Braak, 1987b). Como mostra Hill (1991), CCA também tem a habilidade de “construir” uma variável ambiental que não tenha sido fornecida. Uma das boas características de CCA é que ela não é tão suscetível quanto CA, a amostras com espécies raras, desde que essas amostras, aberrantes quanto à composição em espécies, não sejam aberrantes também em termos de variáveis ambientais (ter Braak, 1987b).

O programa CANOCO (ter Braak, 1988), permite a aplicação de CCA, bem como de algumas outras técnicas de análise multivariada. DCCA é uma modificação de CCA onde, através de métodos matemáticos, procura-se eliminar o “efeito arco”.

No caso da DCCA o “detrending” por segmentos não é adequado, mas sim o “detrending” por polinômios ou pela eliminação das variáveis ambientais supérfluas (ter Braak & Prentice, 1988). Todos esses métodos “restritos” são mais poderosos se o número de variáveis ambientais é pequeno comparado com o número de localidades (ter Braak & Prentice, 1988).

Apesar de CCA possuir algumas vantagens em relação a CA e DCA e de ser o método de ordenação mais utilizado, ultimamente, em estudos biogeográficos e ecológicos é, sua implementação depende da disponibilidade de uma segunda matriz de dados (normalmente dados ambientais). No presente trabalho, CCA não foi utilizada, justamente, pela impossibilidade de se obter um conjunto adequado de dados ambientais correspondentes às quadrículas de $2 \times 2^\circ$ e $5 \times 5^\circ$.

Alguns comentários finais poderiam ser feitos, com a finalidade de ressaltar a necessidade de cuidado na aplicação dos diferentes métodos de análise apresentados. Métodos de ordenação, de uma maneira geral, estão sujeitos aos efeitos de várias características das amostras: número de espécies total e por amostra, diversidades α e β , tendências nessas e em outras propriedades da comunidade estudada, número e importância relativa das direções de variação na comunidade, nível e características dos erros de amostragem, distribuição das amostras na amplitude de variação amostrada, presença de agrupamentos ou lacunas na amostragem, presença de amostras anômalas ou disjuntas e presença de espécies com distribuição atípica (Gauch Jr. *et al.*, 1977). As comparações efetuadas por Kenkel & Orlóci (1986), com dados simulados, permitem, ainda acrescentar que: (a) há uma considerável variação na habilidade das diferentes estratégias de ordenação para revelar adequadamente a estrutura dos dados; (b) independentemente do método utilizado, essa habilidade decresce com o aumento do “turnover”; (c) como os diferentes métodos enfatizam diferentes aspectos dos dados, mais estudos devem ser realizados no sentido de analisar conjuntos de dados por diferentes métodos pois essa estratégia poderá ser mais reveladora da estrutura dos dados que a simples aplicação automática de qualquer método individualmente.

1.5.4. Métodos mistos

Alguns métodos de análise não se enquadram bem na definição de ordenação ou de agrupamento e seu posicionamento em um ou outro grupo é discutível; é o caso do método denominado TWINSPAN (Two-Way INDicator SPecies ANalysis), desenvolvido por Hill (1979b). Embora siga um caminho um pouco mais complexo que os métodos de agrupamento anteriormente citados, é tratado como um método divisivo de agrupamento por vários autores (Gauch Jr. & Whittaker, 1981; Gauch Jr., 1982; van Tongeren, 1987; Birks, 1987; Belbin & McDonald, 1993). De maneira oposta, Kershaw & Looney (1985) preferem tratá-lo entre os métodos de ordenação. Trata-se, na verdade, de um método misto, que começa pela aplicação de RA, para determinar uma ordenação inicial, e continua como um método divisivo e

dicotômico de agrupamento. A aplicação do método é feita através do programa TWINSPAN distribuído pela Universidade de Cornell. Detalhes sobre a aplicação e interpretação dos resultados do programa são dados por Hill (1979b). A grande vantagem do método é que as espécies e as amostras são classificadas concomitantemente. A grande desvantagem está no fato de o método assumir uma estrutura hierárquica para os dados, que pode não estar presente na realidade (Pedersen, 1990). É um dos poucos métodos disponíveis que permite a identificação de espécies indicadoras (Dufrêne & Legendre, 1997). Para Kent & Ballard (1988) a maioria das revisões publicadas até aquela época recomendavam TWINSPAN como o “estado da arte” em classificação numérica.

Gauch Jr. (1982) resume as fases do TWINSPAN da seguinte maneira: os dados são primeiramente ordenados por RA, então, as espécies que caracterizam os extremos dos eixos da ordenação são enfatizadas para polarizar as amostras e estas são divididas em dois agrupamentos através da quebra do eixo da ordenação aproximadamente no meio; a divisão é refinada por uma reclassificação, utilizando as espécies com valor máximo na ordenação dos pólos do eixo da ordenação. Os resultados aparecem na forma de tabelas ordenadas de espécies e de amostras a partir das quais podem ser construídos dendrogramas. Contrariamente aos dendrogramas obtidos com os métodos de agrupamento anteriormente citados, os dendrogramas obtidos com TWINSPAN ordenam as amostras similares nos grupos terminais, de modo que quanto mais similares elas fiquem mais próximas umas das outras (Gauch Jr. & Whittaker, 1981).

As avaliações do desempenho de TWINSPAN ainda não deixam muito claro o quanto o método é confiável. Gauch Jr. & Whittaker (1981) indicam que, entre os métodos avaliados por eles, TWINSPAN foi o que apresentou melhores resultados. Contrariamente, Belbin & McDonald (1993) e Dufrêne & Legendre (1997) são bastante críticos em relação ao seu desempenho. Estes autores listam várias limitações do método, sendo as principais: (1) TWINSPAN assume a existência de um forte gradiente dominante, (2) os pontos de corte no gradiente dominante são arbitrários, (3) na ordenação inicial é obrigatório o uso de RA, (4) o conceito de ‘pseudoespécies’ é baseado na frequência relativa, a qual é grandemente influenciada pelo método de coleta, (5) TWINSPAN sempre produz uma estrutura hierárquica, mesmo quando ela não existe. Mesmo Dufrêne & Legendre (1997) deixam claro que o algoritmo de TWINSPAN é provavelmente bom para o caso de gradientes regulares, não sendo adequado apenas em situações mais heterogêneas. Hill (1979b) preconiza a utilização paralela do TWINSPAN e de um método de ordenação.

1.6. Análise Multivariada e Fitogeografia

Desde os trabalhos pioneiros de Williams & Lambert (1959, 1960, 1961), métodos de análise numérica têm sido utilizados, de maneira cada vez mais ampla,

no estudo de associações vegetais, seja ao nível fitogeográfico, seja ao nível fitossociológico. Ainda na década de 60, outros autores passaram a utilizar métodos multivariados com a finalidade de analisar a distribuição geográfica de entidades biológicas - inicialmente animais (Hagmeier & Stults, 1964; Hagmeier, 1966) e, posteriormente, plantas (Proctor, 1967; Sneath, 1967; Webb *et al.*, 1967). Dessa época também podem ser citados os trabalhos de Greig-Smith *et al.* (1967) e Williams *et al.* (1973) cujo interesse maior se deve ao fato de estudarem comunidades vegetais em regiões de floresta pluvial tropical, mas não abordam o problema sob um enfoque biogeográfico.

Proctor (1967) estudou a distribuição de 317 espécies de hepáticas nos 152 condados da Grã-Bretanha, através de análise de associação, seguida de PCA. O autor interpretou de maneira satisfatória os três primeiros eixos da PCA que refletiram: 1^o) abundância ou riqueza, 2^o) contraste entre as terras altas e as terras baixas e 3^o) contraste entre distribuições oceânicas e montanas.

Utilizando Análise Fatorial, Sneath (1967) estudou a distribuição mundial de gêneros de coníferas, analisando a similaridade florística entre 48 regiões e suas posições geográficas presente e passada, tendo em vista a deriva continental.

Webb *et al.* (1967) estudaram um conjunto de dados de presença/ausência de 818 espécies vasculares em 18 localidades em North Queensland (Austrália). Os autores utilizaram métodos de agrupamento (Análise de Associação, Análise de Informação e Análise de Concentração), e um método de ordenação (PCO), com o intuito inicial de comparar os métodos. Concluíram que, embora ordenação fosse mais informativa e precisa, deveria ser utilizada apenas quando os métodos de agrupamento não fossem suficientes. Essa afirmação, no entanto, baseou-se não numa eventual inaptidão do método de ordenação, mas em suas exigências computacionais.

Limitações de ordem computacional são reclamações comuns nesses trabalhos pioneiros (ver Webb *et al.*, 1967 e Proctor, 1967). É claro que o desenvolvimento experimentado pelos computadores desde a década de 60 tornou obsoletas essas limitações. Aliás, o desenvolvimento posterior dos métodos de análise multivariada esteve intimamente ligado ao desenvolvimento de computadores cada vez mais poderosos.

Exemplos da utilização de técnicas de análise numérica na delimitação de elementos florísticos, após os trabalhos pioneiros citados acima, incluem trabalhos de Birks & Deacon (1973), Bridgewater (1976), Birks (1976) e Dzwonko & Kornas (1978), seguidos de um número crescente de trabalhos nas décadas de 80 e 90.

Birks & Deacon (1973) estudaram as floras atual e passada da Grã-Bretanha, utilizando 4 coeficientes de similaridade (Jaccard, Dice, Simpson e Braun-Blanquet), além de ordenação por NMDS; os autores concluíram que, apesar das muitas limitações dos dados e dos métodos, os procedimentos mostraram-se potencialmente eficazes na detecção das tendências florísticas gerais. Bridgewater (1976) aplicou Análise de Associação em dados de distribuição geográfica de seis famílias de Angiospermas na região de Victoria (Austrália); apesar de reconhecer as limitações de uma análise monotética como a utilizada, o autor considerou-a uma

solução apropriada para a divisão da região em elementos fitogeográficos. Birks (1976) estudou a distribuição de 144 espécies de pteridófitas na Europa, através de análise de agrupamento (utilizando o método de Ward e o coeficiente de Jaccard subtraído de 1 como medida de dissimilaridade), além de PCO, delimitando 15 regiões florísticas e 21 elementos florísticos. Dzwonko & Kornas (1978) estudaram a distribuição de 142 espécies de pteridófitas em Zâmbia, utilizando UPGMA / coeficiente de Jaccard, para definirem os grupos semelhantes de espécies e de localidades; os resultados obtidos permitiram a subdivisão de Zâmbia em três grandes unidades florísticas regionais. Denys (1980) procurou estabelecer uma subdivisão fitogeográfica para a África tropical, baseada em uma Análise Fatorial; o autor considerou que, embora os resultados não fossem ainda definitivos, a carta fitogeográfica resultante era satisfatória. Um fato em comum entre os trabalhos de Bridgewater (1976), Birks (1976), Dzwonko & Kornas (1978) e Denys (1980) é que todos delimitam as áreas amostrais como quadrículas definidas por um determinado número de graus de latitude e longitude.

Oliver *et al.* (1983) estudaram a distribuição de 1936 espécies na região sudoeste do Cabo (sul da África), utilizando o programa PHYTOTAB, o qual agrupa as espécies bem como as amostras, com base no coeficiente de Jaccard e, posteriormente, agrupa as amostras em unidades maiores ou menores que podem ser inspecionadas visualmente. Os resultados obtidos permitiram delimitar gradientes de riqueza em espécies e 6 centros de diversidade, correlacionados com os grandes sistemas climáticos e edáficos da região.

De uma maneira generalizada, pode-se dizer que nos trabalhos a partir de meados da década de 80, a tendência é a de utilizar DCA como técnica de ordenação, combinada ou não com TWINSPAN. A combinação DCA / TWINSPAN é uma das mais utilizadas nesse período e é encontrada em vários trabalhos com enfoque biogeográfico, como os de Pedersen (1990), Myklestad & Birks (1993), Islebe & Velázquez (1994) e Francisco-Ortega *et al.* (1994), além de um grande número de trabalhos com enfoque mais ecológico ou fitossociológico.

Pedersen (1990) estudou a distribuição de 725 espécies de plantas vasculares na Escandinávia, detectando dois padrões fitogeográficos, relacionados com fatores climáticos, que corresponderam bastante bem a padrões previamente reconhecidos utilizando outros métodos. Myklestad & Birks (1993) analisaram a distribuição das espécies do gênero *Salix* na Europa, concluindo que os métodos utilizados foram úteis na detecção de padrões amplos de distribuição. Adicionalmente os autores utilizaram CCA para relacionar a distribuição com 13 variáveis climáticas e geográficas. Islebe & Velázquez (1994) procuram estudar as afinidades ecológicas entre as comunidades que constituem o "Megamexico", ou seja, as comunidades das altas montanhas do México e Guatemala, reconhecendo 10 comunidades vegetais facilmente interpretáveis. Francisco-Ortega *et al.* (1994) estudaram a fitogeografia das comunidades onde ocorre *Chamaecytisus proliferus* (Fabaceae), em 147 áreas amostrais nas Ilhas Canárias e consideraram os métodos utilizados eficientes na detecção dos gradientes e na separação das comunidades envolvidas.

Outros métodos de ordenação, isolados ou em combinação, também tem sido utilizados por vários autores. DCA foi utilizada por Jacobson Jr. & Grimm (1986) para estudar a distribuição de amostras de pólen fóssil, por Dzwonko & Kornas (1994), para estudar a distribuição de pteridófitas em Rwanda e por Patten & Ellis (1995) para analisar as relações entre gradientes ambientais e distribuição de espécies e comunidades numa região semi-árida do Quênia. Nos três casos, DCA deu bons resultados: no primeiro caso mostrou uma clara seqüência de vegetações florestais e campestres; nos outros dois, permitiu o reconhecimento das comunidades vegetais presentes. Chang & Gauch Jr. (1986) utilizaram a combinação RA / DCA, tentando relacionar a abundância de 241 espécies de plantas vasculares com parâmetros ambientais e geográficos, tendo obtido resultados claramente interpretáveis.

Uma tendência nos trabalhos mais recentes tem sido a utilização de métodos de ordenação restrita, como CCA e DCCA, às vezes em adição a DCA. É esse o caso dos trabalhos de Brown *et al.* (1993) procurando estabelecer uma nova classificação biogeográfica para as terras altas da Escócia, de Carey *et al.* (1995) tentando classificar zonas biogeográficas na Escócia, de Hill (1991), estudando a distribuição geográfica várias espécies de pássaros e plantas na Grã-Bretanha e de Escudero (1996) estudando a vegetação rupestre numa região Mediterrânea da Espanha. Em todos os casos os autores consideraram que a ordenação foi eficiente no estabelecimento de padrões e na detecção das variáveis ambientais mais importantes. O trabalho de Escudero (1996), apesar de sua abordagem mais voltada para a Fitossociologia, é interessante por tratar de comunidades rupestres, semelhantes, em alguns aspectos, às comunidades encontradas nos campos rupestres.

Poucos outros métodos de ordenação têm sido utilizados em estudos fitogeográficos. Lamont & Connel (1996), por exemplo, estudaram a biogeografia das seis espécies do gênero *Banksia* endêmicas do Sudoeste da Austrália, utilizando um método não hierárquico de particionamento múltiplo (FASTCLUS), seguido de uma ordenação canônica (CVA), onde foram levadas em conta várias características climáticas. Segundo os autores, essa estratégia revelou padrões biogeográficos adicionais aos já anteriormente reconhecidos, levando à reconsideração ou criação de quatro distritos fitogeográficos.

Apesar dessa preferência de muitos autores por TWINSpan e por métodos de ordenação, alguns métodos de agrupamento, especialmente UPGMA continuaram a ser utilizados com sucesso em várias circunstâncias. A combinação entre coeficiente de Jaccard e UPGMA foi utilizada, com sucesso, por Hnatiuk & Maslin (1988) para analisar a distribuição geográfica de espécies de *Acacia* na Austrália e por McDonald *et al.* (1996) para definir grupos de comunidades na vegetação denominada "fynbos", nas montanhas Langeberg (África do Sul). UPGMA combinado com outros coeficientes aparece nos trabalhos de Conran (1995), analisando a distribuição mundial das famílias de Liliiflorae, exceto Orchidaceae (com índice de associação de Kulczynski), de Fontoura (1995), estudando a

distribuição das Bromeliaceae epífitas sobre os respectivos forófitos em Macaé de Cima, Rio de Janeiro (com coeficiente de correlação de Pearson), e de Marquez *et al.* (1997) procurando definir grupos de pteridófitas com padrão similar de distribuição (corotipos) na Península Ibérica (com índice de similaridade de Baroni-Urbani & Buser). Andersson (1988) utilizou uma combinação de vários métodos, entre os quais UPGMA e WPGMA (com razão de similaridade), para analisar a fitogeografia das plantas vasculares de algumas áreas do SW da Suécia; para o autor, a performance de UPGMA foi superior à dos demais métodos de agrupamento testados.

Outro método de agrupamento que aparece em alguns trabalhos recentes é o “método de Ward” ou “método da variância mínima”. É o caso dos trabalhos de Nimis & Bolognini (1993), analisando os padrões de distribuição de 242 espécies de plantas vasculares ocorrentes nas florestas de faia da Itália e Friesen *et al.* (1993) estudando a fitogeografia do gênero *Allium* na Sibéria e na Mongólia. No primeiro caso, a medida de distância utilizada foi a distância euclidiana e os resultados mostraram uma boa correspondência entre a classificação obtida com base dos dados distribucionais e a ordenação dos corotipos com base em suas características fitossociológico-ecológicas. No segundo caso, utilizando distância euclidiana e coeficiente de van der Maarel como medidas de semelhança, foram detectados 2 centros principais e 4 sub-centros de diversidade.

Poucos são os trabalhos realizados no Brasil, utilizando métodos de análise multivariada no estudo da vegetação e, quase sempre, estão mais voltados para a Fitossociologia do que para a Fitogeografia. Alguns exemplos são os trabalhos de Silva & Shepherd (1986), Oliveira-Filho (1993), Fontoura (1995), Oliveira-Filho & Ratter (1995) e Salis *et al.* (1995). Com exceção de Fontoura (1995), que estudou a distribuição dos gêneros de bromélias epífitas, os demais trabalhos trazem comparações amplas entre diferentes formações florestais brasileiras.

Também são poucos os trabalhos aplicando métodos de análise multivariada à distribuição de epífitas e, ainda assim, tratam predominantemente de epífitas criptogâmicas em florestas temperadas. É o caso dos trabalhos de Kenkel & Bradfield (1986), no Canadá, Pirintsos *et al.* (1993, 1995) na Grécia, Burgaz *et al.* (1994) e Fuertes *et al.* (1996) na Espanha e Holien (1996) na Noruega. Trabalhos tratando de epífitas vasculares e realizados em clima tropical são bem mais raros (van Leerdam *et al.*, 1990; Wolf, 1994). Todos eles, no entanto têm um caráter mais fitossociológico ou ecológico, sem qualquer preocupação fitogeográfica. Todos os trabalhos citados apresentam um cunho mais Fitossociológico e local.

1.7. Análise Multivariada e Distribuição Geográfica de Orquídeas

Em relação às orquídeas, métodos de análise multivariada têm sido utilizados mais em estudos bioestatísticos (por exemplo Sheviak & Catling, 1980; Bateman & Denholm, 1988; Dufrene *et al.*, 1991; Tyteca & Gathoye, 1993; Tyteca & Dufrene, 1994; Tyteca, 1995) e não em estudos com finalidade biogeográfica. Linder (1983) apresenta um estudo procurando estabelecer a história fitogeográfica da subtribo africana *Disinae* (Orchidaceae, Orchidoideae), porém utilizando análise cladística. Aplicação de métodos de análise multivariada no estudo de distribuição de orquídeas é encontrada apenas nos trabalhos de Sanford (1974b) e Catling *et al.* (1986).

Sanford (1974b) utilizou dois métodos antigos de ordenação (ordenação Bray-Curtis e método de Orlóci) para testar a utilidade das orquídeas epífitas na caracterização da vegetação. O autor considerou que os métodos permitiram uma boa separação das áreas florestais, com base nas orquídeas epífitas presentes em cada uma. Concluiu, portanto, que o uso de dados de presença-ausência de orquídeas epífitas pode resultar numa ordenação muito informativa dos tipos florestais.

Catling *et al.* (1986) utilizaram alguns métodos fitossociológicos tradicionais e métodos estatísticos univariados para analisar a distribuição de orquídeas epífitas em plantações abandonadas de pomelo em Belize. Paralelamente, os autores apresentam uma análise de agrupamentos para testar as associações entre as orquídeas epífitas, concluindo que os agrupamentos formados corresponderam aos grupos sequenciais de colonização.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Espécies e amostras

A seleção das espécies utilizadas na análise obedeceu aos seguintes critérios:

- ocorrência em regiões de campos rupestres brasileiros;
- facilidade de identificação em herbário;
- inexistência de problemas taxonômicos graves.

Foram selecionadas 72 espécies, incluindo tanto epífitas quanto terrestres, que se encontram listadas na tabela 5, acompanhadas das respectivas abreviaturas, utilizadas nos gráficos de análise. Uma estimativa do número total de orquídeas em campos rupestres gira em torno de 160 espécies, portanto, as 72 espécies aqui estudadas representam uma amostragem de aproximadamente 45 %.

Os dados de ocorrência restringiram-se à América do Sul continental e provieram de exsicatas de herbário, sendo complementados por dados da literatura. Foram consultados materiais dos seguintes herbários:

- Instituto de Botânica (SP)
- Instituto Florestal (SPSF)
- Instituto de Biociências / Universidade de São Paulo (SPF)
- Instituto de Biologia / Universidade Estadual de Campinas (UEC)

Tabela 5: Lista das espécies selecionadas e abreviaturas usadas em FITOPAC, TWINSpan (ABR. 1) e PCORD (ABR. 2).

Nº	ESPÉCIE	ABR. 1	ABR. 2
1	<i>Bifrenaria aureo-fulva</i> (Hook.) Lindl.	biaur	bifraure
2	<i>B. magnificata</i> (Hoehne) Pabst	bimag	bifmagn
3	<i>Bletia catenulata</i> Ruiz & Pav.	bicat	bietcate
4	<i>Bulbophyllum napellii</i> Lindl.	bunap	bulbnape
5	<i>B. warmingianum</i> Cogn.	buwar	bulbwarm
6	<i>B. weddellii</i> (Lindl.) Rehb. f.	buwed	bulbwede
7	<i>Cattleya elongata</i> B. Rodr.	caelo	cattelon
8	<i>Cleistes bella</i> Rehb. f. & Warm.	clbel	cleibell
9	<i>C. paranaensis</i> (R. Rodr.) Schltr.	clpar	cleipara
10	<i>Constantia cipoensis</i> Porto & Brade	cocip	conscipo
11	<i>Cyrtopodium parviflorum</i> Lindl.	cypar	cyrtparv
12	<i>Eileanthis brasiliensis</i> Rehb. f.	elbra	ellebras
13	<i>Encyclia calamaria</i> (Lindl.) Pabst	encal	encycala
14	<i>E. vespa</i> (Vell.) Dressler	enves	encyvesp
15	<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	eparm	epidarme
16	<i>E. campestre</i> Lindl.	epcam	epideamp
17	<i>E. dendroboides</i> Thunb.	epden	epiddend
18	<i>E. huebneri</i> Schltr.	ephue	epidhueb
19	<i>E. martianum</i> Lindl.	epmar	epidmart
20	<i>E. saxatile</i> Lindl.	epsax	epidsaxa
21	<i>E. secundum</i> Jacq.	epsec	epidsecu
22	<i>E. warasii</i> Pabst	epwar	epidwara
23	<i>Erythroides paranaensis</i> (Krzl.) Pabst	erpar	erytpara
24	<i>Galeandra montana</i> B. Rodr.	gamon	galemont
25	<i>G. paraguayensis</i> Cogn.	gapar	galepara
26	<i>Habenaria caldensis</i> Krzl.	hacal	habecald
27	<i>H. glazioviana</i> Krzl.	hagla	habeglaz
28	<i>H. guilleminii</i> Rehb. f.	hagui	habeguil
29	<i>H. hamata</i> B. Rodr.	haham	habehama
30	<i>H. lasioglossa</i> Cogn.	halas	habelasi
31	<i>H. lavrensis</i> Hoehne	halav	habelav
32	<i>H. leucosantha</i> B. Rodr.	haleu	habeleuc
33	<i>H. magniscutata</i> Cattling	hamag	habemagn
34	<i>H. obtusa</i> Lindl.	haobt	habeobtu
35	<i>H. petalodes</i> Lindl.	hapet	habepeta
36	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.	islin	isocline

Nº	ESPÉCIE	ABR. 1	ABR. 2
37	<i>Koellensteinia tricolor</i> (Lindl.) Rehb. f.	koTRI	koeltric
38	<i>Laelia angereri</i> Pabst	laang	laelange
39	<i>L. braedei</i> Pabst	labra	laelbrad
40	<i>L. briegeri</i> Blum.	labri	laelbrie
41	<i>L. cinnabarina</i> Batem. ex Lindl.	lacin	laelcinn
42	<i>L. pumila</i> (Hook.) Rehb. f.	lapum	laelpumi
43	<i>L. rupestris</i> Lindl.	larup	laelrupe
44	<i>Liparis nervosa</i> (Thunb.) Lindl.	liner	lipanerv
45	<i>L. vexillifera</i> (Llv. & Lex.) Cogn.	livex	lipavexi
46	<i>Masdevallia infracta</i> Lindl.	maimf	masdinf
47	<i>Maxillaria ochroleuca</i> Lodd.	maoch	maxiochr
48	<i>Oncidium flexuosum</i> Sims	onfle	onciflex
49	<i>O. fuscans</i> Lindl.	onfus	oncfusc
50	<i>O. spilopterum</i> Lindl.	onspi	oncispil
51	<i>O. warmingii</i> Rehb. f.	onwar	onciwarm
52	<i>Pelexia parva</i> (Cogn.) Schltr.	pepar	peleparv
53	<i>Pleurothallis adamantinensis</i> Brade	plada	pleuadam
54	<i>P. cryptophoranthoides</i> Loef.	plcry	pleucryp
55	<i>P. ochreate</i> Lindl.	ploch	pleuochr
56	<i>P. prolifera</i> Lindl.	plpro	pleupro
57	<i>P. rubens</i> Lindl.	plrub	pleurube
58	<i>P. rupestris</i> Lindl.	plrurp	pleurupe
59	<i>P. saundersiana</i> Rehb. f.	plsau	pleusaun
60	<i>Prescottia montana</i> B. Rodr.	prmon	presmont
61	<i>P. stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	prsta	presstac
62	<i>Pseudolaelia cipoensis</i> Pabst	pscip	pseuceipo
63	<i>P. irwiniana</i> Pabst	psirw	pseuirwi
64	<i>Sarcoglottis rupicola</i> Garay	sarup	sarcrupi
65	<i>S. simplex</i> (Griseb.) Schltr.	sasim	sarscimp
66	<i>S. schwakei</i> (Cogn.) Schltr.	sasch	sarscschw
67	<i>S. uliginosa</i> B. Rodr.	sauli	sarsculig
68	<i>Scuticaria irwiniana</i> Pabst	scirw	scutirwi
69	<i>Sophranilla violacea</i> (Lindl.) Schltr.	sovio	sophrviol
70	<i>Zygopetalum mackayi</i> Hook.	zymac	zygomack
71	<i>Z. sellowii</i> Rehb. f.	zysel	zygosell
72	<i>Z. triste</i> B. Rodr.	zytri	zygotris

- Herbarium Bradeanum (HB)
- Instituto de Biociências / Universidade Federal de Minas Gerais (BHCB)
- Universidade de Brasília (UB)
- Centro Nacional de Recursos Genéticos / EMBRAPA (CEN).

As informações da literatura foram obtidas nos trabalhos de Alves (1990, 1991), Brade (1951), Caldasso (1980), Caldasso & Ferreira (1981a, 1981b, 1981c, 1981d, 1981e, 1982), Cogniaux (1898-1902, 1893-1896, 1904-1906), Correa (1992, 1995), Cremers & Hoff (1992), Dodson & Bennett (1989), Dodson & Dodson (1980a, 1980b), Dodson & Vásquez (1989), Dunsterville & Garay (1959, 1961, 1965, 1966a, 1966b, 1976), Fagnani & Siqueira (1993), Félix (1987), Foldats (1969, 1970a, 1970b, 1970c) Garay (1954), Harley & Mayo (1980), Johnson (1992), Kraenzlin (1893, 1901, 1922), Leoni (1990, 1993), Luer (1976), Miller & Warren (1994), Miranda (1983), Miranda & Oliveira (1983), Pabst (1953, 1955, 1971, 1959a, 1959b, 1972), Pereira (1981), Rambo (1965), Renz (1992), Ribeiro (1992), Schlechter (1919, 1920, 1921a, 1921b, 1922, 1925), Schweinfurth (1958, 1959, 1960, 1967), Toscano de Brito (1995), Vásquez & Dodson (1982), Werkhoven (1986) e Williams (1939).

De uma maneira geral, a identificação das exsicatas foi feita com o auxílio dos trabalhos de Cogniaux (1893-1896, 1898-1902, 1904-1906), Pabst & Dungs (1975, 1977) e Hoehne (1940, 1942, 1945, 1949, 1953), seguindo, basicamente, a nomenclatura adotada por Pabst & Dungs (1975, 1977), com pequenas modificações.

Algumas espécies foram tratadas num sentido amplo. É o caso de *Bulbophyllum warmingianum* (incluindo *B. ipanemense* Hoehne e *B. involutum* Borba, Semir & F. Barros), *Epidendrum secundum* Jacq. (incluindo *E. ellipticum* Grah., *E. crassifolium* Lindl. e *E. elongatum* Jacq., entre outros), *Habenaria obtusa* Lindl. (incluindo *H. ornithoides* B. Rodr.), *Pleurothallis rupestris* Lindl. (incluindo *P. teres* Lindl. e *P. josephensis* B. Rodr.), *Oncidium fuscans* Rchb. f. (incluindo *O. barbaceniae* Lindl.), *Encyclia vespa* (Vell.) Dressler, *Epidendrum martianum* Lindl. (incluindo *E. setiferum* Lindl.), e *Pleurothallis prolifera* Herb. ex Lindl. (incluindo *P. hamosa* B. Rodr. e *P. modestissima* Rchb. f. & Warm.). Na definição da abrangência de *Laelia rupestris* Lindl. e *Epidendrum secundum* Jacq. foram utilizados os conceitos apresentados, respectivamente, por Miranda (1993) e Hágsater (1993).

As coordenadas geográficas foram obtidas com o auxílio, principalmente, das seguintes fontes bibliográficas: Encyclopaedia Britannica (1980), Huber & Berry (1995), Instituto Brasileiro de Geografia (1971, 1972), Instituto Geográfico "Augusto Codazzi" (1977), Instituto Nacional de Planificación (1970), Kirkbride Jr. & Filgueiras (1993), Lindeman (1990), Ministerio de Transporte y Comunicaciones (1978), Office of Geography / Department of the Interior (1961), Pádua (sem data) e Vanzolini & Papavero (1968). Também mapas e/ou informações incluídos nos trabalhos de Cremers & Hoff (1992), Dunsterville & Garay (1976), Hoehne (1949), Laclau (1994), Schweinfurth (1958) e Werkhoven (1986) auxiliaram na localização de alguns acidentes geográficos ou pontos de coleta.

As áreas amostrais (localidades) foram delimitadas como quadriculas de dois tamanhos diferentes: 2° X 2° e 5° X 5° de latitude X longitude. A delimitação dessas áreas, com base em critérios exclusivamente geográficos, procura evitar uma possível influência viciosa que adviria da escolha por critérios ecológicos ou biológicos (ver considerações de Jardine, 1976). A variação de tamanho das quadriculas em função da distância do equador não foi levada em conta. Ao nível do equador, cada 1° de latitude ou longitude corresponde a aproximadamente 100 km, resultando em quadriculas de aproximadamente 500 X 500 ou 200 X 200 km de lado. Desse modo, as áreas aproximadas ocupadas pelas quadriculas maiores (próximas ao equador) e menores (no sul do Brasil) estão na tabela 6.

Tabela 6: Áreas aproximadas ocupadas pelas maiores e menores quadriculas relacionadas com os dois tamanhos utilizados.

	MAIORES	MENORES
2° X 2°	53.000 km ²	44.000 km ²
5° X 5°	317.000 km ²	260.000 km ²

Foram, originalmente, montados dois bancos de dados, um para dados extraídos diretamente das exsicatas consultadas e outro com base em dados provenientes da literatura. Basicamente, os bancos de dados incluíram as seguintes informações: nome do gênero, epíteto específico, autor(es) da espécie, nome abreviado (em conformidade com as tabela 5), graus de latitude, minutos de latitude, segundos de latitude, direção da latitude (norte ou sul), graus de longitude, minutos de longitude, segundos de longitude, hábito da planta (epífita, rupícola ou terrestre), além de outras informações secundárias que não foram utilizadas nas análises.

Os bancos de dados básicos foram montados em DBASE III Plus e, posteriormente, fundidos e trabalhados em ACCESS 2.0, obtendo-se três novos bancos de dados: um com os dados completos, outro apenas com as espécies epífitas / rupícolas e outro apenas com as espécies terrestres. O banco de dados completo, totalizou 2.364 registros. A partir destes três, utilizando-se o programa DISTRIB, criado especialmente para essa finalidade, foram criadas planilhas em formato utilizável pelo programa FITOPAC / MATRIZ (.FPM), tendo como colunas, as localidades e, como linhas, as espécies. Combinando os dois tamanhos de quadriculas com os três bancos de dados, foram obtidas, 6 planilhas, cada uma das quais recebeu um código de referência. Estas constituíram as matrizes de dados de presença / ausência que serviram de base para as análises numéricas, conforme constam na tabela 7.

Todas as seis matrizes foram analisadas separadamente, com todos os programas utilizados, exceto CA, que foi utilizado apenas na análise das matrizes completas (COMPL55 e COMPL22).

Tabela 7: Lista das matrizes utilizadas para análise e respectivos códigos.

Nº	TAMANHO DA QUADRÍCULA	TIPO DE DADO	CÓDIGO DE REFERÊNCIA
1.	5 X 5°	completos	COMPL55
2.	5 X 5°	só epífitas	EPI55
3.	5 X 5°	só terrestres	TER55
4.	2 X 2°	completos	COMPL22
5.	2 X 2°	só epífitas	EPI22
6.	2 X 2°	só terrestres	TER22

Todas as análises efetuadas foram do “modo R” (Birks, 1987), ou seja, partiram de matrizes de distância entre as espécies, não entre localidades.

2.2. Análise de Agrupamentos (Classificação)

Para as análises de agrupamento foram utilizados os programas FITOPAC / COEF, para cálculo dos coeficientes e FITOPAC / CLUSTER para proceder ao agrupamento propriamente dito, ambos dentro do pacote FITOPAC (Shepherd, 1996). As análises efetuadas estão resumidas na tabela 8.

Tabela 8: Lista das análises de agrupamento executadas e respectivos códigos.

Nº	MATRIZ DE ENTRADA	ÍNDICE DE DISTÂNCIA	MÉTODO DE AGRUPAMENTO	CÓDIGO DE REFERÊNCIA
1.	COMPL55	coeficiente de Jaccard	UPGMA	CP55JCMG
2.	EPI55	coeficiente de Jaccard	UPGMA	EP55JCMG
3.	TER55	coeficiente de Jaccard	UPGMA	TE55JCLC
4.	COMPL22	coeficiente de Jaccard	UPGMA	CP22JCLC
5.	EPI22	coeficiente de Jaccard	UPGMA	EP22JCLC
6.	TER22	coeficiente de Jaccard	UPGMA	TE22JCLC
7.	COMPL55	Jaccard complemento*	método de Ward	CP55JCWD
8.	EPI55	Jaccard complemento*	método de Ward	EP55JCWD
9.	TER55	Jaccard complemento*	método de Ward	TE55JCWD
10.	COMPL22	Jaccard complemento*	método de Ward	CP22JCWD
11.	EPI22	Jaccard complemento*	método de Ward	EP22JCWD
12.	TER22	Jaccard complemento*	método de Ward	TE22JCWD

*. Jaccard complemento = 1 - coeficiente de Jaccard

Testes prévios utilizando distância euclidiana deram resultados que não permitiram qualquer interpretação. Os resultados dos testes utilizando o coeficiente de Jaccard mostraram-se superiores. Também foram feitos testes com os índices de Sørensen e de Baroni-Urbani & Buser, com resultados semelhantes a Jaccard. Com base nisso, optou-se por utilizar o índice de Jaccard e Jaccard - complemento. Informações de literatura também preconizam a utilização desses mesmos coeficientes. Ludwig & Reynolds (1988) recomendam o uso dos coeficientes de similaridade de Ochiai, Dice ou Jaccard quando os dados são do tipo presença/ausência de espécies. Igualmente, Baroni-Urbani & Buser (1976) e Birks (1987) recomendam o uso, em biogeografia, de coeficientes que não levem em consideração as ausências duplas. Como o método de Ward é incompatível com o coeficiente de Jaccard, foi calculado o complemento da matriz de coeficientes, utilizando o programa FITOPAC / COEF.

Além de UPGMA e método de Ward, foi testada, como método de agrupamento, a ligação completa, no entanto, sem bons resultados. Aqui também, os resultados obtidos confirmaram as afirmações de vários autores na literatura especializada. Segundo Gauch Jr. (1982), UPGMA parece ser a técnica de classificação preferível sempre que não se tenha nenhum motivo específico para escolher outro método, produzindo, geralmente, resultados utilizáveis (Birks, 1987). Para Shepherd (1996), o método de Ward é quase sempre um dos melhores dentre as técnicas aglomerativas hierárquicas, apresentando, segundo Birks (1987), resultados utilizáveis em biogeografia.

Como medida de distorção dos agrupamentos, foi utilizada a Correlação Cofenética, o método mais utilizado para tal finalidade (Birks, 1987). O cálculo e os gráficos de Correlação Cofenética também foram obtidos pelo uso do programa FITOPAC / CLUSTER.

Comparações entre os resultados de diferentes métodos de agrupamento foram feitas com a construção de dendrogramas de consenso utilizando o programa NTSYS v. 1.50. Foram comparados todos os dendrogramas com número igual de elementos. Foi utilizada a opção de consenso estrito, ou seja, aquela que determina que só as sub-seções presentes em todos os dendrogramas que estão sendo comparados são incluídas no dendrograma de consenso (Rohlf, 1988). Para estimar o nível de consenso entre os dendrogramas comparados foi utilizado o "índice de Colless" (Rohlf, 1988) cuja fórmula é a seguinte:

$$I_{cc} = \frac{N_{ssec}}{n - 2}$$

onde:

N_{ssec} = número de sub-seções no dendrograma de consenso

n = número total de objetos no dendrograma

As tabelas 9 a 11 resumem os dendrogramas de consenso construídas, bem como os códigos de referência para cada dendrograma.

Tabela 9: Listagem dos dendrogramas de consenso para os agrupamentos utilizando matrizes completas.

DENDROGRAMAS COMPARADOS	CP22JCMG	CP22JCWD	CP55JCMG
CP55JCWD	CP25MGWD	CP25WDWD	CP55MGWD
CP55JCMG	CP25MGMG	CP25WDMG	----
CP22JCWD	CP22MGWD	----	----

Tabela 10: Listagem dos dendrogramas de consenso para os agrupamentos utilizando matrizes de espécies terrestres.

DENDROGRAMAS COMPARADOS	TE22JCMG	TE22JCWD	TE55JCMG
TE55JCWD	TE52WDMG	TE52WDWD	TE55WDMG
TE55JCMG	TE52MGMG	TE52MGWD	----
TE22JCWD	TE22WDMG	----	----

Tabela 11: Listagem dos dendrogramas de consenso para os agrupamentos utilizando matrizes de espécies epífitas

DENDROGRAMAS COMPARADOS	EP22JCMG	EP22JCWD	EP55JCMG
EP55JCWD	EP52WDMG	EP52WDWD	EP55WDMG
EP55JCMG	EP52MGMG	EP52MGWD	----
EP22JCWD	EP22WDMG	----	----

O tratamento dos dendrogramas, para impressão, foi feito utilizando o programa Paint Shop Pro v. 3.11.

2. 3. Análise de Ordenação e TWINSPAN

Segundo Kent & Ballard (1988), embora haja situações em que ordenação e classificação possam ser utilizadas separadamente, em outras situações há uma considerável vantagem em se proceder a uma análise “complementar” utilizando ambas as técnicas. Para Gauch Jr. (1982), TWINSPAN e DCA são técnicas de classificação complementares e Kershaw & Looney (1985) recomendam sua utilização conjunta, o que, segundo os autores, permite delimitar associações com muito sucesso. Com base nisso, optou-se por realizar algumas análises de ordenação, utilizando CA, DCA, acompanhadas de TWINSPAN.

Essas análises foram aplicadas com suas opções “default”, utilizando-se o programa PCORD para Windows v. 3.0. Antes, as planilhas foram transformadas do

formato .FPM para o formato CORNELL, através do programa FITOPAC / MATRIZ e, posteriormente, para o formato LOTUS (.WK1), através do próprio PCORD.

CA foi aplicada apenas às matrizes completas, enquanto DCA e TWISPAN foram aplicados tanto às matrizes completas quanto às parciais. As tabelas 12, 13 e 14 dão um resumo das análises efetuadas, com seus respectivos códigos.

Tabela 12: Lista das ordenações executadas, utilizando CA (Análise de Correspondência).

Nº	MATRIZ ENTRADA	CÓDIGO DE REFERÊNCIA
1.	COMPL55	CACP55
2.	COMPL22	CACP22

Tabela 13: Lista das ordenações executadas, utilizando DCA (Análise de Correspondência Distendida).

Nº	MATRIZ ENTRADA	CÓDIGO DE REFERÊNCIA
1.	COMPL55	DCACP55
2.	TER55	DCATER55
3.	EPI55	DCAEPI55
4.	COMPL22	DCACP22
5.	TER22	DCATER22
6.	EPI22	DCAEPI22

Tabela 14: Lista das análises executadas, utilizando TWINSPAN ("Two Way Indicator-Species ANalysis")

Nº	MATRIZ ENTRADA	CÓDIGO DE REFERÊNCIA
1.	COMPL55	TWCP55
2.	TER55	TWTE55
3.	EPI55	TWEP55
4.	COMPL22	TWCP22
5.	TER22	TWTE22
6.	EPI22	TWEP22

Matrizes secundárias para complementação das análises em PCORD, foram montadas utilizando EXCEL v. 4.0 e exportadas para PCORD no formato .WK1. Três tipos de matrizes secundárias foram utilizadas: (a) matrizes representando os grupos de espécies definidos pela análise de agrupamentos, (b) matrizes representando os grupos de espécies definidos por TWINSPAN e (c) matrizes representando o número de ocorrências de cada espécie por quadrícula.

A utilização das matrizes secundárias (a) e (b) possibilitou alocar os agrupamentos formados, tanto por FITOPAC / CLUSTER quanto por TWINSPAN, dentro dos gráficos de ordenação. Já a matriz secundária (c) permitiu avaliar, graficamente, a influência da concentração de coletas sobre as ordenações.

3. RESULTADOS

3.1. Análise de Agrupamentos

Por facilidade de expressão, cada análise e/ou dendrograma recebeu um código correspondente, conforme consta na tabela 8 do item Material e Métodos. Doravante a referência a cada análise será feita pelo seu código. A referência às espécies, nas tabelas que seguem, também será feita pelo nome abreviado que consta na tabela 5 do item Material e Métodos.

3.1.1. Análises baseadas nas matrizes completas

3.1.1.1. Matrizes de 5 X 5 °

O dendrograma resultante da utilização de agrupamento (UPGMA / coeficiente de Jaccard) aos dados da matriz completa, baseada em quadriculas de 5 X 5 ° (CP55JCMG) pode ser visto na FIG. 17. Foram reconhecidos 10 grupos, cuja composição está reproduzida na tabela 15.

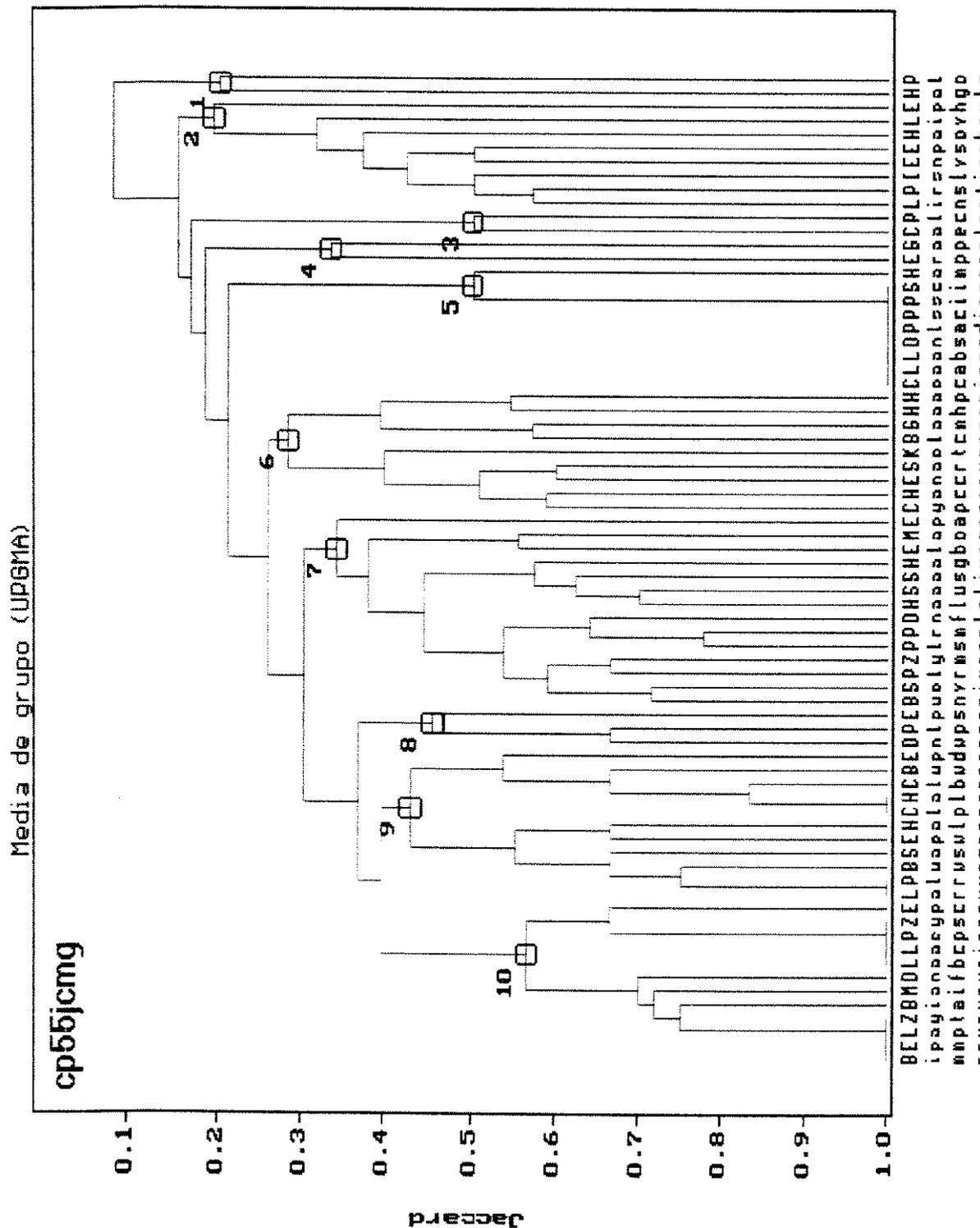


FIG. 17: Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz completa de 5 X 5 °.

Nota-se que o dendrograma apresenta certo grau de encadeamento (“chaining”), tendendo a separar pequenos grupos com espécies de distribuição discrepante. A não aceitação de um desses grupos pequenos impossibilitaria o reconhecimento de todos os grupos a ele subordinados. Isso é facilmente visível na separação, logo no primeiro nível, de duas espécies - *Habenaria glaziowiana* (hagla) e *Pleurothallis ochreatea* (ploch) - ambas ausentes nos campos rupestres de Minas Gerais.

Tabela 15: Grupos formados pela análise CP55JCMG.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5
hagla ploch	liner prsta islin enves epsec haobt livex ephue	caelo plcry	erpar gapar	cocip laang labri onspi plada pscip psirw scirw hamag
GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9	GRUPO 10
cypar hacal encal sarup kotri blcat gamon haham hapet	bunap sovio plrub zymac plsau prmon onfle haleu sauli sasim hagui elbra maoch eparm	onwar plpro epsax	larup plrup buwed sasch epwar halas clpar halav clbel buwar epden	bimag epmar lapum zytri biaur mainf onfus labra lacin pepar zysel epcam

A análise da mesma matriz utilizando método de Ward / Jaccard-complemento (CP55JCWD) mostrou resultados um pouco diferentes, permitindo o reconhecimento de 8 grupos, como pode ser visto na FIG. 18 e na tabela 16. Neste caso não houve encadeamento, o que é uma característica conhecida do método de Ward, e as duas espécies separadas por CP55JCMG aparecem misturadas com espécies de ampla distribuição (grupo 8 da tabela 16).

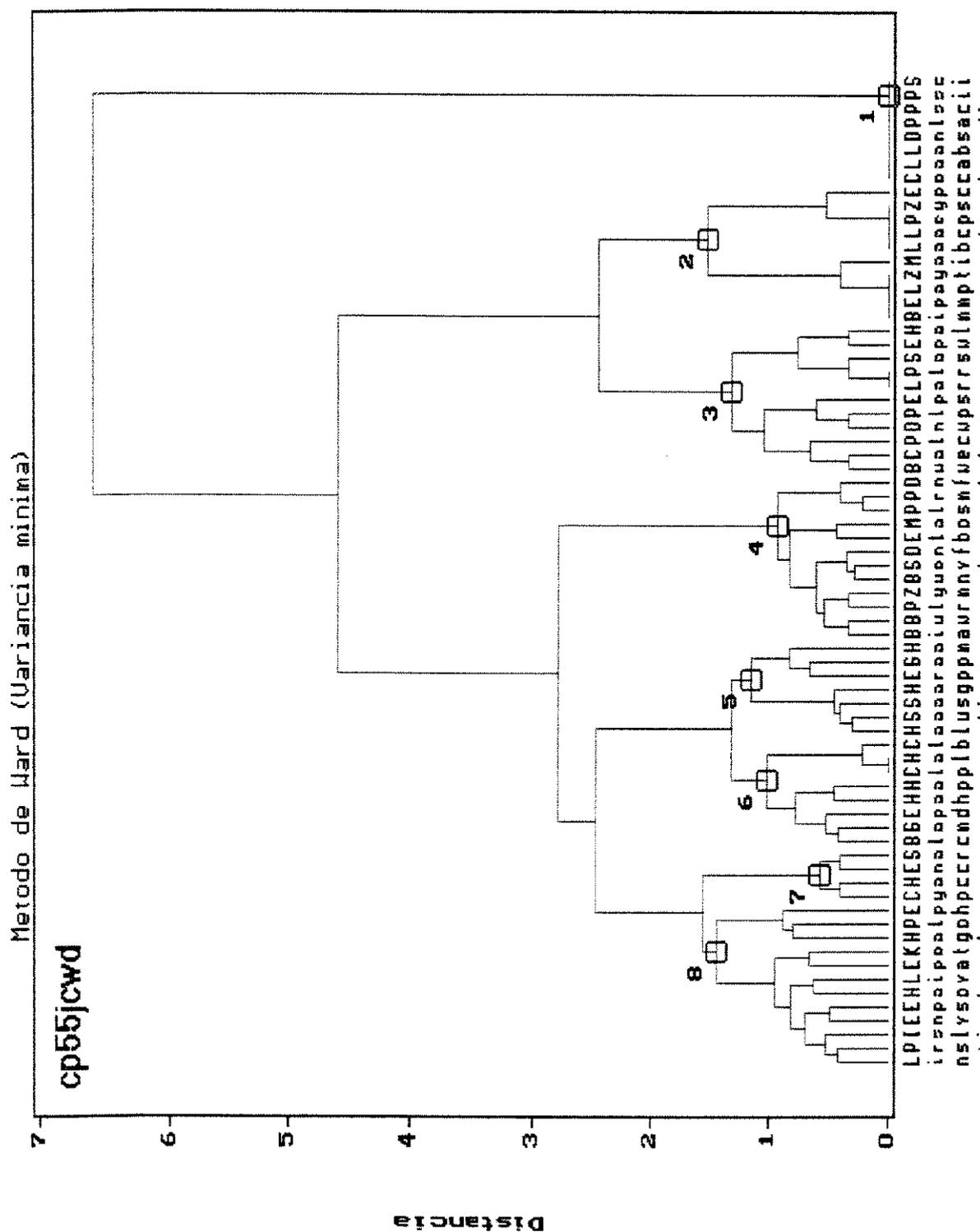


FIG. 18: Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz completa de 5×5 .

Tabela 16: Grupos formados pela análise CP55JCWD.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8
cocip laang labri onspi plada pscip psirw scirw	bimag epmar lapum zytri mainf labra lacin pepar zysel epcam	buwed caelo plcry onwar plpro epsax larup plrup sasch epwar halas	biaur buwar plrub zymac bunap sovio onfus elbra maoch plsau prmon onfle	haleu sauli sasim hagui erpar gapar hamag	blcat gamon epden haham hapet cipar halav clbel	cypar hacal encal sarup	liner prsta islin enves epsec haobt livex eparm kotri hagla ploch ephue

Tabela 17: Grupos formados pela análise CP22JCMG.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6
hagla ploch ephue	plcry	enves epsec liner prsta	epsax	onfus zymac mainf epmar lacin encal	biaur eparm sovio elbra bunap prmon onfle plrub plsau maoch islin
GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9	GRUPO 10	GRUPO 11	GRUPO 12
hagui sasim haleu sauli gapar erpar	livex haobt	cypar hacal sarup epden kotri	clbel haham sasch hapet gamon blcat	larup plrup onwar plpro buwar halav clpar caelo halas	labra onspi scirw pepar hamag bimag zysel buwed epwar lapum zytri laang labri psirw plada cocip pscip epcam

3.1.1.2. Matrizes de 2 X 2 °

O resultado da utilização de agrupamento (UPGMA / coeficiente de Jaccard) aos dados da matriz completa, baseada em quadrículas de 2 X 2 ° (CP22JCMG) pode ser visto na FIG. 19. Foram reconhecidos 12 grupos, cuja composição se encontra na tabela 17. Repetiu-se, aqui, a tendência ao encadeamento já notada em CP55JCMG. O primeiro grupo separado incluiu, além de *Habenaria glaziowiana* (hagla) e *Pleurothallis ochreatea* (ploch), uma terceira espécie - *Epidendrum huebneri* (ephue), que também se caracteriza por estar ausente nos campos rupestres de Minas Gerais.

O resultado da análise da mesma matriz utilizando método de Ward / Jaccard complemento (CP22JCWD) pode ser visto na FIG. 20 e na tabela 18. Foram reconhecidos 9 grupos de espécies. Novamente o método tendeu a formar grupos bem separados, sem encadeamento. As três espécies separadas na primeira divisão de CP22JCMG, aparecem dispersas entre os grupos 6 e 7 da tabela 18.

Tabela 18: Grupos formados pela análise CP22JCWD.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9
laang labri psirw plada	epcam pscip cocip	bimag zysel epmar lacin buwed epwar lapum zytri labra onspi pepar scirw	islin prsta liner enves epsec	biaur eparm sovio prmon onfus zymac mainf onfle plrub plsau elbra maoch	encal epsax ephue plcry hagla	larup plrup onwar plpro buwar halav clpar caelo halas ploch	erpar gapar hagui sasim bunap sauli haleu	blcat kotri gamon hapet haobt livex cypar hacal sarup epden clbel hamag haham sasch

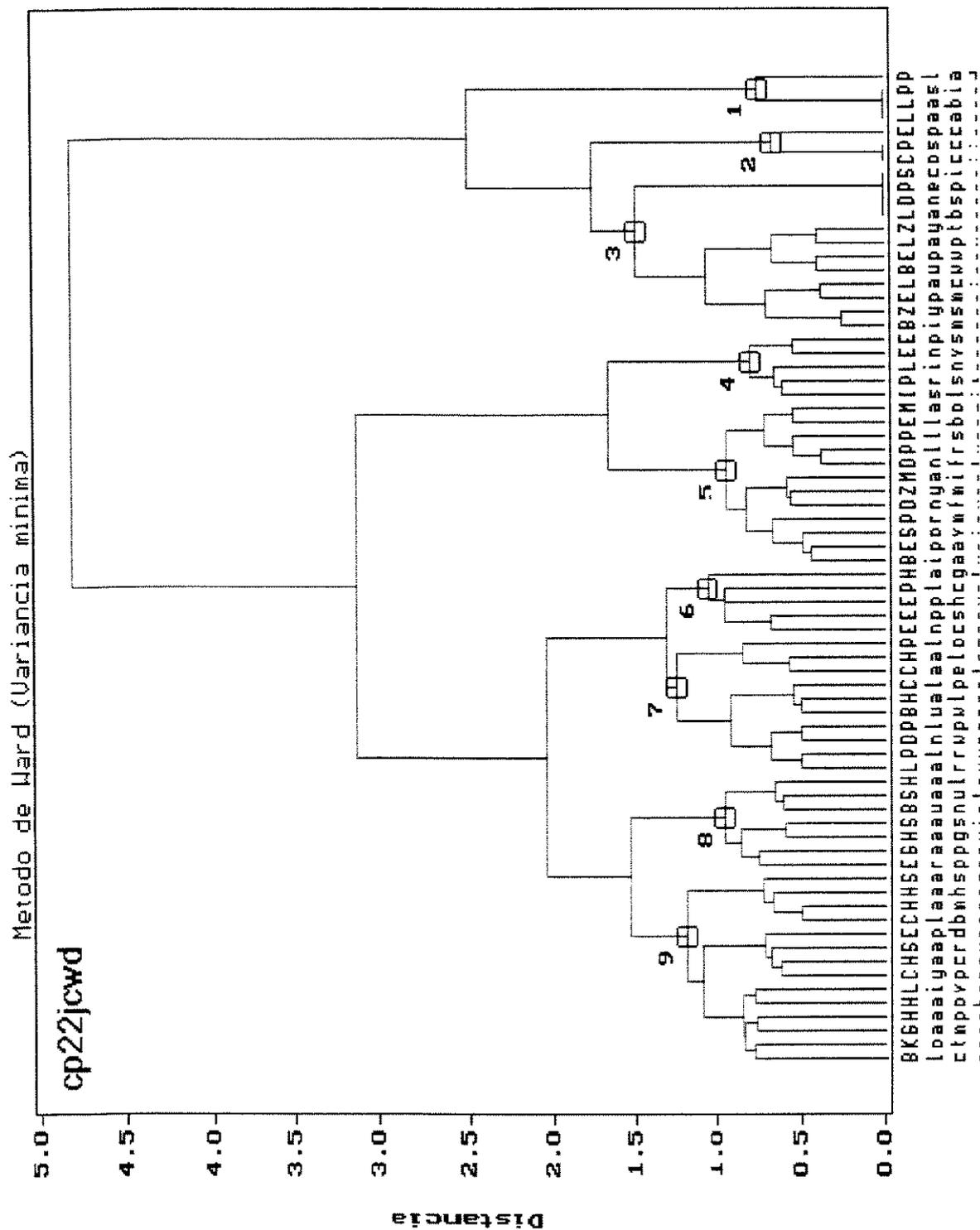


FIG. 20: Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz completa de $2 \times 2^\circ$.

3.1.1.3. Comparação entre os resultados

A tabela 19 traz os valores da correlação cofenética para as análises deste segmento. Os valores apresentados por UPGMA são sempre maiores que os apresentados pelo método de Ward, o que é uma situação bastante comum. O valor muito baixo de correlação cofenética em CP22JCWD denota um dendrograma cujas divisões não são muito confiáveis.

Tabela 19: Valores de correlação cofenética para as análises de matrizes completas.

CÓDIGO DA ANÁLISE	CORRELAÇÃO COFENÉTICA
CP55JCMG	0,8091
CP55JCWD	0,4496
CP22JCMG	0,7834
CP22JCWD	0,3795

Os dendrogramas de consenso entre CP55JCMG, CP55JCWD, CP22JCMG e CP22JCWD mostraram um baixo índice de concordância. A tabela 20 traz os índices de concordância entre os dendrogramas deste segmento - cada gráfico de consenso está designado por um código próprio, sob o qual estão os valores dos índices e os números das figuras correspondentes, quando aplicável. As FIGS. 21 e 22 ilustram os dendrogramas de consenso correspondentes aos dois casos extremos, ou seja, aquelas que apresentaram o maior (FIG. 22) e menor (FIG. 21) índices de concordância.

Tabela 20: Códigos dos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes completas com respectivos valores de índices de concordância e referência às figuras correspondentes.

	CP22JCMG	CP22JCWD	CP55JCMG
CP55JCWD	CP25MGWD 0,14	CP25WDWD 0,13	CP55MGWD 0,43 FIG. 21
CP55JCMG	CP25MGMG 0,11 FIG. 22	CP25WDMG 0,11	----
CP22JCWD	CP22MGWD 0,41	----	----

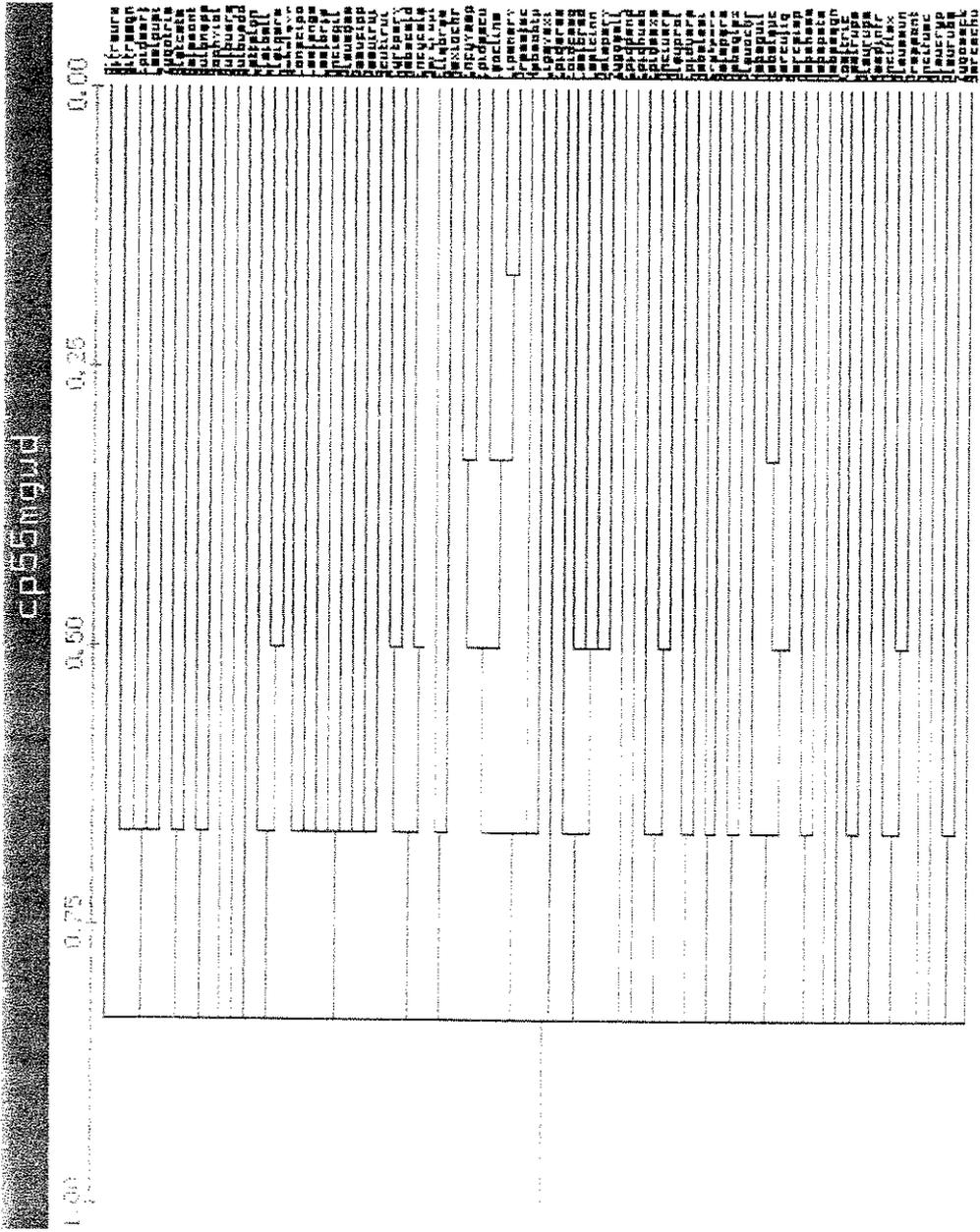


FIG. 21: Dendrograma de consenso entre as análises CP55JCWD e CP55JCMG.

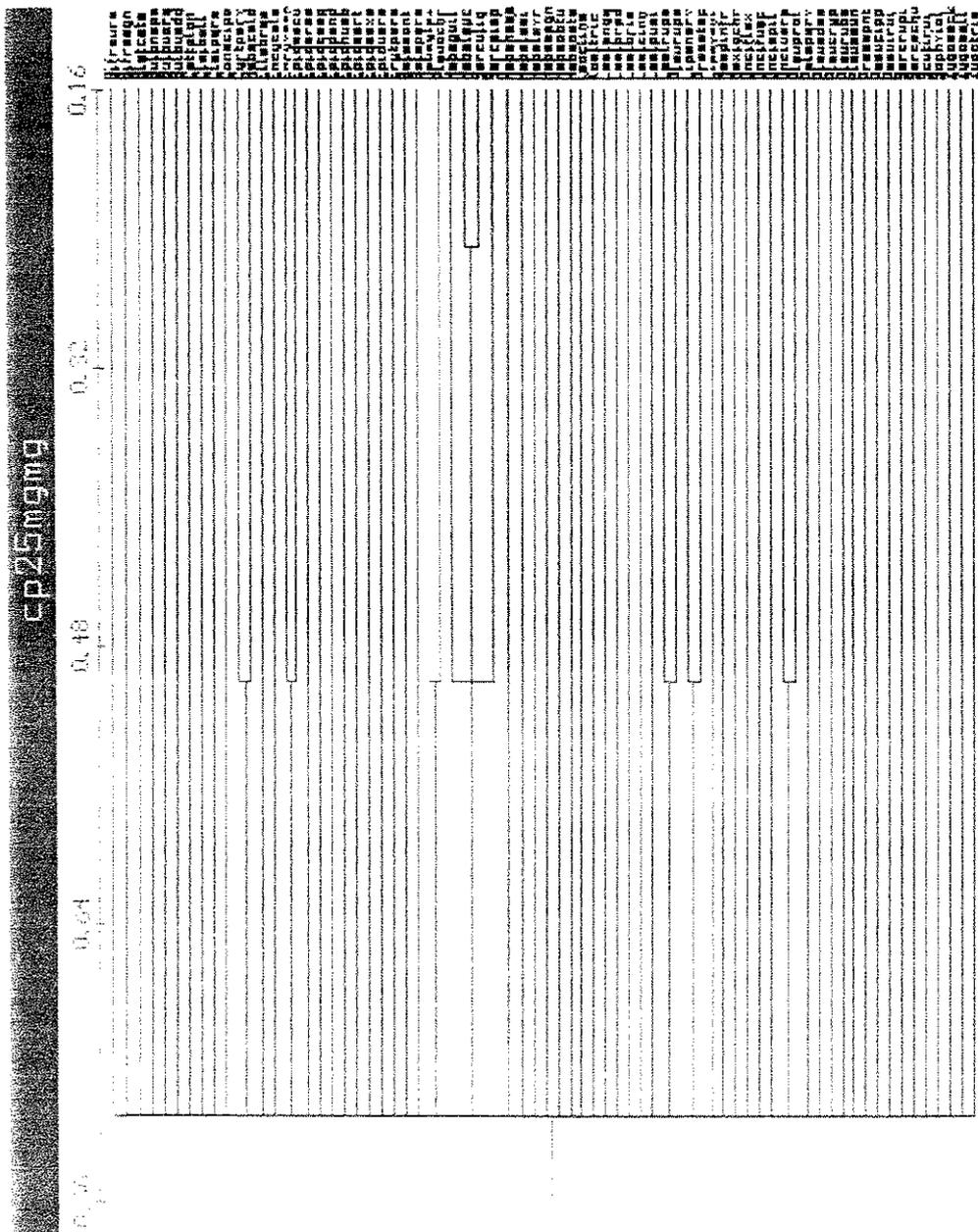


FIG. 22: Dendrograma de consenso entre as análises CP22JCMG e CP55JCMG.

De uma maneira geral, os valores de concordância foram baixos, pois a alocação das espécies nos grupos foi diferente em cada análise. Isso mostra que os grupos não são bem definidos e que os agrupamentos indicados pelas análises são, na verdade, conjuntos heterogêneos de espécies. A pequena fração de concordância é decorrente de alguns poucos grupos melhor definidos que se repetiram em quase todas as análises.

Os índices de concordância foram claramente mais altos quando os dois dendrogramas comparados diferiram pelo método de agrupamento utilizado (método de Ward ou UPGMA), do que quando diferiram pelo tamanho da quadrícula utilizada (2 ° ou 5 °). Ou seja, o resultado dos agrupamentos foi muito mais influenciado pelo tamanho das quadrículas do que o método utilizado.

Avaliando os grupos decorrentes das análises originais, em função dos resultados dos dendrogramas de consenso, temos a seguinte situação:

- o grupo 2 de CP55JCMG, está reproduzido, em grande parte, na grupo 8 de CP55JCWD, no grupo 4 de CP22JCWD e nos grupos 3 e 8 de CP22JCMG (Grupo *A1* na tabela 21);
- o grupo 1 de CP55JCWD está reproduzido quase totalmente no grupo 5 de CP55JCMG (Grupo *A2* na tabela 21);
- as espécies que compõem o grupo 7 de CP55JCWD tendem a aparecer sempre como um grupo mais ou menos coeso nas demais análises - grupo 6 de CP55JCMG, grupo 9 de CP22JCWD e grupo 9 de CP22JCMG (Grupo *A3* na tabela 21);
- as espécies que compõem o grupo 5 de CP55JCWD correspondem quase totalmente aos grupos 7 de CP22JCMG e 8 de CP22JCWD e aparecem como um grupo coeso dentro de grupo 7 de CP55JCMG (Grupo *A4* na tabela 21);
- três outros grupos que aparecem no dendrograma de consenso CP55MGWD, embora não tenham sido detectados pelas análises das matrizes de 2 X 2°, fazem sentido quando se observa a distribuição das espécies componentes; na tabela 21 esses grupos aparecem reproduzidos como *A5*, *A6* e *A7*.

Tabela 21: Grupos interpretáveis formados com base nos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes completas.

<i>A1</i>	<i>A2</i>	<i>A3</i>	<i>A4</i>	<i>A5</i>	<i>A6</i>	<i>A7</i>
liner	cocip	cypar	haleu	bimag	clbel	epsax
prsta	laang	hacal	sauli	epmar	clpar	onwar
islin	labri	encal	sasim	lapum	halav	plpro
enves	onspi	sarup	hagui	zytri		
epsec	plada		erpar			
haobt	pscip		gapar			
livex	psirw					
ephue	scirw					

Os mapas da FIG. 23 mostram a distribuição das espécies desses grupos, com indicação dos grupos correspondentes, notando-se que eles reproduzem situações específicas de distribuição geográfica.

O grupo *A1* é formado pelas espécies com ampla distribuição por quase toda a América do Sul (FIG. 23 A). O grupo *A2* é o extremo oposto, ou seja, contém aquelas espécies que possuem distribuição endêmica, ou restrita a pouquíssimas localidades na Cadeia do Espinhaço (FIG. 23 B). O grupo *A3* inclui aquelas espécies que apresentam forte ocorrência na região das Guianas, além de sudeste e centro do Brasil (FIG. 23 C). O grupo *A4* contém aquelas espécies que apresentam distribuição centralizada nos campos rupestres de Minas Gerais, Goiás e Bahia e regiões circunvizinhas, mas estendendo-se de maneira acentuada em direção ao sul do Brasil (PR, SC e RS) e Argentina (FIG. 23 D). O Grupo *A5* engloba espécies com distribuição restrita quase exclusivamente aos campos rupestres de MG, com poucas ocorrências em regiões montanhosas no entorno desse centro (FIG. 23 E). O grupo *A6* inclui as espécies que possuem uma ocorrência preponderante nos campos rupestres de MG, mas estendendo-se também aos campos rupestres de Goiás e Bahia (FIG. 23 F). O grupo *A7* está relacionado com *A1* e *A6*, englobando aquelas espécies que apresentam distribuição predominante nos campos rupestres e regiões montanhosas do sudeste do Brasil e região das Guianas, mas estendendo-se, também em direção ao nordeste do Brasil (FIG. 23 G).

Ressalte-se que esses grupos englobam apenas 36 espécies, ou seja, 50% das espécies estudadas, o que significa que os outros 50% não puderam ser enquadrados em grupos definidos.

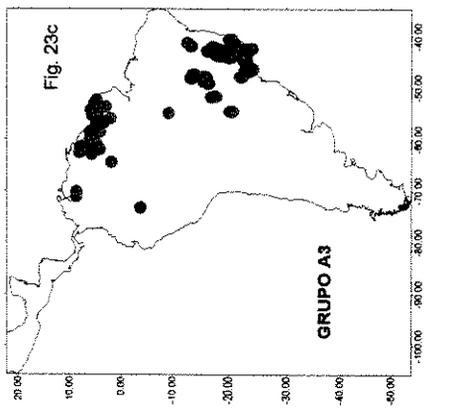
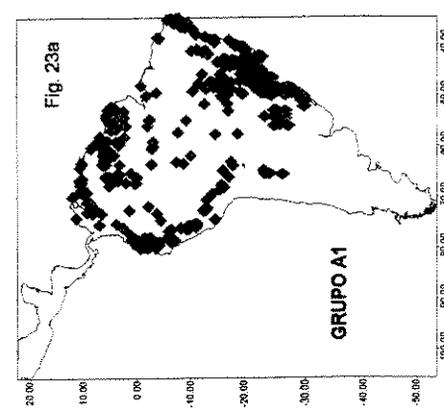
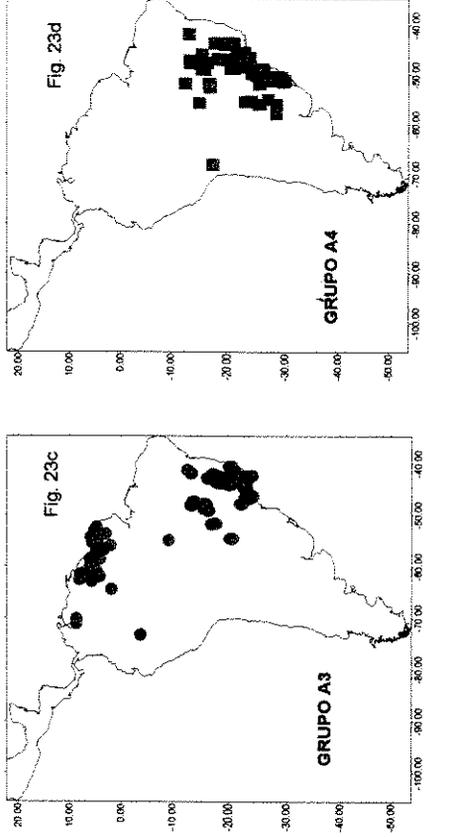
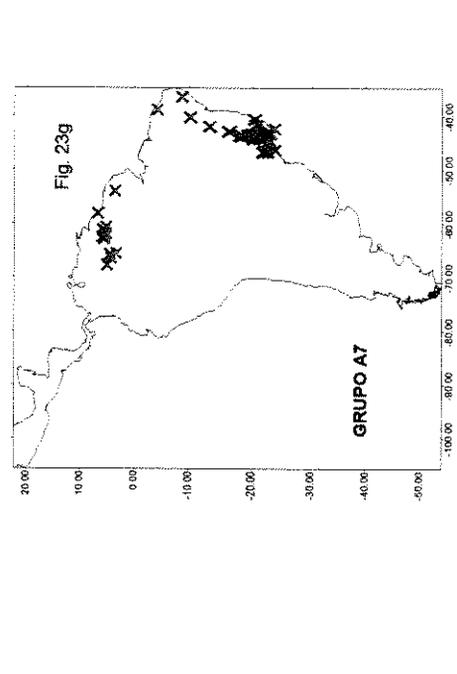
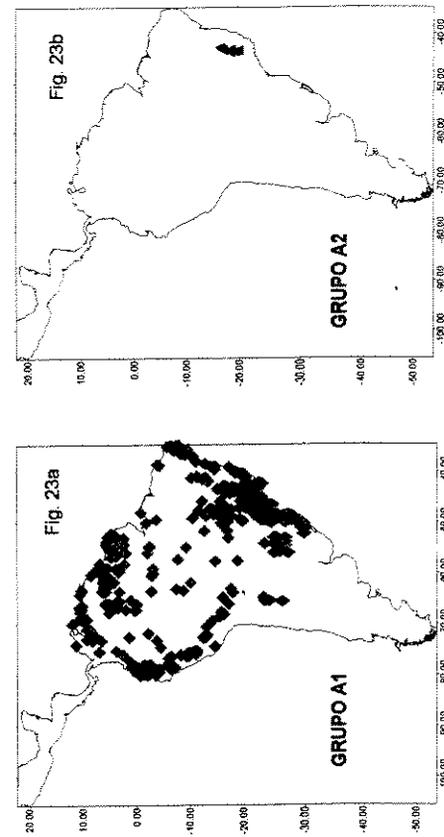
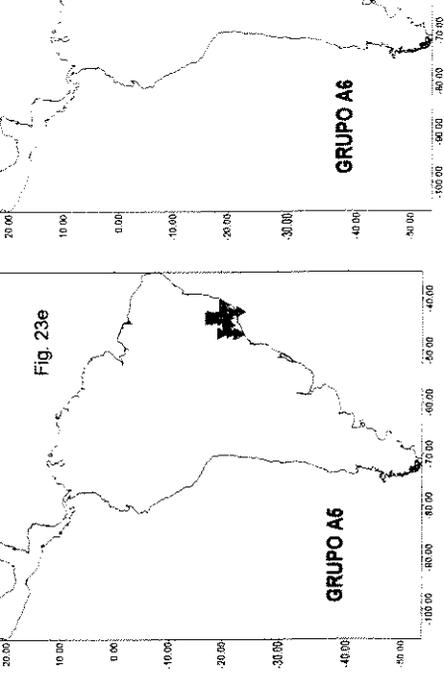


FIG. 23: Mapas de distribuição das espécies componentes dos grupos indicados na tabela 21.

3.1.2. Análises baseadas nas matrizes de espécies epífitas

3.1.2.1. Matrizes de 5 X 5 °

O resultado da utilização de agrupamento (UPGMA / coeficiente de Jaccard) aos dados da matriz de epífitas, baseada em quadrículas de 5 X 5 ° (EP55JCMG), pode ser visto na FIG. 24. Foram reconhecidos 10 grupos, cuja composição está resumida na tabela 22. A tendência para encadeamento continua presente, tanto que o primeiro grupo separado é formado por uma única espécie - *Pleurothallis ochreatea* (ploch).

Tabela 22: Grupos formados pela análise EP55JCMG.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5
ploch	enves epsec islin	plcry	cocip plada pscip psirw scirw	epsax encal
GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9	GRUPO 10
buwed plrup caelo epwar onwar plpro	eparm	bunap sovio plrub onfle plsau	elbra maoch	bimag lapum biaur mainf buwar

A análise da mesma matriz utilizando método de Ward / Jaccard complemento (EP55JCWD) mostrou resultados um pouco diferentes, permitindo o reconhecimento de 6 grupos, como pode ser visto na FIG. 25 e na tabela 23. Novamente os grupos são bem definidos, sem encadeamento.

Tabela 23: Grupos formados pela análise EP55JCWD.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6
cocip plada pscip psirw scirw	enves epsec islin ploch	encal epsax onwar plpro	buwed plrup caelo epwar plcry	bimag lapum mainf	bunap sovio plrub biaur buwar eparm elbra maoch onfle plsau

3.1.2.2. Matrizes de 2 X 2 °

O resultado da utilização de agrupamento (UPGMA / coeficiente de Jaccard) aos dados da matriz de epífitas, baseada em quadrículas de 2 X 2 ° (EP22JCMG), pode ser visto na FIG. 26. Foram reconhecidos 9 grupos, cuja composição se encontra na tabela 24.

Tabela 24: Grupos formados pela análise EP22JCMG.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9
plcry	epsec enves	mainf encal	onfle plrub plsau maoch islin	biaur eparm sovio elbra bunap	caelo ploch	plada psirw	onwar plpro epsax buwar plrup	buwed epwar lapum bimag scirw cocip pscip

A análise da mesma matriz utilizando método de Ward / Jaccard complemento (EP22JCWD), mostrou os resultados que podem ser vistos na FIG. 27 e na tabela 25, com o reconhecimento de 8 grupos.

Tabela 25: Grupos formados pela análise EP22JCWD.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8
cocip pscip	buwed epwar lapum bimag scirw plada psirw	caelo ploch	plcry	buwar plrup encal mainf onwar plpro epsax	enves epsec	onfle plrub plsau islin	biaur eparm sovio bunap elbra maoch

3.1.2.3. Comparação entre os resultados

A tabela 26 traz os valores da correlação cofenética para as análises deste segmento. Novamente, os valores apresentados por UPGMA são sempre maiores que os apresentados pelo método de Ward, embora, neste caso, os valores para o método de Ward sejam razoáveis, permitindo deduzir que os grupos formados já são mais confiáveis.

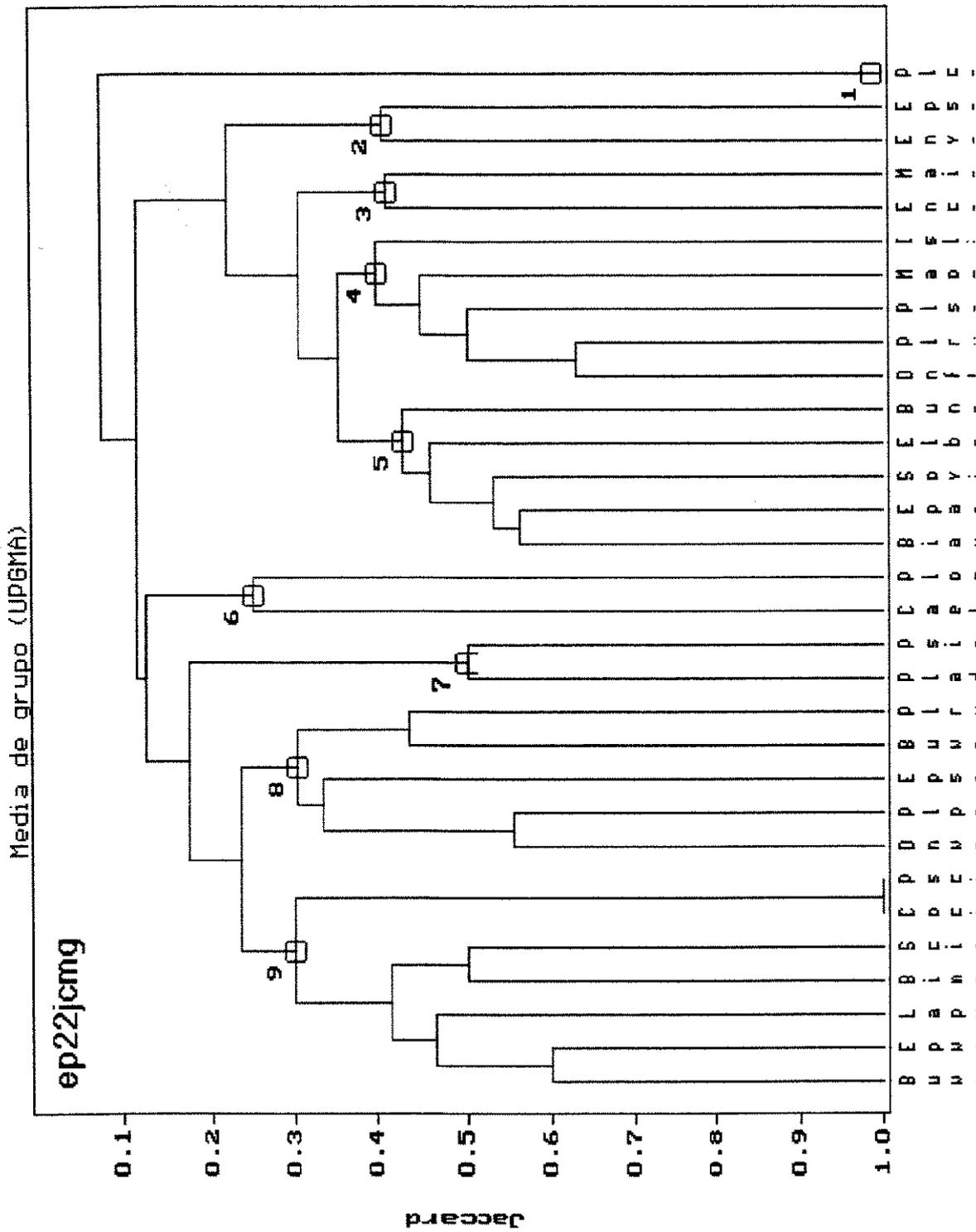


FIG. 26: Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz de espécies epífitas, de 2 X 2 °.

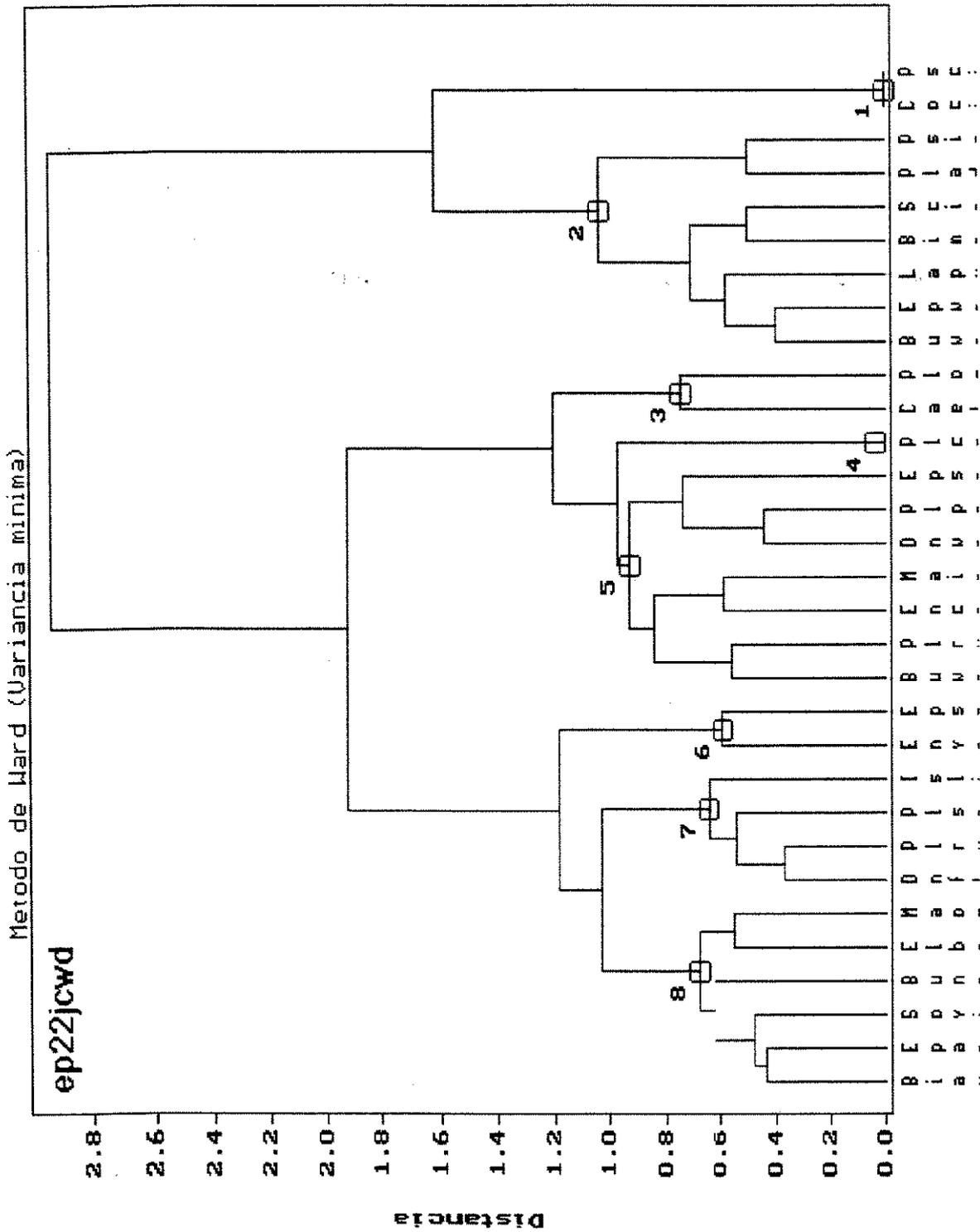


FIG. 27: Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz de espécies epífitas, de 2 X 2 °.

Tabela 26: Valores de correlação cofenética para as análises de matrizes de espécies epífitas.

CÓDIGO DA ANÁLISE	CORRELAÇÃO COFENÉTICA
EP55JCMG	0,8638
EP55JCWD	0,6000
EP22JCMG	0,7861
EP22JCWD	0,6251

Os dendrogramas de consenso entre EP55JCWD, EP55JCMG, EP22JCWD e EP22JCMG também mostraram um índice baixo de concordância embora, neste caso, ao menos quando comparadas as análises com mesmo tamanho de quadrícula, o índice tenha chegado próximo de 0,5. Esses valores estão expressos na tabela 27, junto com os respectivos códigos e números das duas figuras que representam os casos extremos.

Neste caso, os valores de concordância são maiores que aqueles encontrados tanto para as análises de matrizes completas quanto para as análises de matrizes de espécies terrestres (que serão abordadas posteriormente). Isso está coerente com o fato de as análises de epífitas apresentarem menor diferença entre os valores de correlação cofenética (tabela 26).

Tabela 27: Códigos dos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de epífitas e respectivos valores de índices de concordância.

	EP22JCMG	EP22JCWD	EP55JCMG
EP55JCWD	EP52WDMG 0,07 FIG. 28	EP52WDWD 0,10	EP55WDMG 0,48
EP55JCMG	EP52MGMG 0,07	EP52MGWD 0,10	----
EP22JCWD	EP22WDMG 0,59 FIG. 29	----	----

Do mesmo modo que para as matrizes completas, os índices de concordância foram mais altos quando os dois dendrogramas comparados diferiram pelo método de agrupamento do que quando diferiram pelo tamanho da quadrícula utilizada. No caso das epífitas, no entanto, essa diferença foi ainda maior, como pode ser visto na tabela 27.

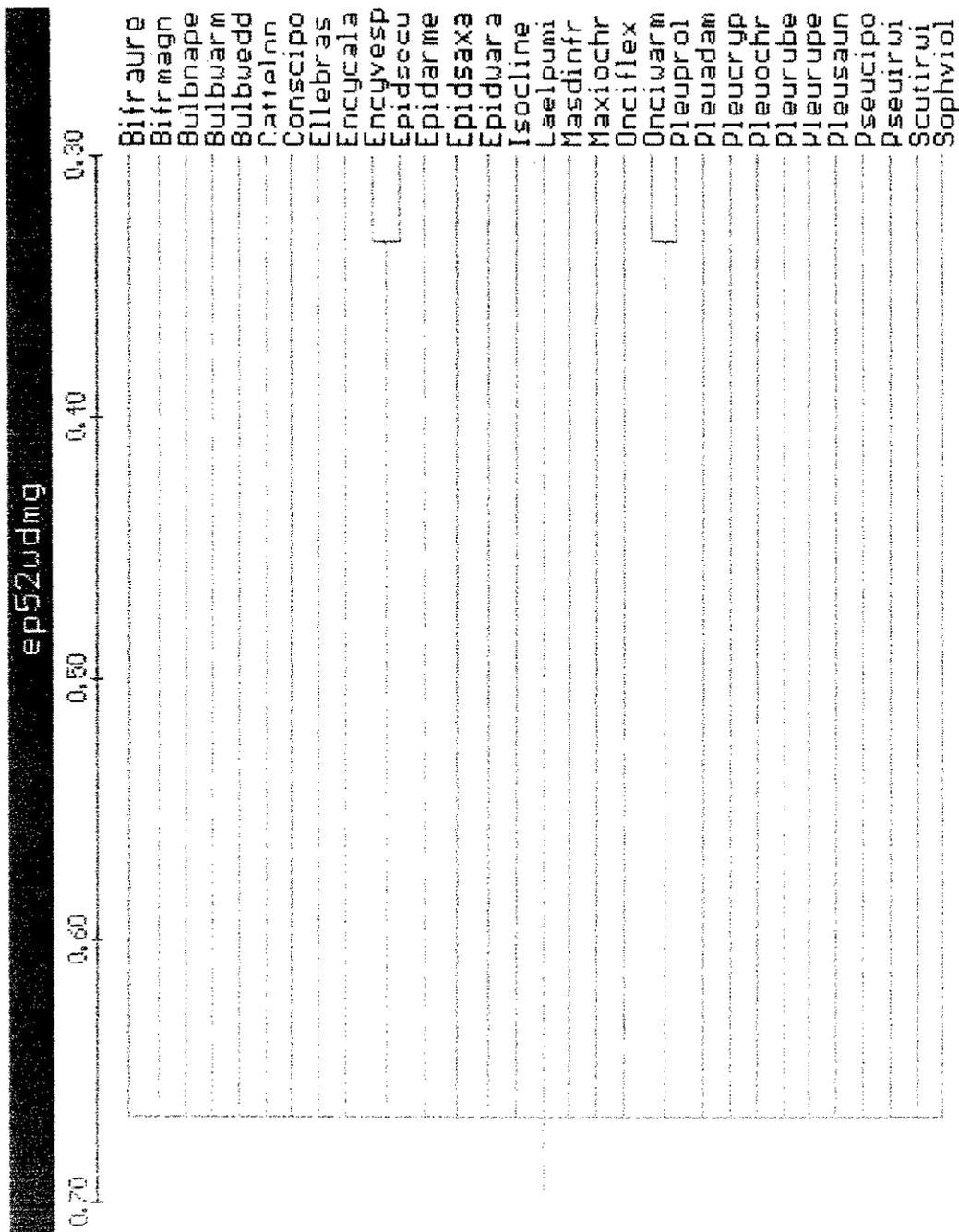


FIG. 28: Dendrograma de consenso entre as análises EP55JCWD e EP22JCMG.

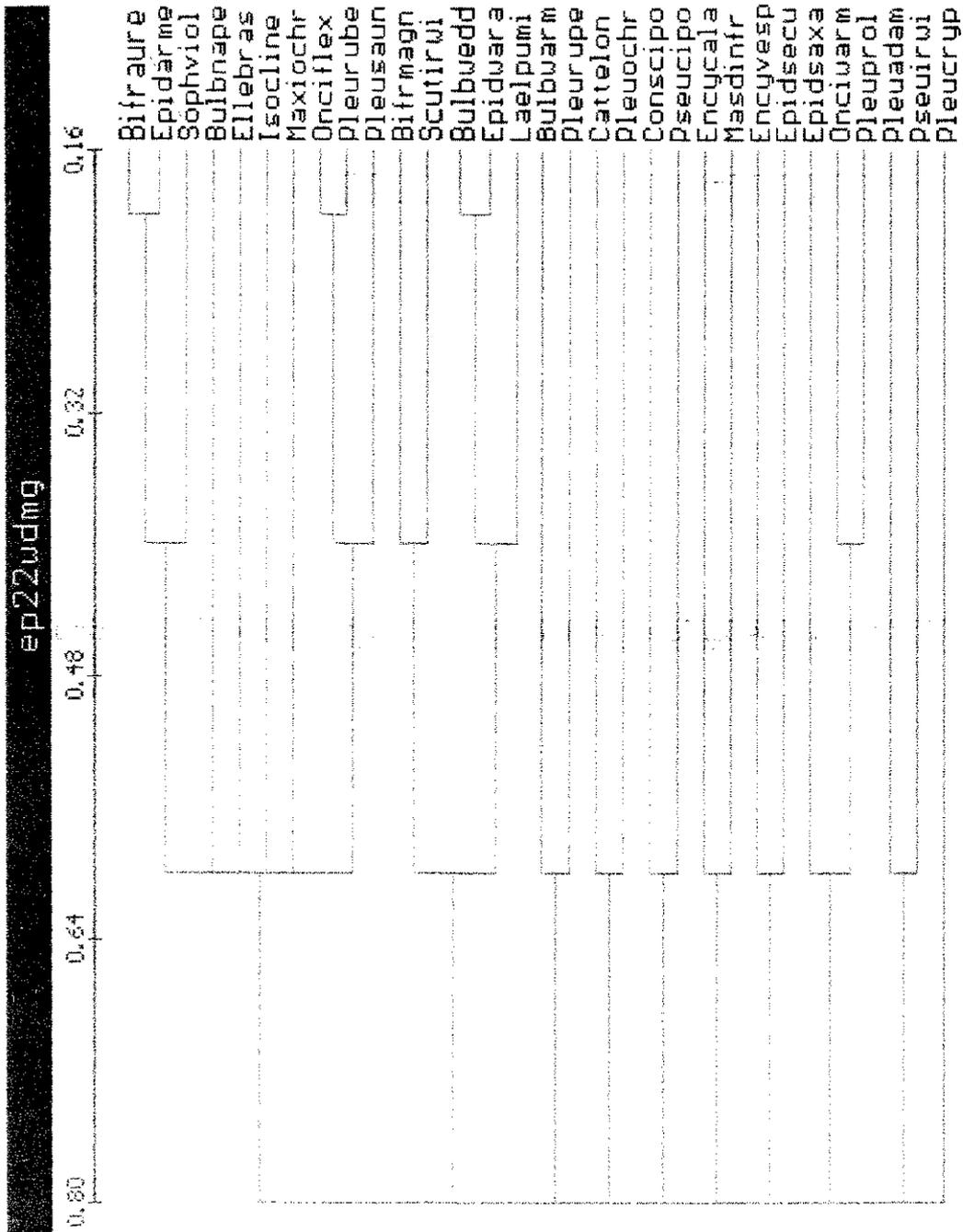


FIG. 29: Dendrograma de consenso entre as análises EP22JCWD e EP22JCMG.

No caso das epífitas, a concordância é notavelmente mais clara entre as análises com mesmo tamanho de quadrícula. Avaliando os grupos decorrentes das análises originais, em função dos dendrogramas de consenso, a situação que se apresenta é a seguinte:

- *Pleurothallis cryptophoranthoides* (plcry) aparece como uma espécie de distribuição isolada, constituindo, sozinha, o grupo 3 de EP55JCMG, o grupo 1 de EP22JCMG e o grupo 4 de EP22JCWD (Grupo **B1** na tabela 28);
- *Epidendrum secundum* (epsec) e *Encyclia vespa* (enves) aparecem sempre juntas em todas as análises, o mesmo ocorrendo com *Oncidium warmingianum* (onwar) e *Pleurothallis prolifera* (plpro), embora não constituam grupos inteiros nas análises originais foram considerados como grupos **B2** e **B3** na tabela 28;
- se considerarmos como grupos únicos dentro de suas respectivas análises, os grupos 7, 8, 9 e 10 de EP55JCMG e os grupos 5 e 6 de EP55JCWD (o que, em ambos os casos, equivaleria apenas a considerar o nível de ligação imediatamente anterior para efeito de definição do grupo), eles serão absolutamente iguais; este grupo, embora tão bem definido nas análises citadas (Grupo **B4** na tabela 28), não aparece nas análises EP22JCWD e EP22JCMG;
- outro agrupamento que foi detectado nas análises das matrizes de 5° e não nas de 2° é aquele que constitui o grupo 4 de EP55JCMG e grupo 1 de EP55JCWD, com as mesmas 5 espécies (Grupo **B5** na tabela 28); nas análises EP22JCMG e EP22JCWD ele aparece subdividido.

Tabela 28: Grupos interpretáveis formados com base nos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de epífitas.

B1	B2	B3	B4	B5
plcry	enves	onwar	eparm	cocip
	epsec	plpro	bunap	plada
			sovio	pscip
			plrub	psirw
			onfle	scirw
			plsau	
			elbra	
			bimag	
			lapum	
			biaur	
			mainf	
			buwar	

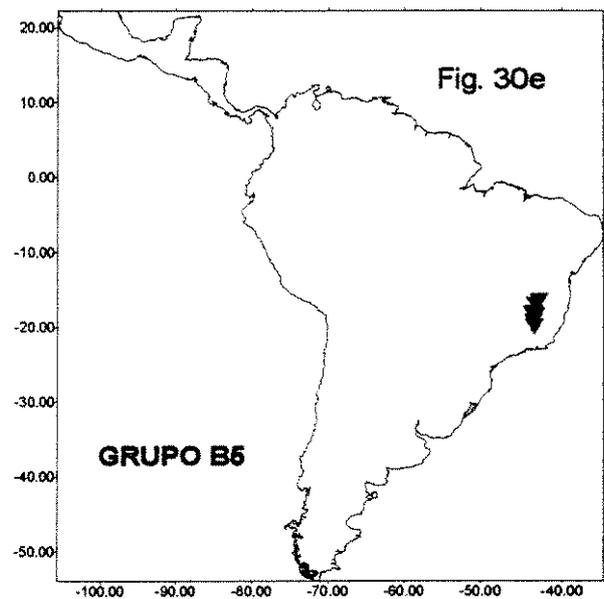
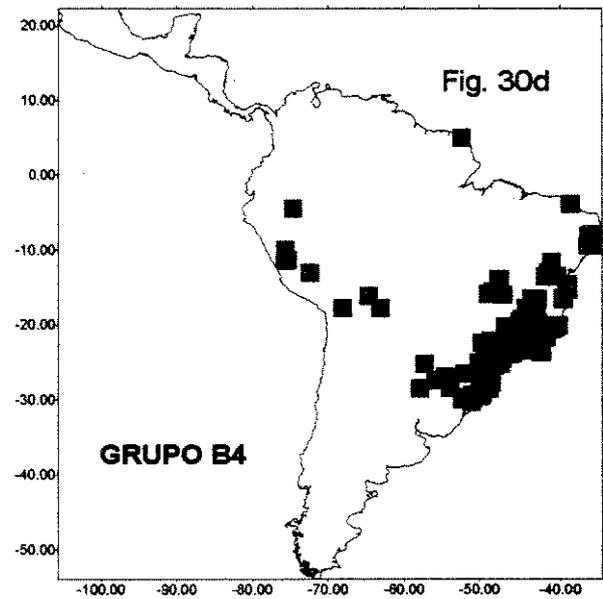
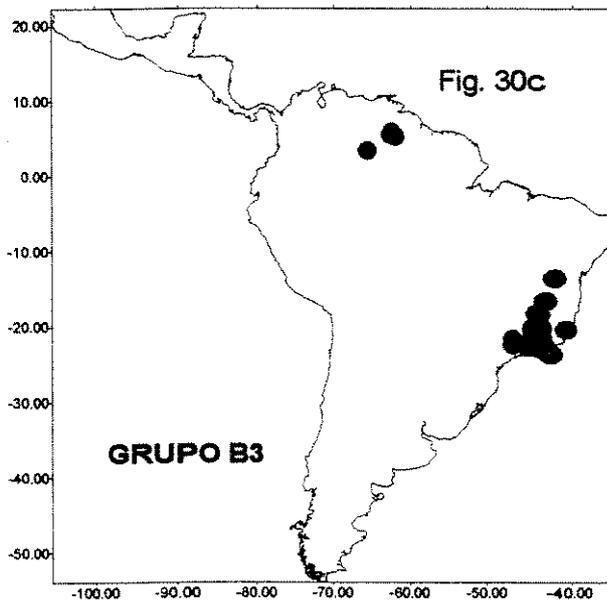
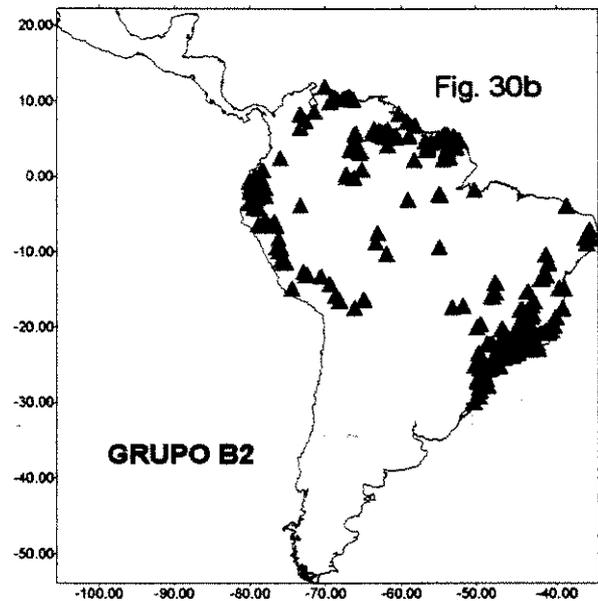
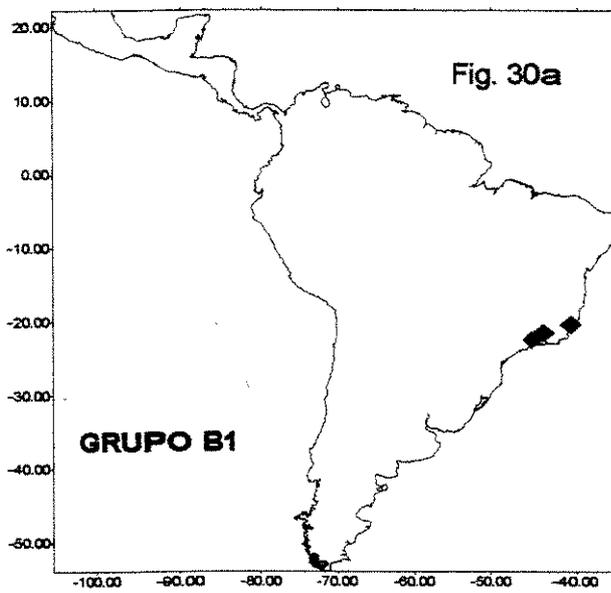


FIG. 30: Mapas de distribuição das espécies epífitas componentes dos grupos indicados na tabela 28.

Os mapas da FIG. 30 mostram a distribuição das espécies desses grupos, com indicação dos grupos correspondentes. O grupo *B1* é constituído apenas por *Pleurothallis cryptophoranthoides*, uma espécie muito rara e com distribuição restrita a matas ciliares em região de campos rupestres e litoral do Rio de Janeiro (FIG. 30 A). O grupo *B2* é formado pelas duas espécies com distribuição mais ampla dentre as epífitas estudadas (FIG. 30 B). *B3* tem composição comparável à do grupo *A7*, ou seja, espécies que apresentam distribuição predominante nos campos rupestres e regiões montanhosas do sudeste do Brasil e região das Guianas, mas estendendo-se, também em direção ao nordeste do Brasil (FIG. 30 C). O grupo *B4* é o maior deste segmento e a explicação para sua formação não é muito simples; engloba aquelas espécies com grande concentração de ocorrências nos campos rupestres e litoral do Brasil, embora com algumas ocorrências isoladas em outras localidades (FIG. 30 D). O grupo *B5* é o oposto de *B2*, ou seja, engloba as espécies com distribuição muito restrita (FIG. 30 D), sendo comparável ao grupo *A2*.

Esses grupos contêm 22 das 31 espécies estudadas, ou seja, aproximadamente 71%, o que significa que apenas 29% das espécies não foram enquadrados em grupos definidos.

3.1.3. Análises baseadas nas matrizes de espécies terrestres

3.1.3.1. Matrizes de 5 X 5 °

A análise de agrupamentos (UPGMA / coeficiente de Jaccard) aplicada aos dados da matriz de espécies terrestres, baseada em quadriculas de 5 X 5 ° (TE55JCMG), resultou no dendrograma da FIG. 31. Foram reconhecidos 10 grupos, cuja composição está resumida na tabela 29. Como em todos os outros casos baseados em UPGMA, nota-se uma tendência ao encadeamento dos grupos.

A análise da mesma matriz utilizando método de Ward / Jaccard complemento (TE55JCWD), permitiu o reconhecimento de 8 grupos, que podem ser vistos no dendrograma da FIG. 32 e na tabela 30.

Tabela 29: Grupos formados pela análise TE55JCMG.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5
ephue	hagla	halas larup erpar	laang labri onspi hamag	labra lacin pepar zysel epcam sasch epmar zytri onfus plpro
GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9	GRUPO 10
gapar	liner prsta epsec haobt livex	cypar hacal kotri	haleu sauli sasim hagui prmon zymac	clpar halav clbel sarup epden haham hapet blcat gamon

Tabela 30: Grupos formados pela análise TE55JCWD.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8
laang labri onspi hamag	labra lacin pepar zysel epcam epmar zytri onfus plpro	clpar halav clbel	halas larup sasch erpar	cypar hacal sarup	haobt livex liner prsta epsec kotri ephue hagla	haleu sauli sasim hagui prmon zymac	blcat gamon epden haham hapet gapar

3.1.3.2. Matrizes de 2 X 2 °

O resultado da utilização de agrupamento (UPGMA / coeficiente de Jaccard) aos dados da matriz de terrestres, baseada em quadrículas de 2 X 2 ° (TE22JCMG), pode ser visto na FIG. 33. Foram reconhecidos 9 grupos, conforme consta na tabela 31.

Tabela 31: Grupos formados pela análise TE22JCMG.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8	GRUPO 9
ephue hagla	epcam pipro	epmar lacin zytri onfus zymac prmon	clpar halav larup halas sasch	labra onspi pepar hamag zysel laang labri	liner prsta epsec haobt livex	hagui sasim haleu sauli gapar erpar	cypar hacal sarup epden kotri	clbel haham hapet gamon blcat

A análise da mesma matriz utilizando método de Ward / Jaccard complemento (TE22JCWD), mostrou os resultados que podem ser vistos na FIG. 34 e na tabela 32, com o reconhecimento de 8 grupos.

Tabela 32: Grupos formados pela análise TE22JCWD.

GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	GRUPO 4	GRUPO 5	GRUPO 6	GRUPO 7	GRUPO 8
labra onspi pepar hamag zysel laang labri	epmar lacin zytri onfus zymac prmon	liner prsta epsec	epcam pipro ephue hagla	hagui sasim haleu sauli erpar gapar	clpar halav larup halas sasch	cypar hacal sarup epden kotri	blcat gamon haobt livex clbel haham hapet

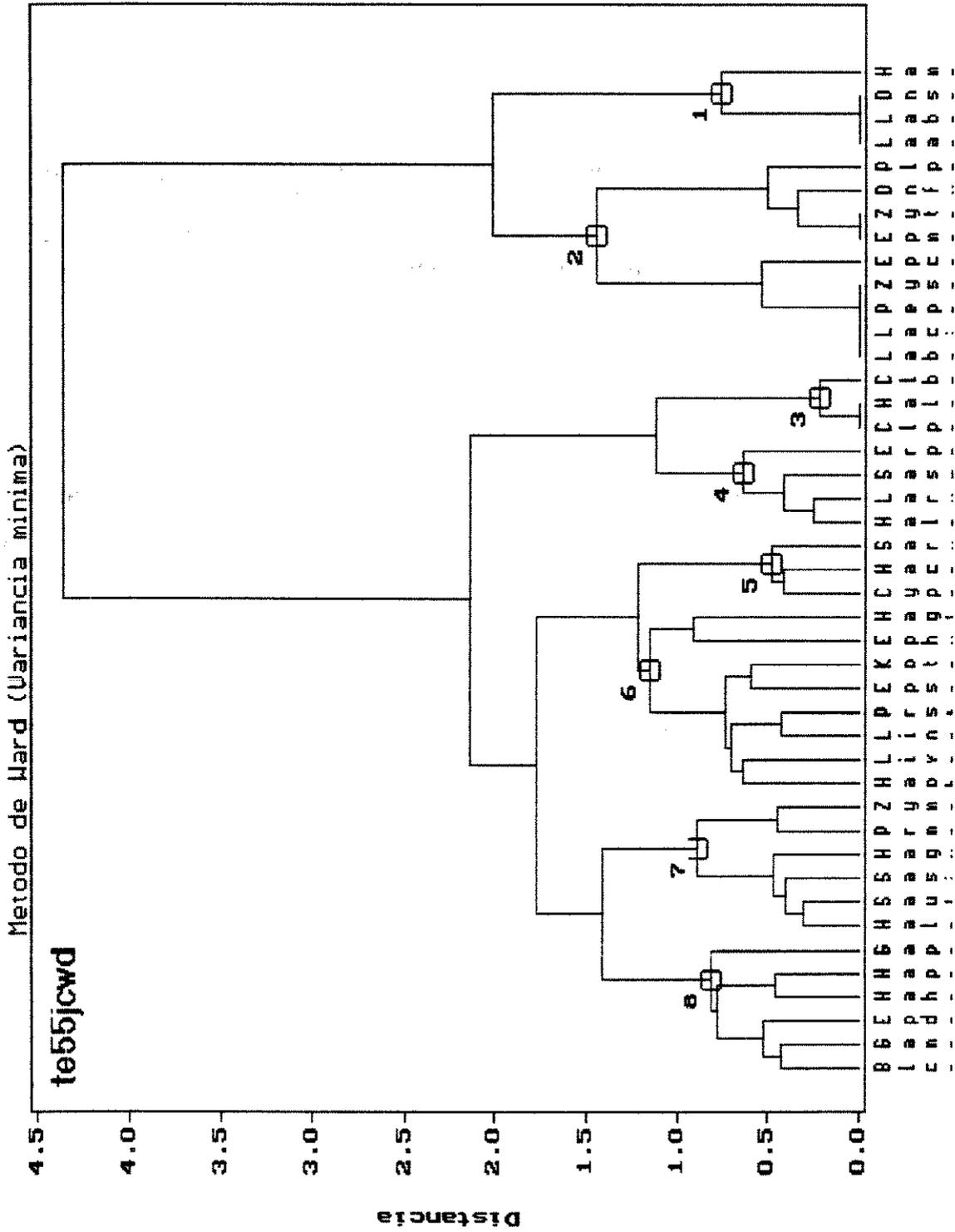


FIG. 32: Dendrograma resultante da aplicação do método de Ward / Jaccard-complemento à matriz de espécies terrestres (5 X 5 °).

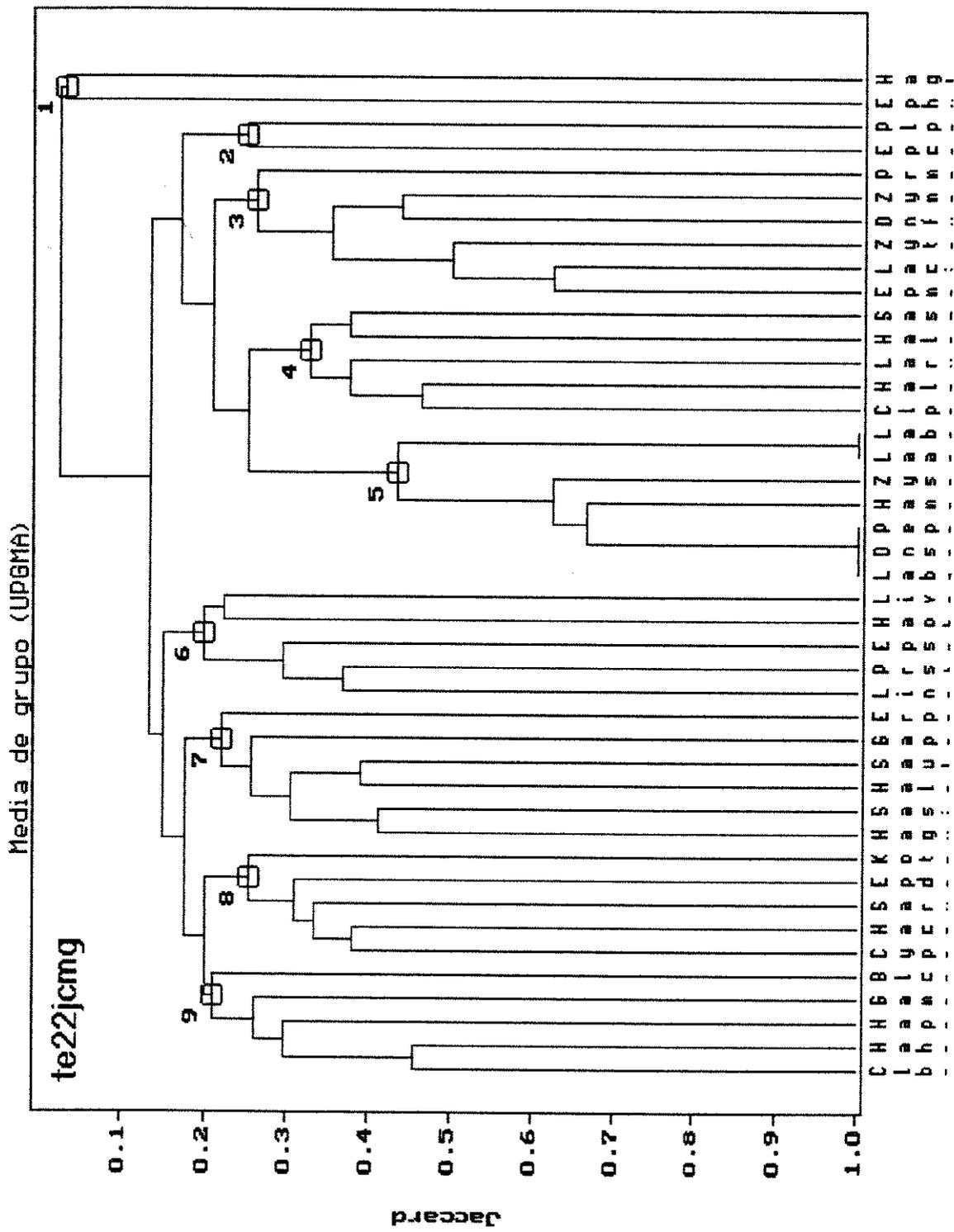


FIG. 33: Dendrograma resultante da aplicação de UPGMA / coeficiente de Jaccard à matriz de espécies terrestres (2 X 2 °).

3.1.3.3. Comparação entre os resultados

A tabela 33 traz os valores da correlação cofenética para as análises deste segmento. O valores apresentados por UPGMA são bastante altos, em contraste àqueles apresentados pelo método de Ward. Especialmente o valor apresentado pela análise TE22JCWD é extremamente baixo - o menor valor entre todas as análises efetuadas - denotando um dendrograma não confiável.

Tabela 33: Valores de correlação cofenética para as análises de matrizes de espécies terrestres.

CÓDIGO DA ANÁLISE	CORRELAÇÃO COFENÉTICA
TE55JCMG	0,8146
TE55JCWD	0,4698
TE22JCMG	0,7923
TE22JCWD	0,2720

Os dendrogramas de consenso entre TE55JCMG, TE55JCWD, TE22JCMG e TE22JCWD, também mostraram índices baixos de concordância, exceto quando comparadas as análises baseadas em matrizes com mesmo tamanho de quadrícula. Esses valores estão expressos na tabela 34, junto com os respectivos códigos e os números das figuras correspondentes aos dois valores extremos de concordância.

Tabela 34: Códigos dos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de espécies terrestres e respectivos valores de índices de concordância.

	TE22JCMG	TE22JCWD	TE55JCMG
TE55JCWD	TE52WDMG 0,20	TE52WDWD 0,22	TE55WDMG 0,46
TE55JCMG	TE25MGMG 0,20	TE52MGWD 0,17 FIG. 35	----
TE22JCWD	TE22WDMG 0,68 FIG. 36	----	----

Os valores de concordância, outra vez baixos, mostram que há grandes diferenças entre os grupos formados, principalmente quando comparados os

diferentes tamanhos de quadrícula. Também aqui, os grupos foram muito mais influenciados pelo tamanho das quadrículas do que pelo método de agrupamento utilizado.

Uma avaliação conjunta dos grupos formados nos dendrogramas originais e nos de consenso, mostra o seguinte:

- *Epidendrum huebneri* (ephue) e *Habenaria glaziowiana* (hagla) apareceram em duas das análises (TE55JCMG e TE22JCMG) como espécies bastante isoladas, enquanto nas duas outras análises (TE22JCWD e TE55JCWD) aparecem agrupadas dentro de conjuntos muito diferentes (Grupo C1 na tabela 35);
- quatro das espécies que compõem o grupo 9 de TE55JCMG se repetem como um conjunto coeso em todas as demais análises (Grupo C2 na tabela 35);
- *Cyrtopodium parviflorum* (cypar) e *Habenaria caldensis* (hacal) aparecem sempre juntas em todas as análises (grupos 8 de TE55JCMG, 5 de TE55JCWD, 8 de TE22JCMG e 7 de TE22JCWD) e, em três delas, aparecem acompanhadas de *Sarcoglottis rupicola* (sarup) (Grupo C3 na tabela 35);
- *Cleistis paranaensis* (clpar) e *Habenaria lavrensis* (halav) ocorrem lado a lado em todos os dendrogramas (Grupo C4 na tabela 35);
- as espécies que compõem o grupo 3 de TE22JCWD aparecem conjuntamente em todas as outras análises, embora combinadas com outras espécies diferente (Grupo C5 na tabela 35);
- *Habenaria obtusa* (haobt) e *Liparis vexillifera* (livex) aparecem sempre juntas em todos os dendrogramas (Grupo C6 na tabela 35);
- o grupo 4 de TE55JCMG e o grupo 1 de TE55JCWD são idênticos, o que aparece claramente no dendrograma de consenso TE55JCWD, embora não tenha sido detectado pelas análises das matrizes de 2 X 2° (Grupo C7 na tabela 35)

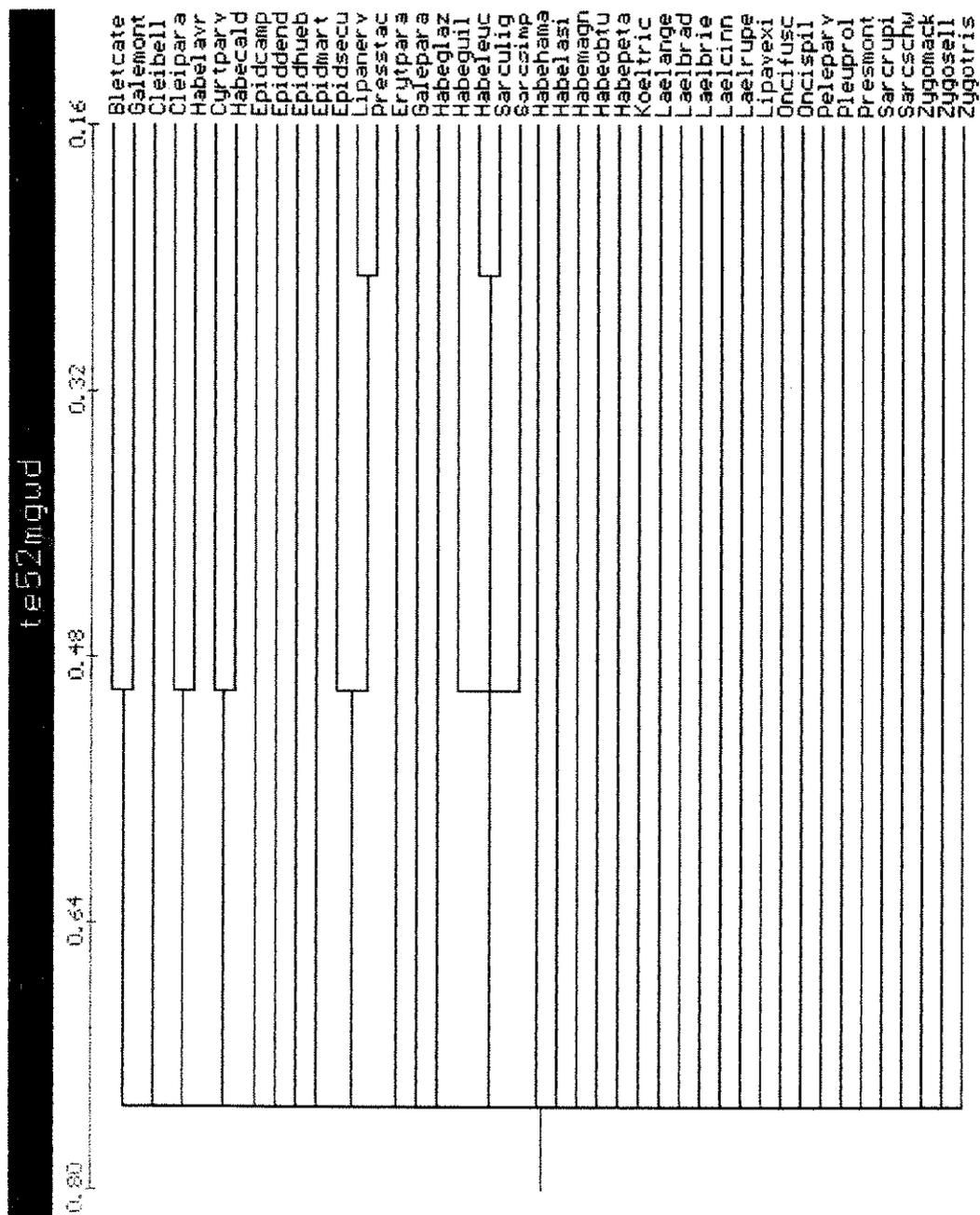


FIG. 35: Dendrograma de consenso entre as análises TE55JCMG e TE22JCWD.

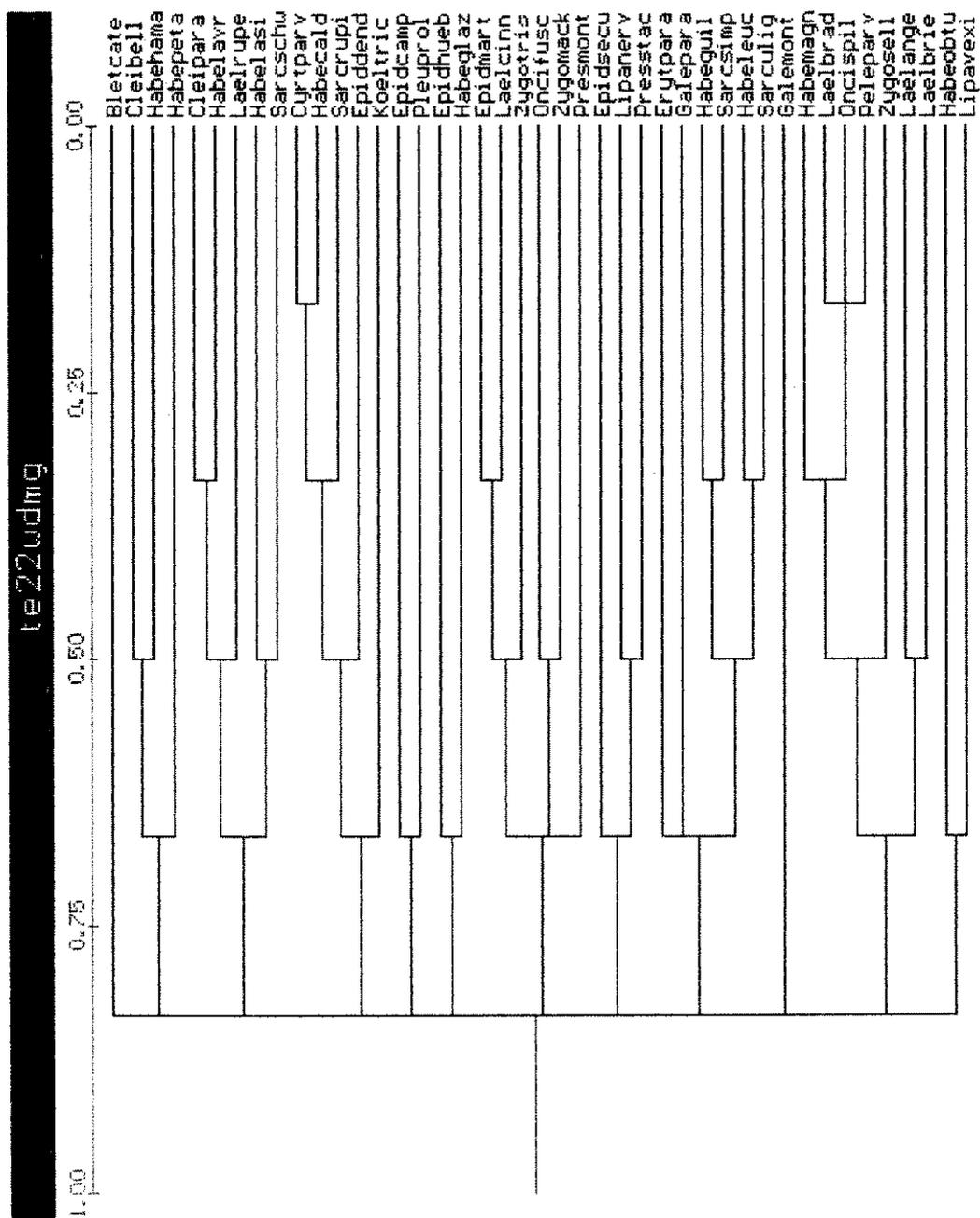


FIG. 36: Dendrograma de consenso entre as análises TE22JCWD e TE22JCMG.

Tabela 35: Grupos interpretáveis formados com base nos dendrogramas de consenso entre as análises de matrizes de espécies terrestres.

<i>C1</i>	<i>C2</i>	<i>C3</i>	<i>C4</i>	<i>C5</i>	<i>C6</i>	<i>C7</i>
ephue	haleu	cypar	clpar	liner	haobt	laang
hagla	sauli	hacal	halav	prsta	livex	labri
	sasim	sarup		epsec		onspi
	hagui					hamag

Os mapas da FIG. 37 mostram a distribuição conjunta das espécies desses grupos, com indicação dos grupos correspondentes.

O grupo *C1* é formado por duas espécies que podem ser caracterizadas por sua ausência nos campos rupestres de MG e predominância nos campos rupestres da Bahia, litoral do nordeste do Brasil e Amazônia (FIG. 37 A). O grupo *C2* é constituído por aquelas espécies com ocorrência predominante nos campos rupestres e montanhas do sudeste, mas que se estendem até o sul do Brasil e Argentina (FIG. 37 B); equivale ao grupo *A4*. O grupo *C3* corresponde ao grupo *A3* e é formado por aquelas espécies com forte ocorrência na região das Guianas, além de sudeste e centro do Brasil (FIG. 37 C). O grupo *C4* corresponde aproximadamente ao grupo *A6*, englobando as espécies que possuem uma ocorrência preponderante nos campos rupestres de MG, mas estendendo-se também aos campos rupestres de Goiás e Bahia (FIG. 37 D). Os grupos *C5* e *C6*, conjuntamente, correspondem ao grupo *A1* e incluem as espécies com ampla distribuição por quase toda a América do Sul (FIGS. 37 E, F); a separação entre *C5* e *C6* é devida, provavelmente, à quase ausência das espécies que compõem *C6*, no litoral brasileiro. Finalmente, o grupo *C7* abarca aquelas espécies com distribuição mais restrita (FIG. 37 G), estando mais relacionado com o grupo *A2*.

Os grupos formados englobam apenas 20 espécies, ou seja, cerca de 47% das 43 espécies terrestres estudadas, portanto 53% das espécies não puderam ser enquadrados em grupos definidos.

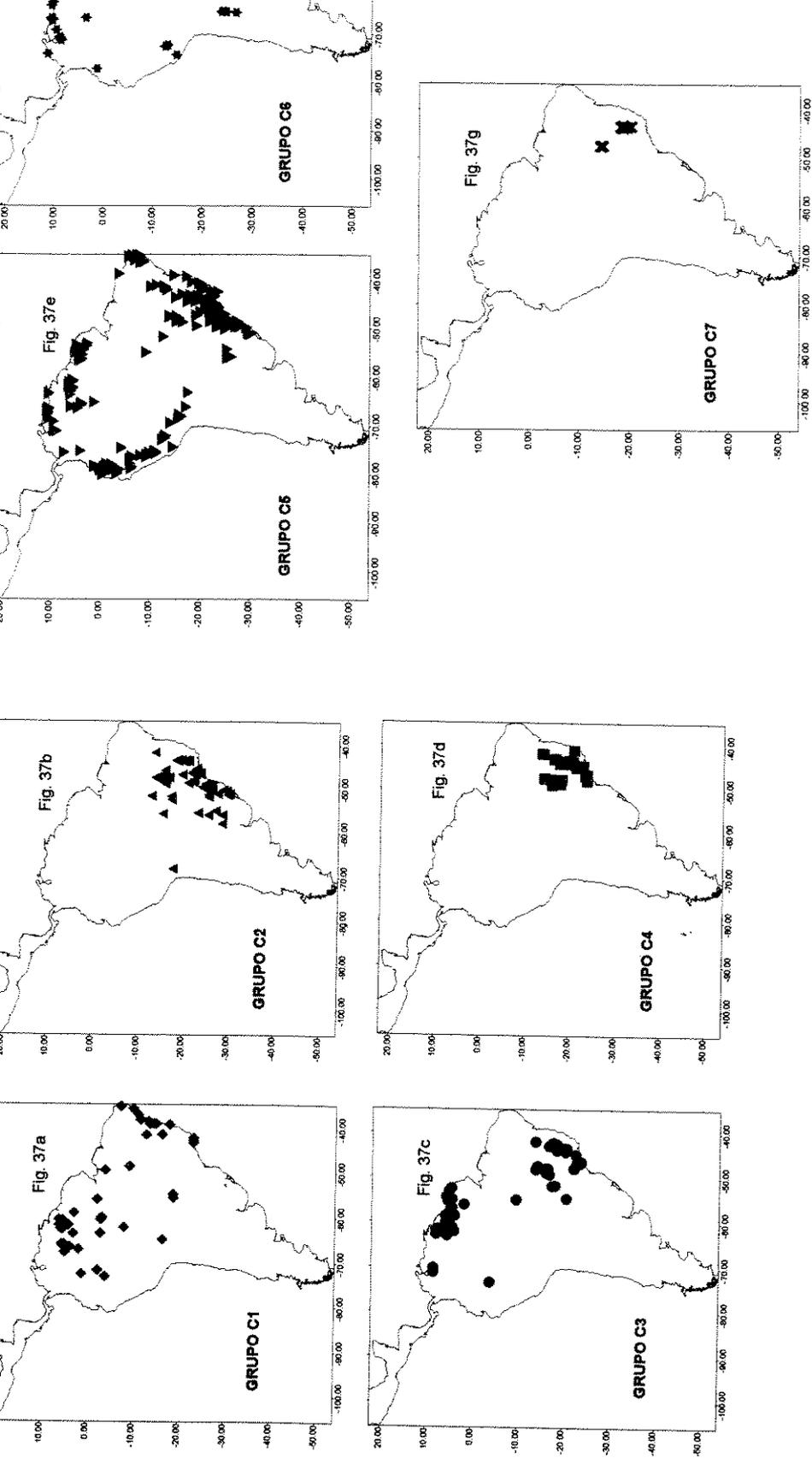


FIG. 37: Mapas de distribuição das espécies terrestres componentes dos grupos indicados na tabela 35.

3.2. TWINSpan

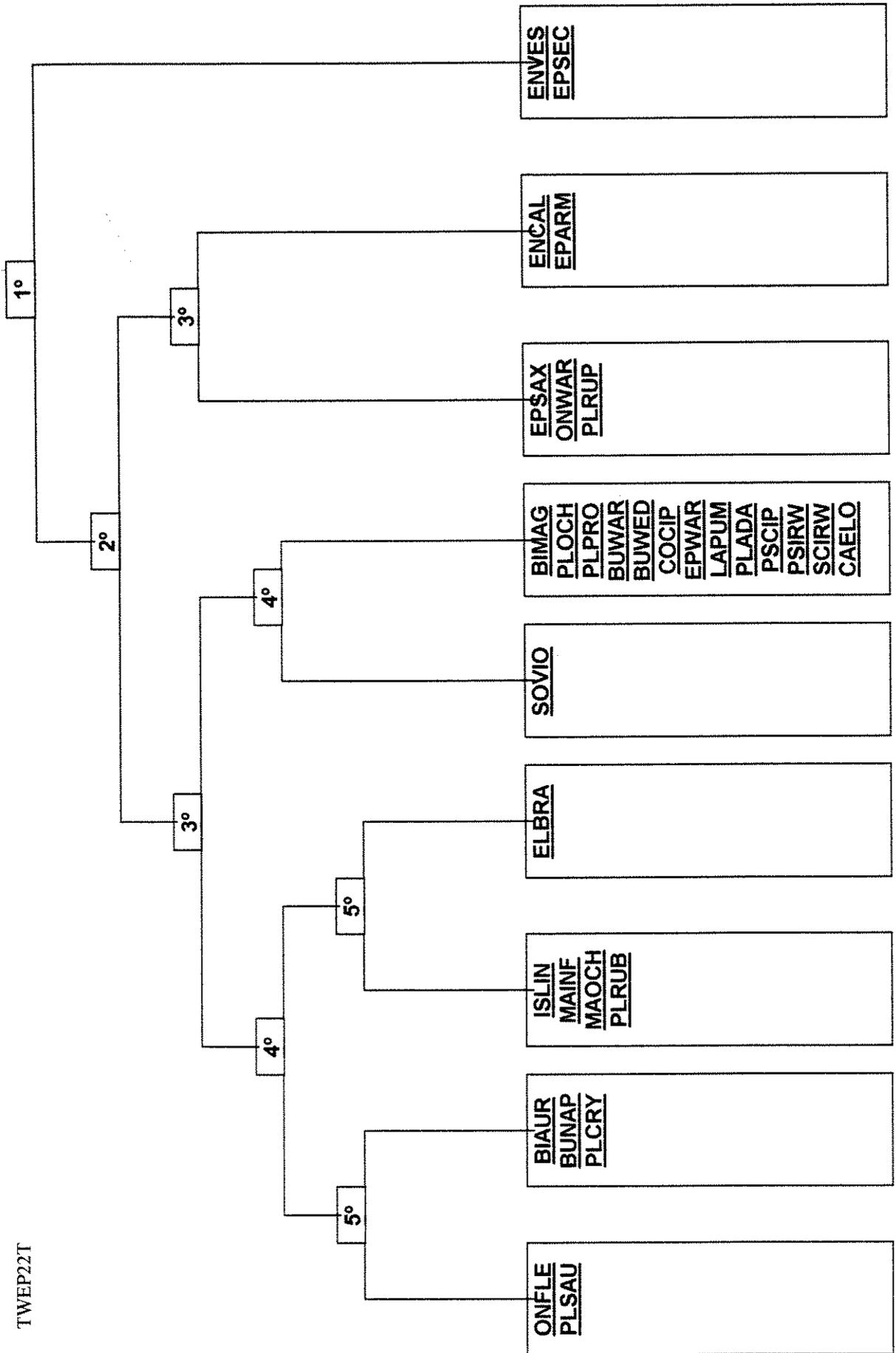
3.2.1. Análises baseadas nas matrizes completas

A aplicação de TWINSpan na subdivisão das espécies das matrizes completas transpostas de 2×2 ° (TWCP22T) e de 5×5 ° (TWCP55T) não deu bons resultados. As subdivisões impostas pelo método não mostraram nenhuma lógica aparente, em termos de distribuição geográfica, e os grupos formados foram, de uma maneira geral, muito heterogêneos. O único grupo melhor definido em ambas as análises foi aquele formado por duas espécies de ampla distribuição (*Encyclia vespa* e *Epidendrum secundum*). Na comparação das duas análises houve muitas incongruências, com várias espécies aparecendo em posições e lados diferentes das dicotomias. Em função desse fraco desempenho os diagramas correspondentes não estão sendo apresentados.

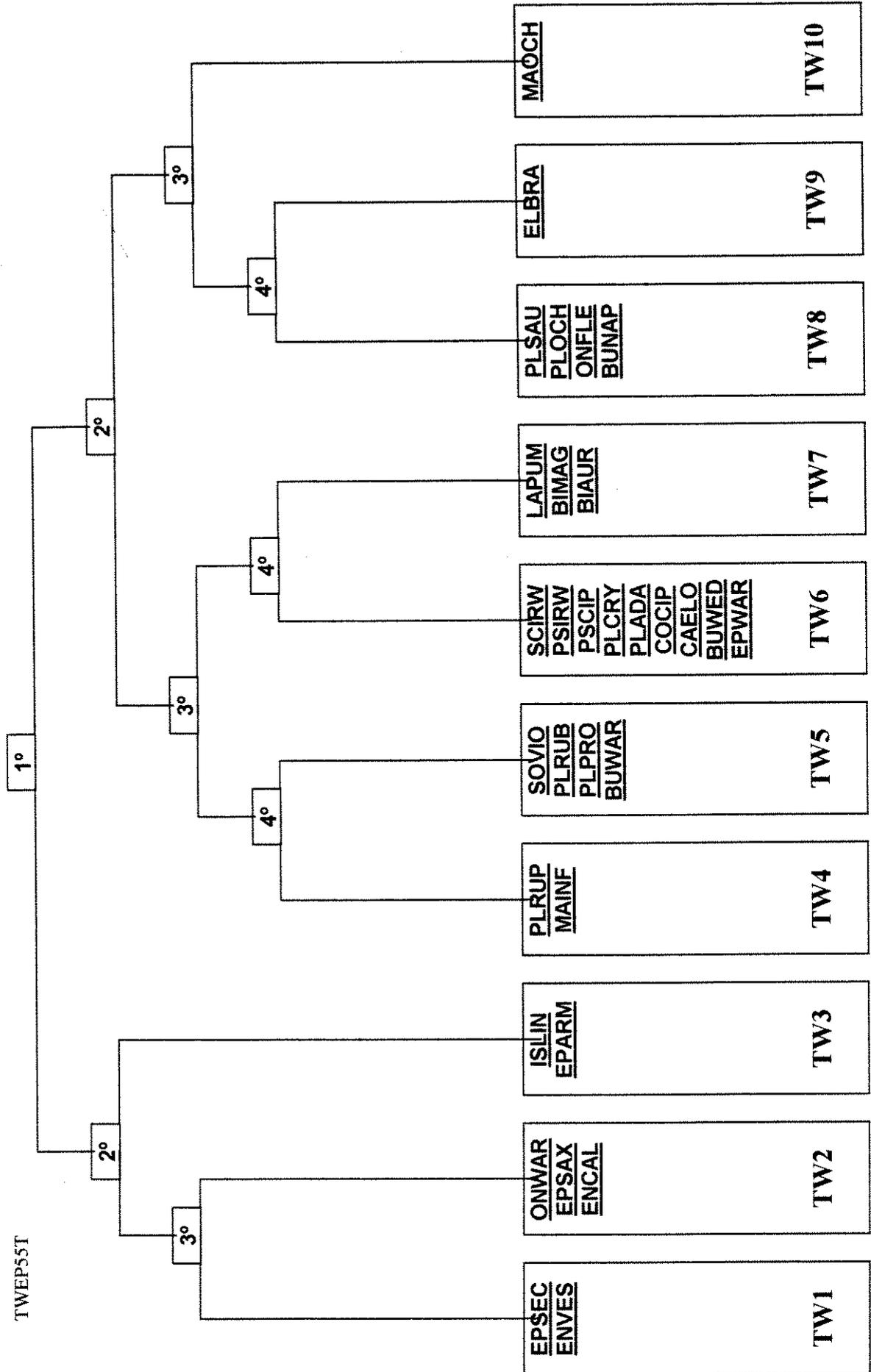
3.2.2. Análises baseadas nas matrizes de espécies epífitas

As duas análises baseadas nas matrizes de espécies epífitas foram aquelas em que TWINSpan mostrou melhor performance. Em TWEP22T (FIG. 38), pelo menos a primeira dicotomia mostrou uma clara divisão entre as duas espécies com ampla distribuição, no lado negativo, e as demais espécies, com distribuição mais restrita, no lado positivo. Em TWEP55T (FIG. 39) as subdivisões são ainda mais interpretáveis. A primeira dicotomia separa, no lado positivo, as espécies com acentuada ocorrência na região das Guianas e, no lado negativo, as demais espécies. No lado negativo, a segunda dicotomia separa as espécies que apresentam ocorrência forte no litoral (-) daquelas que aparecem predominantemente no interior (+). O lado positivo da segunda dicotomia também é interpretável; nele, a terceira dicotomia separa espécies com distribuição mais ampla (+) de espécies com distribuição mais restrita (-). As dicotomias abaixo das citadas, não permitiram uma interpretação convincente. A FIG. 40 mostra a distribuição geográfica das espécies constituintes dos grupos formados por TWEP55T, conforme aparecem definidos na FIG. 39 (TW1 a TW10).

TWEP22T



TWEP55T



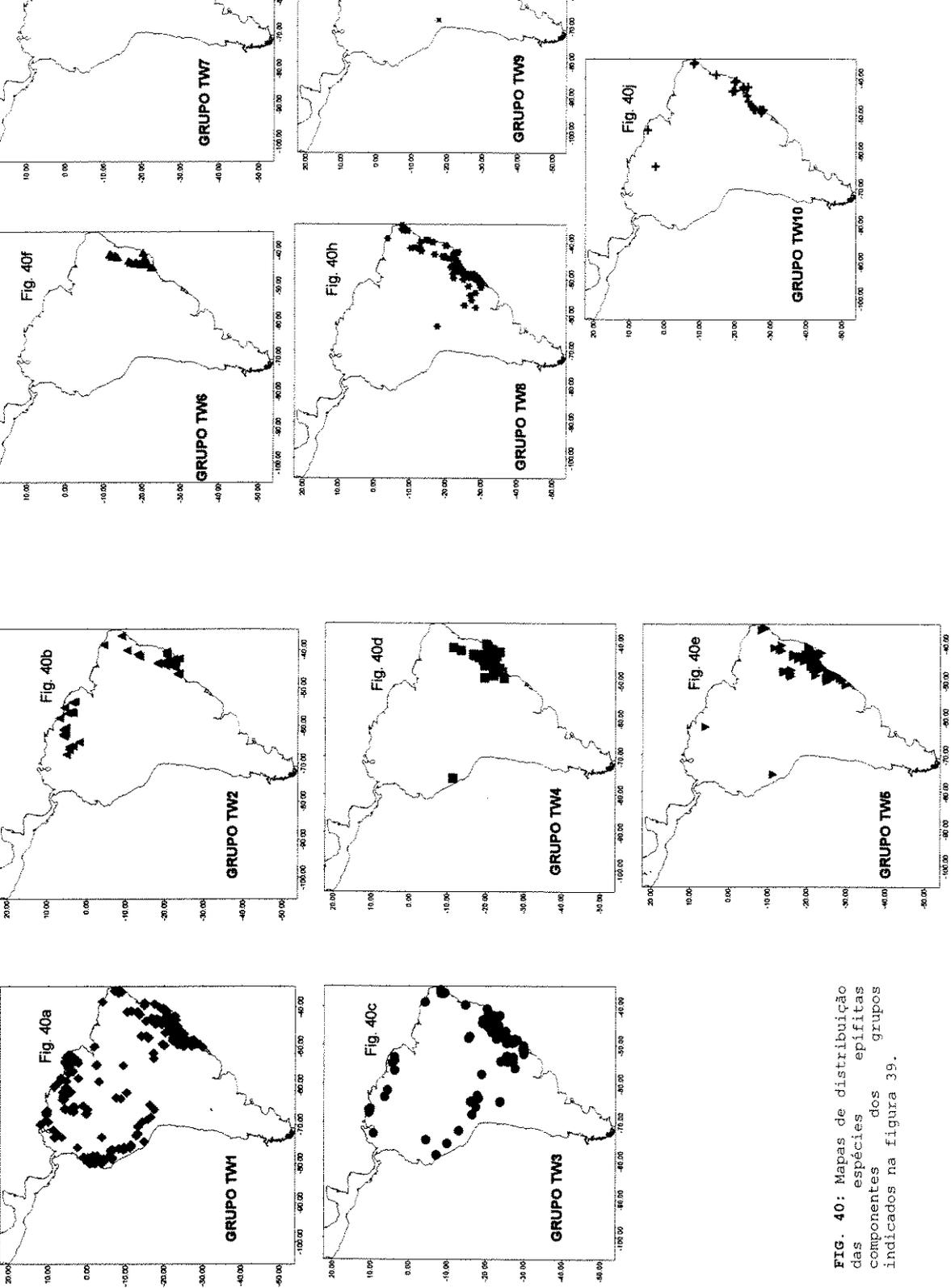


FIG. 40: Mapas de distribuição das espécies epífitas componentes dos grupos indicados na figura 39.

3.2.3. Análises baseadas nas matrizes de espécies terrestres

A aplicação de TWINSPAN na subdivisão das espécies das matrizes transpostas de terrestres (TWTE22T e TWTE55T) deu resultados quase tão ruins quanto no caso das matrizes completas. As subdivisões definidas pelo método não mostraram qualquer lógica aparente, em termos de distribuição geográfica. Os grupos formados foram muito heterogêneos e espécies com distribuição claramente semelhante, foram dispersas por vários grupos. Em função disso, os diagramas correspondentes não estão sendo apresentados.

3.2.4. Comparação entre análise de agrupamentos e TWINSPAN

Para comparação com os dados da análise de agrupamentos, serão considerados apenas os casos em que TWINSPAN mostrou algum resultado satisfatório, ou seja TWEP22T e TWEP55T.

TWEP22T, quando comparada com todas as análises de agrupamento aplicadas às matrizes de epífitas, mostra uma única concordância clara, qual seja, a separação de *Epidendrum secundum* (epsec) e *Encyclia vespa* (enves) como um grupo isolado, em função da ampla distribuição apresentada por ambas. Isso pode ser visto comparando-se a FIG. 38 com as tabelas 24, 25 e 28.

A comparação entre TWEP55T - a análise por TWINSPAN que deu o melhor resultado comparativo - e todas as análises de agrupamento utilizando matrizes de epífitas, mostra que: (a) novamente o grupo formado por *Epidendrum secundum* e *Encyclia vespa* foi separado satisfatoriamente; (b) há muita semelhança, embora não uma identidade completa, entre o grupo B5 (tabela 28) e um dos grupos formados por TWEP55T (FIG. 41), sendo ambos formados por espécies com distribuição bastante restrita; (c) embora as dicotomias definidas por TWINSPAN permitam uma interpretação lógica, os grupos formados não possuem uma correspondência muito boa com aqueles formados pelas análises de agrupamento (comparar a FIG. 39 com as tabelas 22, 23, 24, 25 e 28).

3.3. Análise de Ordenação

3.3.1. Análise de Correspondência (CA)

CA foi aplicada apenas às matrizes completas de 2 X 2° (CACP22) e 5 X 5° (CACP55). Os resultados obtidos foram quase idênticos aos de DCA, por isso, não serão apresentados com detalhes, mas apenas na forma de comentários sob as análises correspondentes em DCA, quando necessário.

Foram calculados os três primeiros eixos, para cada uma das análises e os autovalores correspondentes podem ser vistos na tabela 36.

Tabela 36: Autovalores dos três primeiros eixos de CA, aplicada às matrizes completas.

	1º eixo	2º eixo	3º eixo
CACP22	0,3852	0,2932	0,2777
CACP55	0,3129	0,2507	0,2286

3.3.2. Análise de Correspondência Distendida (DCA)

3.3.2.1. DCA aplicada às matrizes completas

O resultado da aplicação de DCA à matriz completa de $2 \times 2^\circ$ (análise DCACP22) pode ser visto nas FIGS. 41 e 42, que representam “plots” dos escores das espécies nos três eixos, 2 a 2. As características dos eixos são dadas na tabela 37, abaixo.

Tabela 37: Autovalores e extensão dos eixos de DCACP22.

	AUTOVALOR	EXTENSÃO (sd)
eixo 1	0,3852	3,644
eixo 2	0,2674	4,084
eixo 3	0,2193	3,023

Os autovalores baixos mostram que os gradientes detectados não são muito bem definidos, o que fica claro quando se tenta interpretá-los. A diferença pequena entre os autovalores dos eixos 2 e 3 mostram que não há muito acréscimo de informações após o segundo eixo.

No eixo 1, as espécies com escores mais baixos apresentam uma tendência para distribuição mais restrita e mais para o interior, ao passo que as espécies com escores mais altos apresentam uma tendência para distribuição mais ampla e mais representativa no litoral.

O eixo 2 é dominado por três espécies, *Habenaria glaziowiana* (escore = 408), *Epidendrum huebneri* (escore = 374) e *Pleurothallis ochreatea* (escore = 334), que apresentam, em comum, a completa ausência nos campos rupestres de Minas Gerais e uma distribuição mais relacionada com o NE do Brasil. De uma maneira generalizada, as espécies com altos escores nesse eixo aparecem comumente no NE, ao passo que as espécies com escores baixos, aparecem mais para o S e SE do Brasil. As espécies com escores intermediários são aquelas que aparecem principalmente nos campos rupestres de Minas Gerais ou possuem distribuição ampla, mas predominante nessa região.

O eixo 3 não é explicável em termos de distribuição geográfica das espécies e parece ser fortemente influenciado pela frequência de ocorrências das espécies. Neste terceiro eixo, há uma certa diferença em relação ao eixo correspondente de CA. Em DCA houve ligeira modificação das espécies extremas: *Epidendrum huebneri* mostrou-se menos isolada e, por outro lado, *Cattleya elongata*, *Pleurothallis cryptophoranthoides*, *Bulbophyllum weddellii* e *Laelia cinnabarina* destacaram-se na parte inferior do gráfico. Essas diferenças, porém, não melhoraram a interpretabilidade dos gráficos de DCA em relação a CA.

Os eixos 1 e 3 apresentam uma forte correlação positiva com a frequência de ocorrências das espécies como pode ser visto na FIG. 43. A influência da frequência de ocorrências foi um pouco maior nos eixos 1 e 3 de CACP22 (respectivamente $r = 0,491$ e $r = 0,583$).

Os gráficos resultantes da aplicação de DCA às matrizes completas de $5 \times 5^\circ$ (análise DCACP55) podem ser vistos nas FIGS. 44 e 45. As características dos eixos estão na tabela 37. Valem, aqui, as mesmas considerações feitas para os autovalores na análise DCACP22.

Tabela 38: Autovalores e extensão dos eixos de DCACP55.

	AUTOVALOR	EXTENSÃO (sd)
eixo 1	0,3129	3,059
eixo 2	0,2199	2,158
eixo 3	0,1741	2,898

O primeiro eixo, separou as espécies com distribuição mais ampla, que aparecem com escores mais altos, daquelas com distribuição mais restrita, com os escores mais baixos. As espécies com os mais baixos escores (0), que aparecem sobrepostas no extremo esquerdo da FIG. 44, são justamente as espécies endêmicas: *Constantia cipoensis*, *Pseudolaelia cipoensis*, *Scuticaria irwiniana*, *Pseudolaelia irwiniana*, *Pleurothallis adamantinensis*, *Oncidium spiloterum*, *Laelia briegeri* e *Laelia angereri*. O eixo apresenta uma forte correlação positiva ($r = 0,691$) com a frequência de ocorrências das espécies (FIG. 46), o que, de certa maneira é esperado, já que as espécies de ampla distribuição sempre tendem a aparecer mais vezes que as espécies endêmicas.

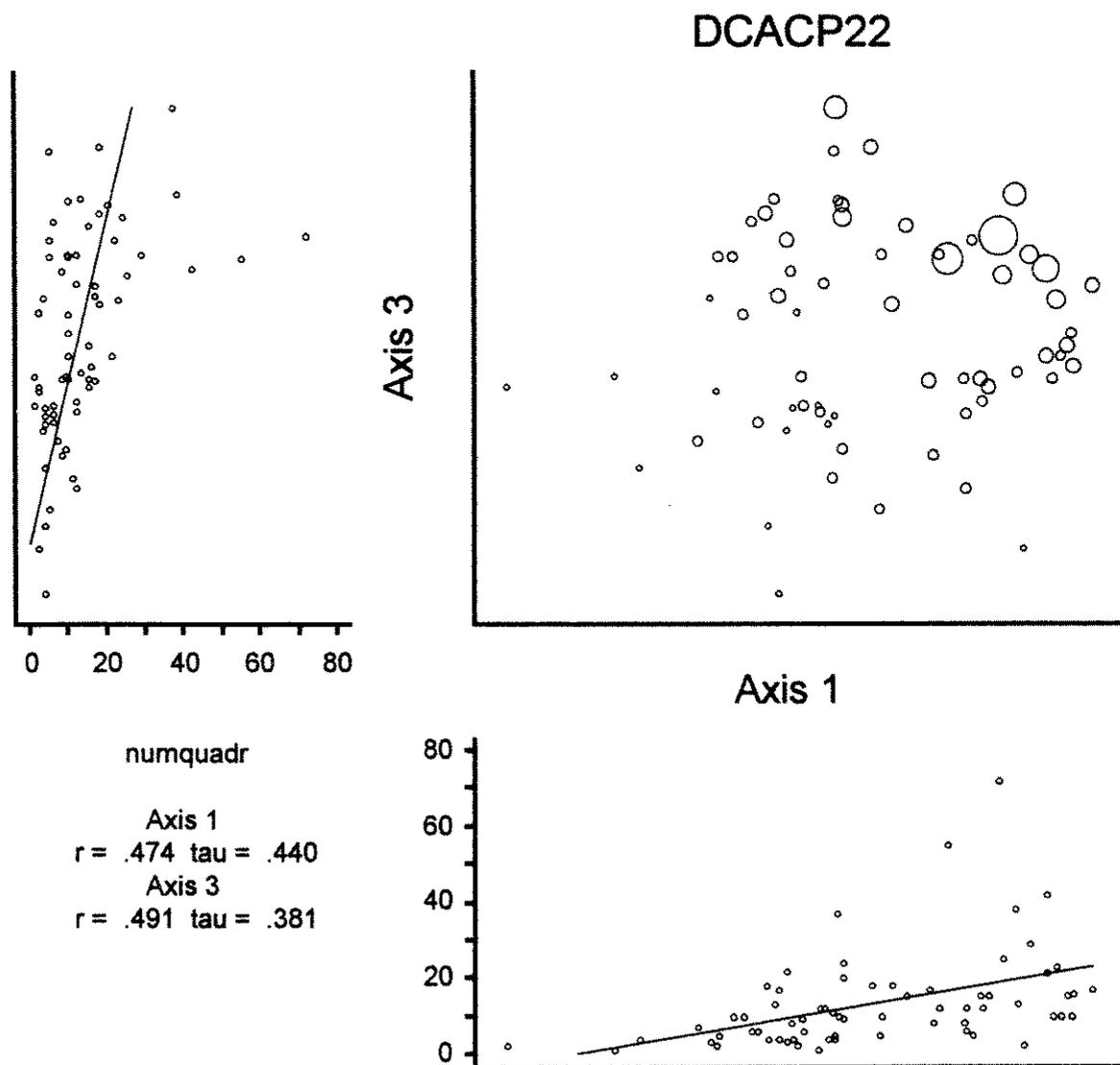


FIG. 43: Freqüência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da análise DCACP22. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos.

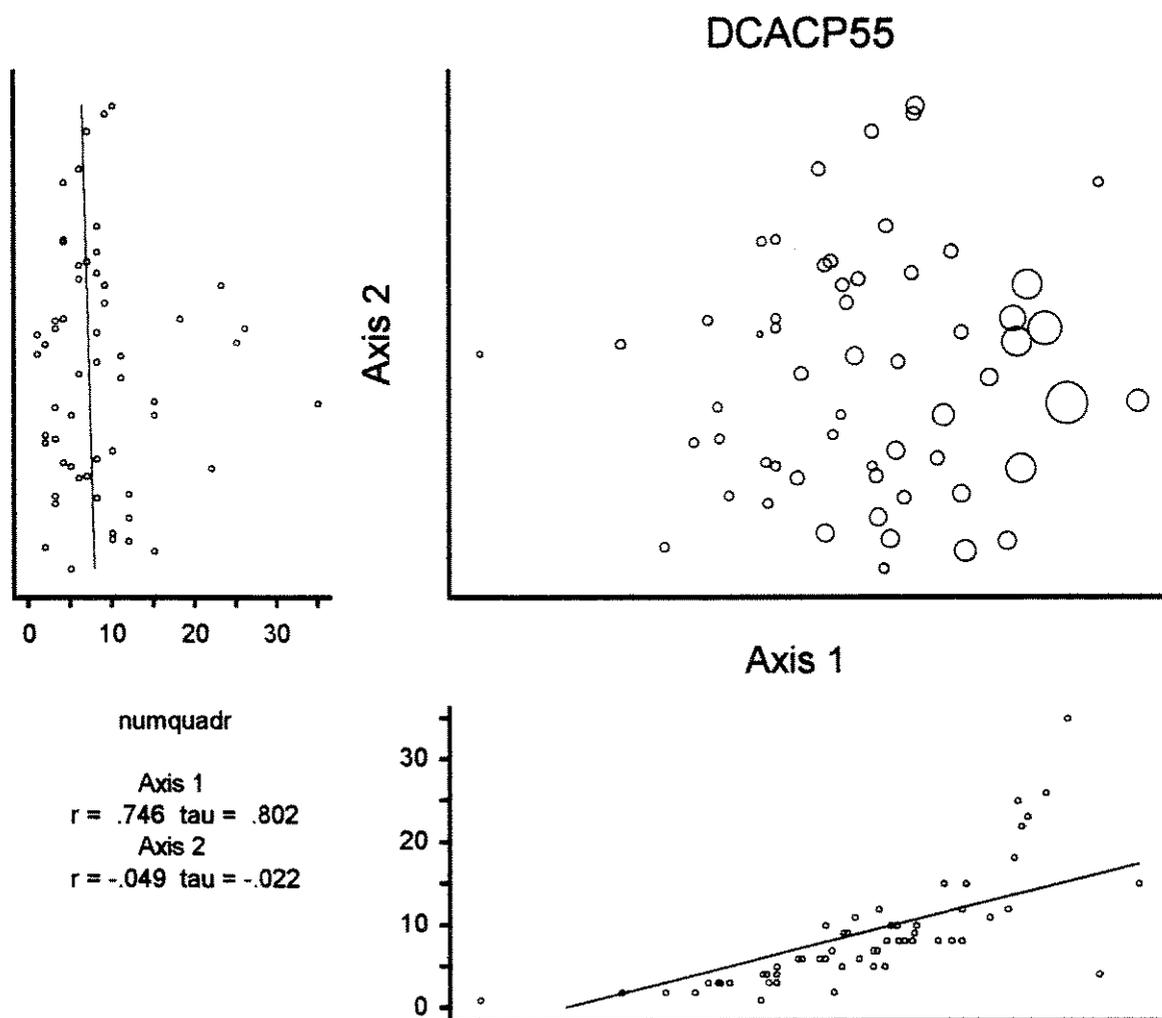


FIG. 46: Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCACP55. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos.

O segundo eixo, mostra características diferentes do equivalente em CA. As espécies com escores mais altos distinguem-se por uma combinação de duas características: ausência na Amazônia e região das Guianas e forte ocorrência no litoral. As espécies com escores mais baixos estão sempre ausentes no litoral e ocorrem ou não nas Guianas. Nos escores intermediários aparecem aquelas espécies endêmicas de campos rupestres, ou aquelas com forte presença nas Guianas, mesmo que apareçam no litoral. Neste último caso estão as espécies com ampla distribuição, como *Encyclia vespa* (enves). Já o segundo eixo de CACP55 não refletiu qualquer tendência fitogeográfica clara mas, de um modo geral, as espécies com escores mais altos tenderam a não aparecer muito para o sul (nunca abaixo de 25 ° S), enquanto aquelas com escores mais baixos apareceram sistematicamente abaixo desse limite. Essa tendência, no entanto, não se mostrou constante ao longo de todo o eixo, pois as espécies mais centrais misturaram os dois casos.

O terceiro eixo é muito semelhante ao de CACP55, não apresentando qualquer tendência clara em termos de distribuição geográfica das espécies.

3.3.2.2. DCA aplicada às matrizes de epífitas

A tabela 39 traz as características dos três primeiros eixos da análise DCAEP22, ou seja, a aplicação de DCA à matriz de espécies epífitas de 2 X 2 °.

Tabela 39: Autovalores e extensão dos eixos de DCAEP22.

	AUTOVALOR	EXTENSÃO (sd)
eixo 1	0,4045	3,847
eixo 2	0,2473	2,483
eixo 3	0,1328	3,038

Os gráficos das FIGS. 47 e 48 representam “plots” dos escores das espécies nos três primeiros eixos de DCA. Apenas o primeiro eixo foi interpretável, nele as espécies com escores mais altos são aquelas encontradas em campos rupestres e ausentes no litoral. As espécies com escores mais baixos são aquelas com distribuição ampla ou predominante no litoral. O eixo apresenta uma forte correlação negativa com a frequência de ocorrências das espécies ($r = -0,570$, FIG. 49). Os eixos 2 e 3 não apresentam qualquer sentido fitogeográfico.

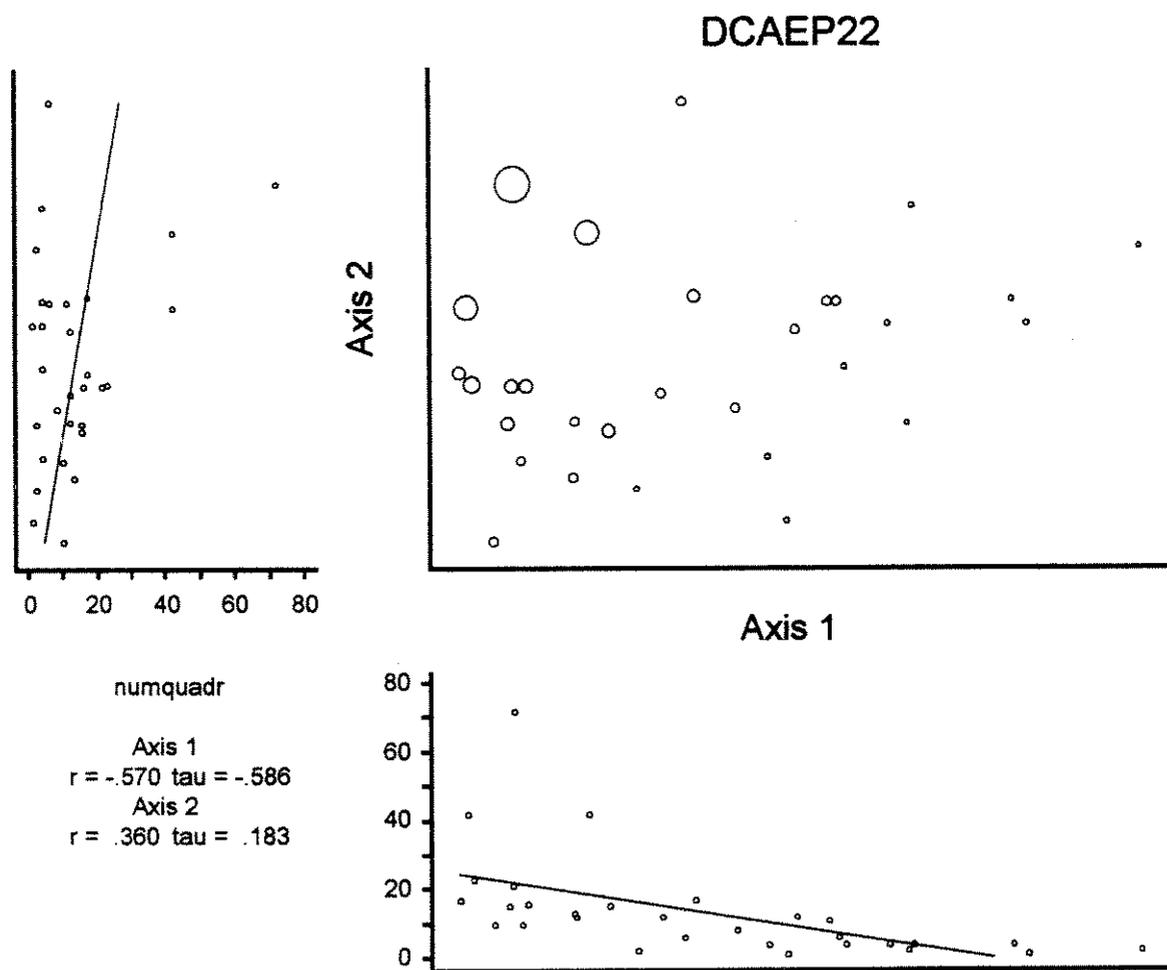


FIG. 49: Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCAEP22. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadriculas ocupadas e os escores nos dois eixos.

Os três primeiros eixos resultantes da aplicação de DCA à matriz de espécies epífitas de 5 X 5 ° (análise DCAEP55), podem ser vistos nas FIGS. 50 e 51. As características dos três eixos estão na tabela 40.

Tabela 40: Autovalores e extenso dos eixos de DCAEP55.

	AUTOVALOR	EXTENSÃO (sd)
eixo 1	0,3313	2,606
eixo 2	0,2334	2,122
eixo 3	0,1202	2,981

O primeiro eixo de DCAEP55 apresenta forte correlação com a frequência de ocorrências das espécies ($r = 0,692$) como pode ser visto na FIG. 52. As espécies com escores mais baixos são as que apresentam uma distribuição restrita aos campos rupestres de Minas Gerais e proximidades. As espécies endêmicas estão no extremo esquerdo do gráfico da FIG. 50, justamente por serem endêmicas de campos rupestres de Minas Gerais. As espécies com escores mais altos apresentam distribuição em torno dos campos rupestres, incluindo aquelas com ampla distribuição ou com ocorrências no NE, S e litoral SE. Em resumo, o eixo opõe as espécies de campos rupestres a todas as demais.

O segundo eixo representa um gradiente que corre do litoral sudeste em direção ao interior e à região das Guianas. As espécies endêmicas ocupam a região central do eixo, já que são endêmicas de campos rupestres.

O terceiro eixo é dominado por *Pleurothallis ochreata*, com um escore = 298, em oposição a todas as demais espécies. O segundo maior escore é o de *Cattleya elongata*, com menos de metade do valor, ou seja, 142. Entre as epífitas analisadas, *C. elongata* possui distribuição única, caracterizada pela ausência nos campos rupestres de Minas Gerais. Nesse aspecto está relacionada com *Galeandra paraguayensis* e *Habenaria glaziowiana* entre as terrestres.

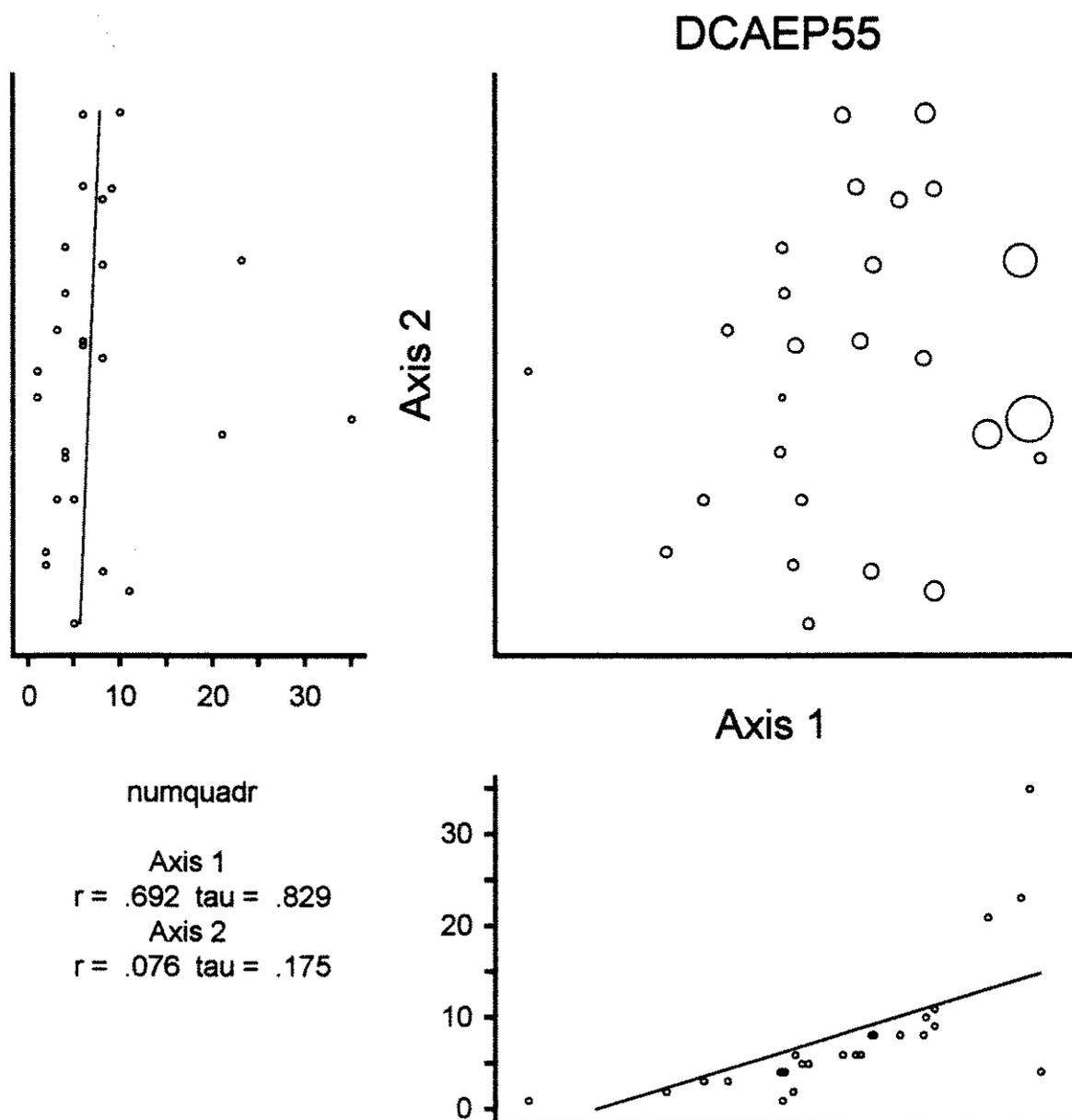


FIG. 52: Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCAEP55. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadriculas ocupadas e os escores nos dois eixos.

3.3.2.3. DCA aplicada às matrizes de terrestres

O resultado da aplicação de DCA aos dados da matriz de espécies terrestres de 2 X 2 ° (análise DCATE22), está representado nos gráficos das FIGS. 53 e 54, para os três primeiros eixos. A tabela 41 traz as características desses eixos.

Tabela 41: Autovalores e extensão dos eixos de DCATE22.

	AUTOVALOR	EXTENSÃO (sd)
eixo 1	0,4066	4,157
eixo 2	0,2890	2,550
eixo 3	0,2154	3,357

O primeiro eixo opõe *Epidendrum huebneri* e *Habenaria glaziowiana*, às demais espécies. Seus escores são, respectivamente, 415 e 362, ao passo que o próximo escore mais alto é o de *Habenaria caldensis*, com um valor de 215. O que as duas espécies têm em comum é o fato de não ocorrerem nos campos rupestres de Minas Gerais. O eixo apresenta, ainda uma correlação positiva com a frequência de ocorrências das espécies ($r = 0,512$, FIG. 55).

No segundo eixo, as espécies com escores mais altos possuem em comum o fato de não ocorrerem na região das Guianas, enquanto as espécies com escores mais baixos aparecem sistematicamente nas Guianas. Essa tendência é clara apenas nas espécies dos dois extremos; nas espécies com um posicionamento mais central no eixo, há uma grande mistura, com espécies tipicamente ausentes nas Guianas (p. ex. *Cleisthes paranaensis* e *Cleisthes bella*) posicionando-se mais próximas de *Habenaria caldensis* e espécies com forte ocorrência nas Guianas (p. ex. *Prescotia stachyodes*) posicionando-se próximas a *Prescottia montana*.

O terceiro eixo também mostra correlação positiva com a frequência de ocorrências das espécies ($r = 0,565$, FIG. 55). Nele, as espécies com escores mais baixos são endêmicas ou apresentam distribuição restrita, principalmente aos campos rupestres de MG, ao passo que as espécies com escores mais altos apresentam distribuição mais ampla.

No caso da matriz de terrestres de 5 X 5 °, o resultado da aplicação de DCA (análise DCATE55) pode ser visto nos gráficos das FIGS. 56 e 57, para os três primeiros eixos, cujas características aparecem na tabela 42.

Tabela 42: Autovalores e extenso dos eixos de DCATE55.

	AUTOVALOR	EXTENSÃO (sd)
eixo 1	0,3347	3,021
eixo 2	0,2124	2,082
eixo 3	0,1374	2,647

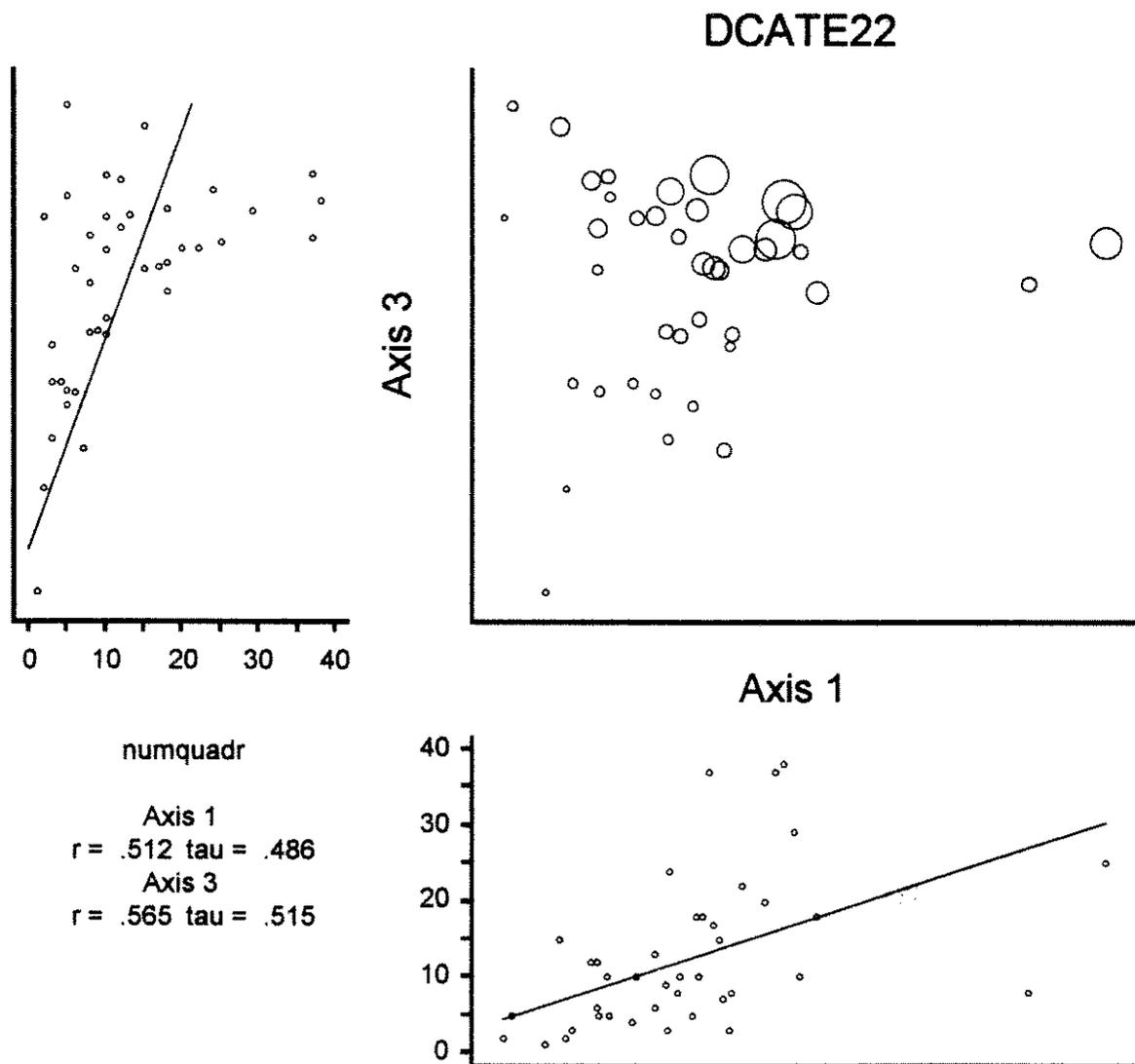


FIG. 55: Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 3) da análise DCATE22. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos.

O primeiro eixo desta análise é dominado completamente pela frequência de ocorrências das espécies ($r = 0,846$), como pode ser visto na FIG. 58. As espécies com escores mais altos possuem distribuição ampla, ao passo que aquelas com escores mais baixos, possuem distribuição mais restrita, até endêmica. O segundo eixo não faz nenhum sentido do ponto de vista biogeográfico. O terceiro eixo é dominado por *Habenaria glaziowiana*, com um escore de 264 (a segunda espécie com escore mais alto é *Epidendrum campestre*, com o valor de 146). *H. glaziowiana* possui uma distribuição peculiar, devido à sua ausência nos campos rupestres de Minas Gerais e Goiás.

3.3.2.4. DCA em vista dos agrupamentos

As FIGS. 59 a 69 representam “plots” dos grupos definidos nas análises de agrupamento, sobre os gráficos de ordenação. Deve-se ressaltar, inicialmente, que o último grupo em cada uma dessas figuras é formado, sempre, por aquelas espécies que não puderam ser enquadradas em grupos definidos e que, portanto, não serão levadas em consideração nas interpretações que se seguem.

Plotando os agrupamentos indicados nos dendrogramas de consenso entre as análises CP55JCMG, CP55JCWD, CP22JCMG e CP22JCWD, sobre os gráficos das ordenações por DCA (DCACP22, DCACP55, DCAEP22, DCAEP55, DCATE22 e DCATE55), obtemos o quadro que será detalhado a seguir.

Para a análise DCACP22, os gráficos com a sobreposição dos grupos podem ser vistos nas FIGS. 59 e 60. Tomando como base o eixo 1, percebe-se o grupo formado pelas espécies com distribuição restrita (grupo A2 da tabela 21; grupo 2 das figuras) aparece no extremo esquerdo, ao passo que o grupo formado pelas espécies com ampla distribuição (grupo A1 da tabela 21; grupo 1 das figuras) aparece no extremo direito como pode ser visto na FIG. 59. Isso está de acordo com a interpretação dada a esse primeiro eixo. Os demais grupos aparecem em posições mais ou menos intermediárias ao longo do eixo, o que faz sentido, tendo em vista que os campos rupestres estão funcionando como uma espécie de “área central” unindo os diversos padrões de distribuição.

O segundo eixo parece indicar a formação de dois grupos amplos, um constituído pelas espécies ausentes nos campos rupestres de Minas Gerais, com os escores mais altos, e outro grande grupo formado por todas as demais espécies. Nos dendrogramas de consenso não foi detectado um grupo definido para as espécies ausentes nos campos rupestres de Minas Gerais, mas é interessante notar que a análise CP22JCMG separou esse grupo de maneira clara (grupo 1 da tabela 17). No extremo oposto do eixo as espécies que aparecem nos campos rupestres e se estendem em direção ao sul do Brasil (grupo A4 na tabela 21; grupo 4 nas figuras), formam um grupo coeso e razoavelmente isolado dos demais (ver FIG. 59). Esta situação está de acordo com a interpretação dada ao eixo.

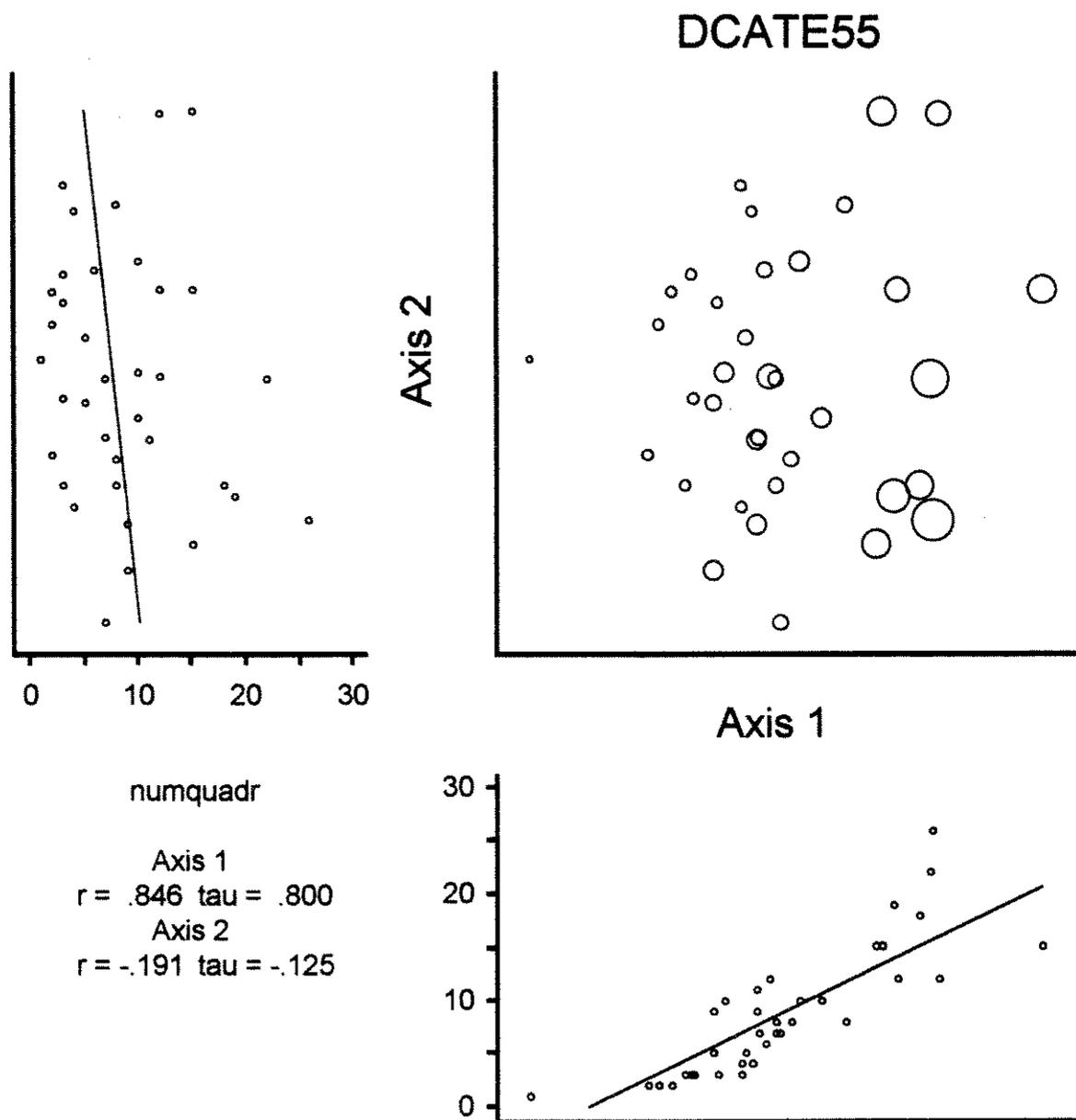


FIG. 58: Frequência de ocorrência das espécies, plotadas no diagrama de ordenação por DCA (eixos 1 e 2) da análise DCATE55. Embaixo, à esquerda, valores da correlação (r) entre o número de quadrículas ocupadas e os escores nos dois eixos.

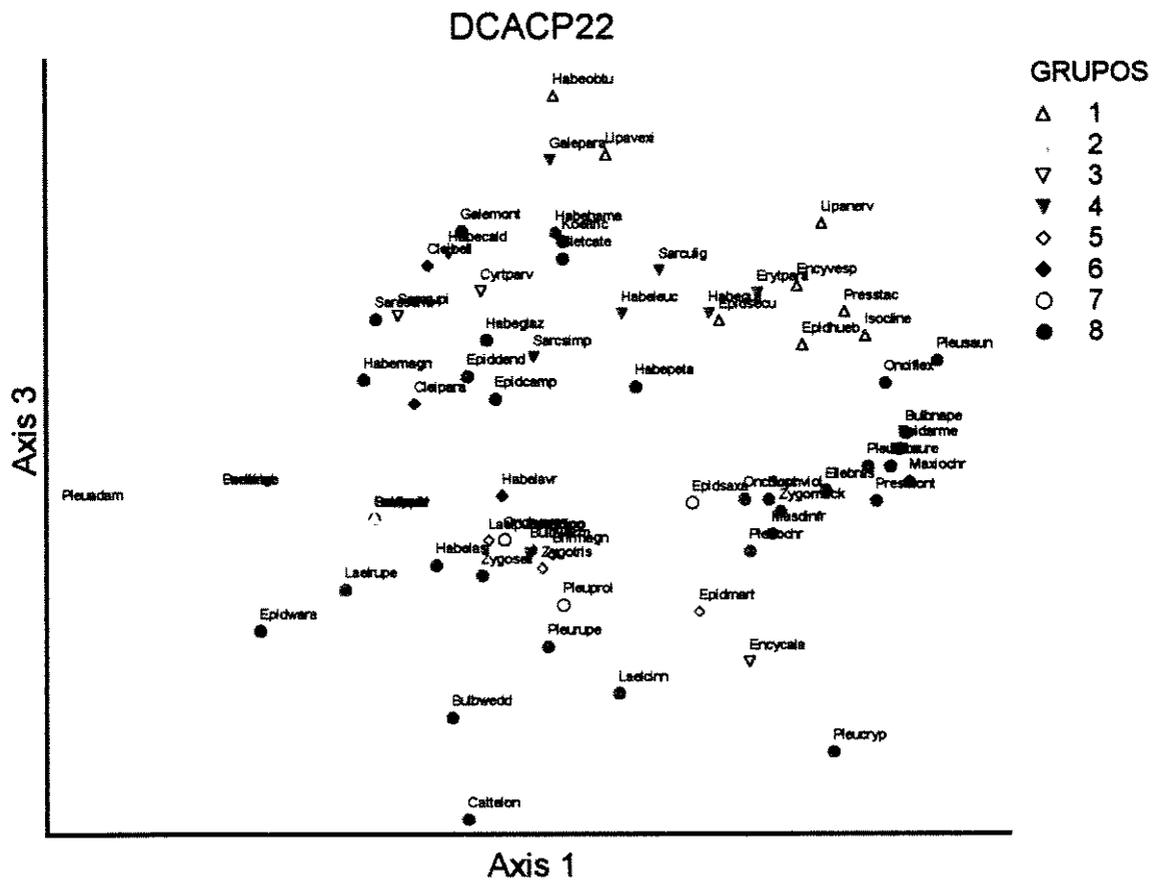


FIG. 60: Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes completas de $2 \times 2^\circ$, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCACP22.

No terceiro eixo, a única característica que chama a atenção é uma certa influência da frequência de ocorrências das espécies, que causa a oposição entre os grupos *A1* (espécies com ampla distribuição) e *A2* (espécies com distribuição restrita) na diagonal da FIG. 60. Se traçarmos uma linha imaginária a 45°, partindo da origem do gráfico na FIG. 60, os grupos citados aparecerão em posições diametralmente opostas.

Para a análise DCACP55, os gráficos com a sobreposição dos grupos aparecem nas FIGS. 61 e 62. Ao longo do primeiro eixo, o grupo formado por espécies endêmicas (grupo *A2* na tabela 21; grupo 2 nos gráficos) ocupa o extremo esquerdo, enquanto o grupo das espécies com ampla distribuição (grupo *A1* na tabela 21; grupo 1 nos gráficos) ocupa o extremo oposto da FIG. 61. Esse contraste entre os grupos de espécies com distribuições restrita e ampla, com os demais grupos posicionados nas regiões intermediárias, está de acordo com a interpretação dada ao eixo e com os resultados de DCACP22.

O segundo eixo de DCACP55 é caracterizado por uma combinação de padrões de distribuição que não possuem equivalência nas análises de agrupamento. Desse modo, nenhum grupo fica bem isolado ao longo deste segundo eixo, nem mesmo o grupo *A4* da tabela 21 (grupo 4 dos gráficos). É interessante ressaltar que esse grupo foi separado de maneira satisfatória em CACP55.

No terceiro eixo os grupos estão posicionados em áreas definidas do gráfico, mas não bem separados ao longo do eixo (FIG. 62). Dois grupos aparecem bem isolados ao longo dos três eixos: aquele constituído pelas espécies de distribuição mais restrita (grupo *A2* da tabela 21; grupo 2 dos gráficos) e aquele formado por espécies com predominância nos campos rupestres de MG e com poucas ocorrências nas regiões montanhosas ao redor desses campos rupestres (grupo *A5* da tabela 21; grupo 5 das figuras). Nesses dois grupos, as espécies constituintes aparecem sobrepostas nos três eixos (ver FIGS. 61 e 62), o que significa que, para as espécies de cada grupo, os escores são idênticos em cada eixo.

Nas FIGS. 63 e 64 estão plotados os grupos provenientes dos dendrogramas de consenso entre as análises EP22JCMG, EP22JCWD, EP55JCMG e EP55JCWD, nos três primeiros eixos da análise DCAEP22. Ao longo do eixo 1, nota-se uma tendência do grupo constituído por espécies com distribuição ampla (grupo *B2* da tabela 28; grupo 2 das figuras) ocupar o extremo oposto daquele formado por espécies com distribuição restrita (grupo *B5* da tabela 28; grupo 5 das figuras). Essa tendência está de acordo com a interpretação dada ao primeiro eixo, no entanto, os grupos, de uma maneira geral, não aparecem muito bem separados ao longo do eixo. Nos eixos 2 e 3 também não é possível perceber uma separação clara entre os grupos.

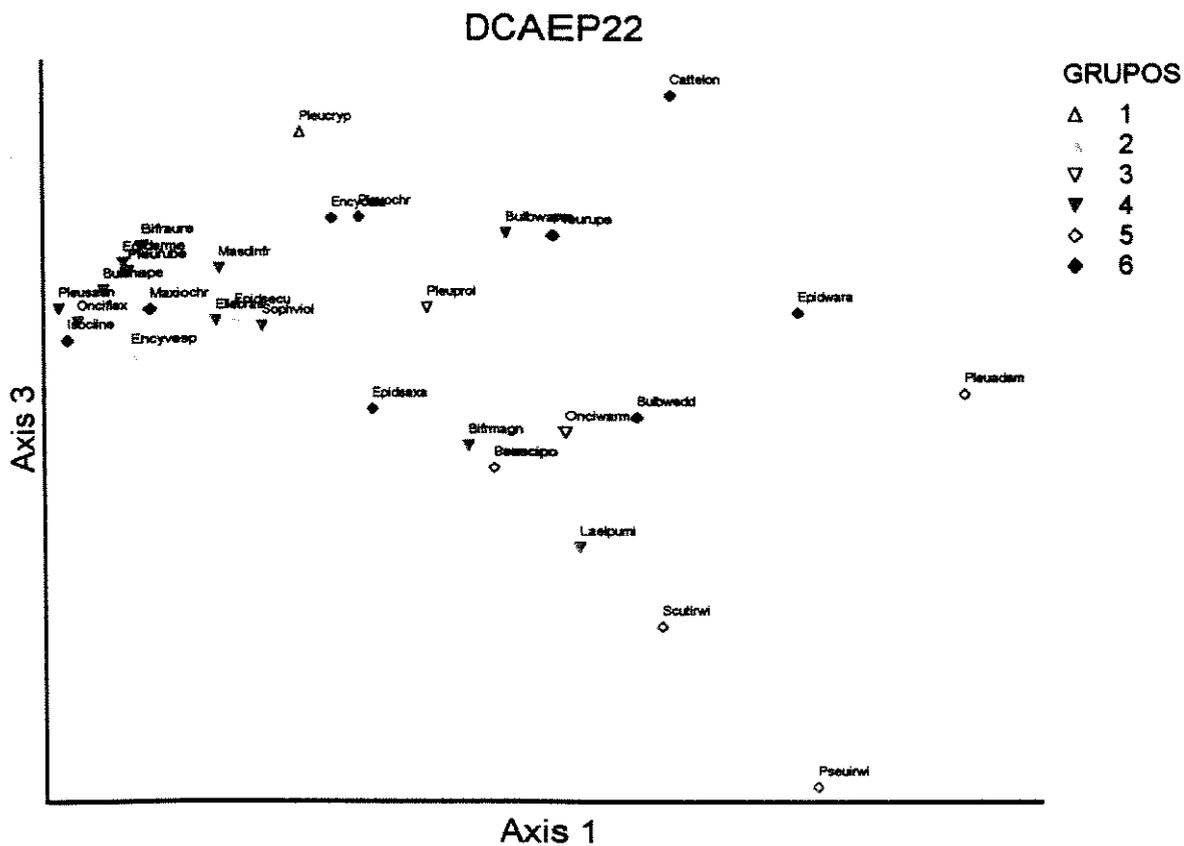


FIG. 64: Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 2×2 , no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCAEP22.

Ao plotar os mesmos grupos citados no parágrafo anterior, sobre os três primeiros eixos da análise DCAEP55, o resultado é o que se vê nas FIGS. 65 e 66. As espécies com distribuição restrita (grupo *B5* na tabela 28; grupo 5 nos gráficos) formam um conjunto bem distinto, ocupando a região com escores mais baixos no primeiro eixo. O grupo formado por essas espécies é tão coeso que todas elas aparecem sobrepostas nas figuras, pois possuem escores idênticos em cada eixo. Do lado oposto do primeiro eixo, está localizado o grupo com espécies de ampla distribuição (grupo *B2* da tabela 28; grupo 2 das figuras). Essa situação é coerente com a interpretação dada ao eixo e com a correlação entre o eixo e a frequência de ocorrências. Ao longo do eixo 2, o grupo de espécies com distribuição centralizada nos campos rupestres e litoral (grupo *B4* da tabela 28; grupo 4 das figuras) aparece como um grupo isolado e coerente (FIG. 65) e em oposição ao grupo de espécies que vão em direção à região das Guianas (grupo *B3* na tabela 28; grupo 3 nas figuras). Isso está em concordância com o gradiente representado pelo eixo. Ao longo do terceiro eixo não há uma separação clara dos grupos. Ele é dominado por *Pleurothallis ochreatea*, devido à sua distribuição peculiar caracterizada por uma completa ausência nos campos rupestres de Minas Gerais (FIG. 66). É interessante notar que essa extrema peculiaridade distribucional não aparece nos dendrogramas de consenso, mas foi detectada pela análise EP55JCMG, onde a espécie formou, sozinha, um grupo isolado (grupo 1 da tabela 22; FIG. 24).

Estranhamente, o resultado utilizando os grupos delimitados por TWINSPAN, não é melhor do que o obtido com os agrupamentos estabelecidos por UPGMA e método de Ward. Na FIG. 67 estão plotados os grupos de TWEP55 nos dois primeiros eixos de DCAEP55. Nela, estão bem delimitados os grupos 7, 9 e 10, e razoavelmente bem delimitado o grupo 2. Todos esses grupos, no entanto, são difíceis de explicar em termos de distribuição geográfica, já que as dicotomias de TWEP55 abaixo das de 3ª ordem, são pouco confiáveis (ver FIG. 39).

Na FIG. 68 estão plotados os grupos provenientes dos dendrogramas de consenso entre as análises TE22JCMG, TE22JCWD, TE55JCMG e TE55JCWD, nos dois primeiros eixos da análise DCATE22. As duas espécies que dominam o primeiro eixo, em função de sua ausência nos campos rupestres de Minas Gerais (*Habenaria glaziowiana* e *Epidendrum huebneri*), formam um grupo distinto no dendrograma de consenso entre as análises de agrupamento baseadas em espécies terrestres (grupo *C1* na tabela 35; grupo 1 nos gráficos correspondentes). As espécies com ampla distribuição e forte ocorrência no litoral (grupo *C5* na tabela 35; grupo 5 nos gráficos) também aparece bem delimitado na FIG. 68. Outro grupo bem delimitado, posicionado na região dos escores mais altos do eixo 2, é formado por *Prescottia montana*, *Zygopetalum mackayi*, *Epidendrum martianum*, *Laelia cinnabarina*, *Oncidium fuscans* e *Zygopetalum triste* (FIG. 68). Estas espécies possuem em comum o fato de não ocorrerem na região das Guianas e, embora não formem um grupo distinto nos dendrogramas de consenso, compõem exatamente o grupo 3 da análise TE22JCMG (ver tabela 31). No extremo oposto do eixo 2 (escores mais baixos) encontra-se o grupo formado pelas espécies que aparecem de maneira sistemática na região das Guianas (grupo *C3* na tabela 35; grupo 3 nas

análises). Portanto, ao menos os grupos extremos do eixo 2, se distribuem de maneira coerente com um gradiente que corre das Guianas para o litoral. O terceiro eixo não acrescenta nenhuma informação adicional.

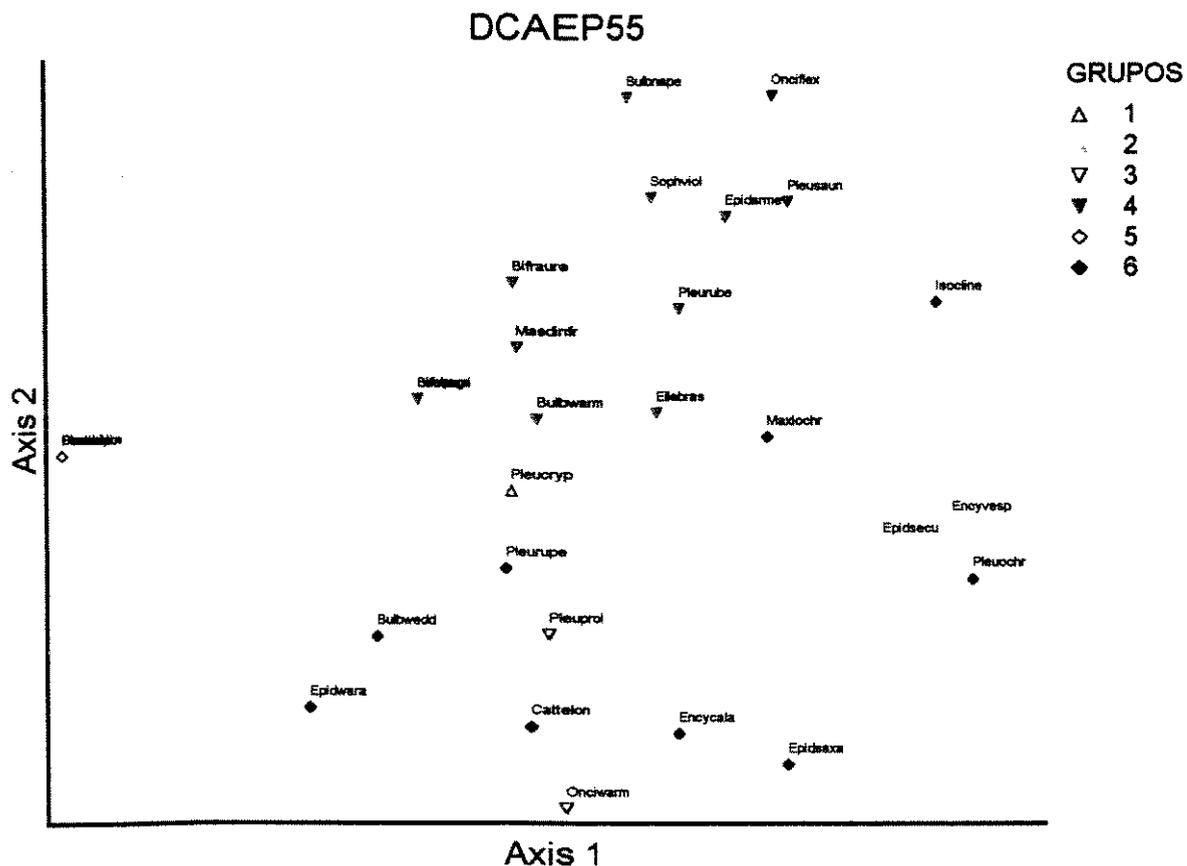


FIG. 65: Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 5 X 5 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCAEP55.

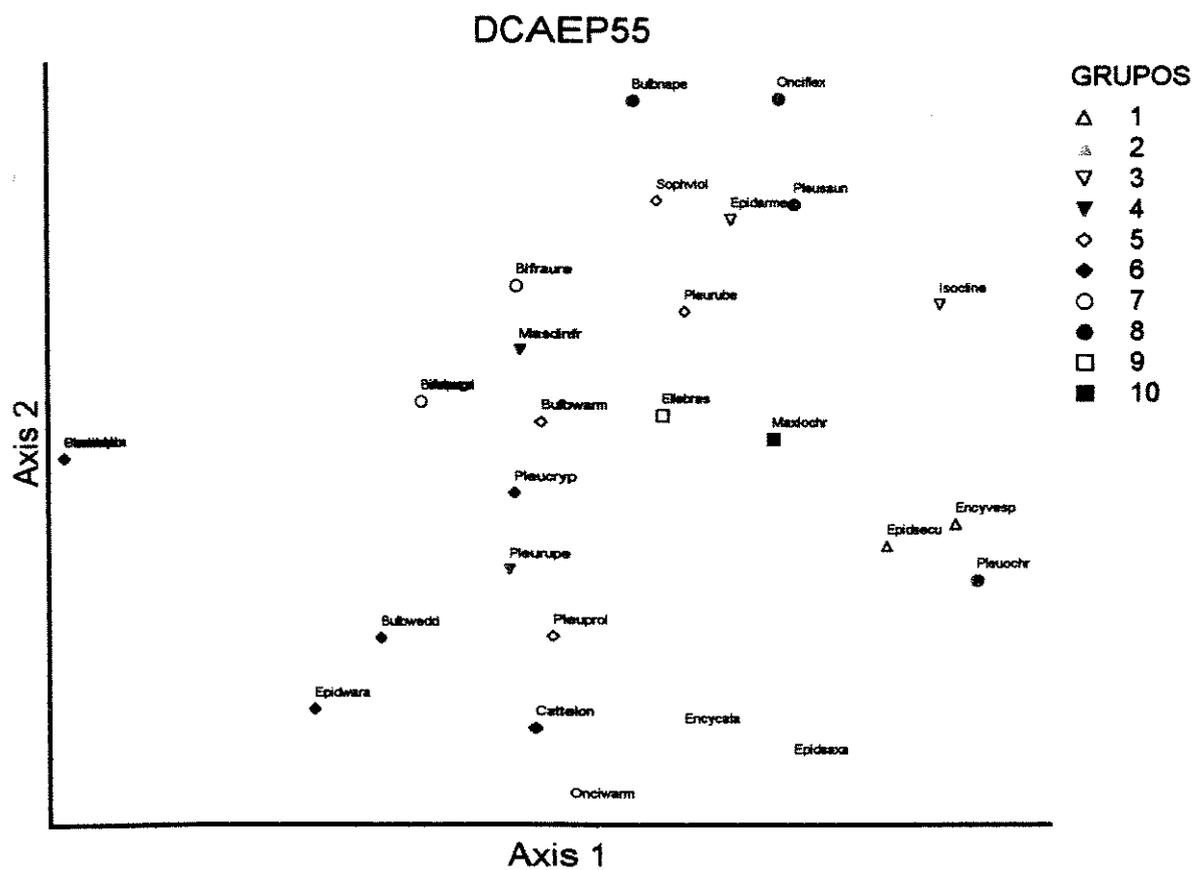


FIG. 67: Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de epífitas de 5 X 5 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 3 de DCACP55.

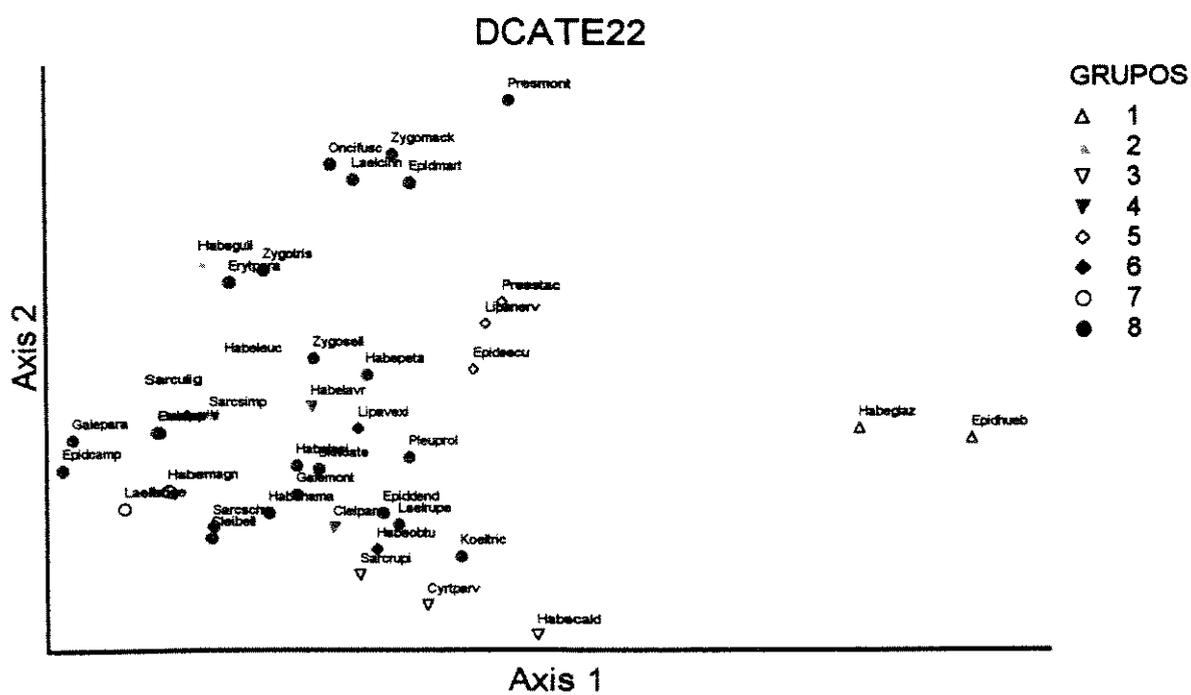


FIG. 68: Distribuição dos grupos delimitados para as matrizes de terrestres de 2 X 2 °, no espaço de ordenação dos eixos 1 e 2 de DCATE22.

Ao plotar os mesmos grupos citados no parágrafo anterior, sobre os gráficos correspondentes à análise DCATE55, o resultado é o que se vê na FIG. 69. Sendo o primeiro eixo fortemente correlacionado com a frequência de ocorrências das espécies, os grupos caracterizados pela distribuição mais restrita das espécies componentes (grupos *C2* e *C7* na tabela 35; grupos 2 e 7 nas figuras), aparecem em um dos extremos do eixo, enquanto no outro extremo estão os grupos com espécies de distribuição mais ampla (grupos *C1*, *C3* e *C5* na tabela 35; grupos 1, 3 e 5 das figuras). Os grupos 5 e 6 da FIG. 69 formam um conjunto razoavelmente isolado, que poderia ser caracterizado pela ampla distribuição de suas espécies por toda a América do Sul. Na análise TE55JCMG esse grupo aparece como uma entidade claramente isolada (grupo 7 na tabela 29). O grupo de espécies com forte ocorrência na região das Guianas (grupo *C3* na tabela 35; grupo 3 nas figuras correspondentes) também aparece isolado de maneira clara na FIG. 69. O eixo 3 não traz informações relevantes.

4. DISCUSSÃO

4.1. Considerações gerais

Os resultados aqui obtidos não podem ser comparados, de maneira direta, com os de nenhum outro trabalho, já que não existem outros trabalhos que utilizem métodos de análise multivariada no estudo da distribuição geográfica de orquídeas sul-americanas. Comparações podem ser feitas, mas dentro do âmbito dos seguintes enfoques: (*a*) entre os próprios resultados aqui obtidos, decorrentes da aplicação de diferentes métodos; (*b*) com outros trabalhos que utilizam os mesmos métodos, mas para analisar conjuntos de dados de origens diferentes; (*c*) com trabalhos que procuram definir padrões de distribuição de vegetais na América do Sul, através de análises subjetivas tradicionais.

Considerando o objetivo do presente trabalho, ou seja, detectar possíveis elementos florísticos entre as orquídeas selecionadas, não se pode dizer que as análises utilizadas produziram resultados indiscutíveis ou totalmente claros. Houve diferenças consideráveis entre os métodos, o que denota que os grupos presentes não são muito bem definidos. A situação inversa, ou seja, a concordância entre os resultados, ao se analisar os dados utilizando vários métodos, seria uma indicação da realidade dos elementos bióticos ou regiões propostas já que, neste caso, seria

improvável que os grupos representassem artefatos dos métodos numéricos utilizados (Birks, 1987).

Interpretar os resultados decorrentes da utilização de mais de um método de análise traz um problema adicional que é o de decidir qual o melhor resultado. Duas estratégias podem ser utilizadas para isso, conforme lembram Kent & Ballard (1988): (a) o pesquisador pode decidir, subjetivamente, em função de sua experiência com a situação ecológica em estudo e (b) o pesquisador pode assumir que os diferentes métodos estão mostrando diferentes nuances dos dados e a interpretação pode ser feita com base no conjunto de todos os resultados. No presente trabalho utilizou-se, basicamente, a segunda estratégia, ou seja, a análise procurou levar em consideração o conjunto total dos resultados obtidos. Na análise de agrupamentos, ao invés de optar pelo “melhor” método ou o “melhor” tamanho de quadrícula, preferiu-se analisar os grupos com base nos dendrogramas de consenso. Esse procedimento restringe o número de espécies efetivamente enquadradas em grupos definidos, mas permite que se tenha maior confiança nos grupos formados. Na análise das ordenações preferiu-se comparar os resultados obtidos com a utilização dos dois métodos. Somente numa segunda fase, utilizou-se a experiência prévia, para explicar os grupos formados e sua relação com os resultados das ordenações.

4.2. Aspectos metodológicos

4.2.1. Tamanho das quadrículas

A influência do tamanho da área amostral nos resultados de agrupamentos já é bastante conhecida. Jardine (1972) já enfatizava esse fato e afirmava, junto com Phipps (1975), que se a escolha inicial for de uma área amostral muito grande, elementos florísticos válidos podem ser misturados; contrariamente se for muito pequena, pode não revelar elementos florísticos importantes e gerar muitos pequenos elementos espúrios. Exemplos práticos da influência do tamanho das quadrículas de amostragem sobre resultados de análise são encontrados em Phipps & Cullen (1976), para a distribuição de espécies do gênero *Papaver* e em Anderson & Marcus (1993), para densidade de mamíferos em regiões da Ásia.

No presente estudo, esse aspecto fica claro ao se comparar os resultados das análises que utilizaram quadrículas de 2 X 2 ° com as de 5 X 5 °. Os valores muito baixos dos índices de concordância, nos dendrogramas de consenso, mostraram que a mudança no tamanho das quadrículas teve uma influência muito maior nos resultados do que a mudança do método de agrupamento. O maior valor do índice de concordância, ao serem comparados os dendrogramas baseados nos diferentes tamanhos de quadrícula, foi 0,22, obtido na comparação entre as análises TE22JCWD e TE55JCWD (tabela 34, pág. 107).

A literatura registra a utilização de tamanhos muito variados de quadrículas, entre os trabalhos que procuram aplicar métodos numéricos em estudos biogeográficos. Alguns exemplos são dados na tabela 43.

Tabela 43: Diferentes tamanhos de quadrículas utilizados em alguns trabalhos que utilizam análise multivariada na definição de tipos vegetacionais

TAMANHO DA QUADRÍCULA	TRABALHO	LOCAL
50 X 50 km	Pedersen, 1990	Escandinávia
1 ° latitude X 1 ° longitude	Dzwonko & Kornás, 1978	Zâmbia
2 ° latitude X 2 ° longitude	Myklestad & Birks, 1993	Europa
5 ° latitude X 6 ° longitude	Birks, 1976	Europa
7 ° 30 ' latitude X 7 ° 30 ' longitude	Dzwonko & Kornás, 1994	Rwanda

Também áreas amostrais não regulares têm sido utilizadas, como áreas irregulares definidas por fronteiras políticas (Proctor, 1967) e quadrículas de tamanho variável (Nimis & Bolognini, 1993).

Não há um tamanho de quadrícula que seja, "a priori", melhor do que os outros. Na verdade, indo um pouco mais longe, pode-se afirmar que não há, nem mesmo, um tamanho ideal que permita detectar todos os elementos de um mesmo conjunto de dados. Diferentes elementos florísticos de uma mesma análise podem ser detectados ou não, quando submetidos a diferentes tamanhos de quadrícula.

Alguns dos resultados do presente trabalho ilustram esses aspectos. Como exemplos de casos extremos podem ser citados os seguintes:

- (a) os grupos *A5*, *A6* e *A7* da tabela 21, *B4* e *B5* da tabela 28 e *C7* da tabela 35, só foram detectados claramente pelas análises baseadas quadrículas de 5 X 5 °;
- (b) para as matrizes de espécies epífitas, os resultados da aplicação de TWINSPAN foram bastante diferentes para as quadrículas de 5 X 5 ° e 2 X 2 ° (FIGS. 38 e 39), sendo mais interpretável o resultado baseado em 5 X 5 ° (TWEP55);
- (c) o grupo de espécies ausentes nos campos rupestres de Minas Gerais é isolado, de maneira clara, apenas nas análises baseadas em quadrículas de 2 X 2 °, tanto nos agrupamentos (grupo 1 da tabela 17, pág. 79), quanto nas ordenações (espécies com escores mais altos no eixo 2 das FIG. 41, pág. 119), correspondentes, respectivamente, às análises CACP22 e DCACP22);
- (d) o significado do primeiro eixo das análises DCATE22 e DCATE55 é bastante diferente, embora a única diferença seja o tamanho das quadrículas (ver FIGS. 53 e 56, págs. 131 e 133); enquanto no primeiro caso o eixo é dominado por duas espécies ausentes nos campos rupestres de MG, no segundo, ele é dominado claramente pela frequência de ocorrências.

Pelos exemplos acima, fica claro, que o tamanho da quadrícula não só está influenciando os resultados, tanto da análise de agrupamentos quanto das ordenações (itens *b*, *d* e *e* acima), como também está permitindo ou não a detecção de determinados agrupamentos (itens *a* e *c* acima).

Não existe um critério objetivo para definir o melhor tamanho de bloco. Não foi possível aplicar o sistema 'Bestblock' (Phipps, 1975) ao caso aqui estudado. Uma recomendação que poderia ser feita em relação a isso é que, qualquer trabalho na área da Biogeografia Analítica que dependa de uma escolha prévia do tamanho de área amostral, seja precedido de testes com diferentes tamanhos, visando subsidiar a escolha.

4.2.2. Métodos de agrupamento

Da mesma maneira que nenhum tamanho de quadrícula é ideal em todas as circunstâncias, nenhum método de agrupamento é, intrinsecamente, melhor que os outros. Disso resulta que não há nenhum motivo para se optar "a priori" por um determinado método. Os métodos aqui utilizados - método de Ward e UPGMA - foram aqueles que, na literatura, são citados como apresentando melhores resultados (Mojena, 1977; Gauch Jr., 1982; Birks, 1987; Andersson, 1988; Pereira, 1993; Shepherd, 1996). Apesar disso, os resultados obtidos foram bastante diferentes de um método para outro, mesmo utilizando o mesmo índice. Com base nos resultados obtidos neste trabalho, deve-se concordar com Birks (1987) e Podani (1989) ao afirmarem que diferentes algoritmos de agrupamento podem produzir classificações diferentes, quando aplicados a um mesmo conjunto de dados.

Na comparação entre os diferentes métodos de agrupamento, os dendrogramas de consenso apresentaram índices de concordância muito baixos, mas maiores que os valores obtidos nas comparações entre os diferentes tamanhos de quadrícula. O maior e menor valores do índice de concordância, neste caso, foram, respectivamente: (a) 0,68, obtido na comparação entre as análises TE22JCMG e TE22JCWD (tabela 34, pág. 107) e (b) 0,41, obtido na comparação entre as análises CP22JCMG e CP22JCWD (tabela 20, pág. 83).

É comum encontrar, na literatura, trabalhos que escolhem um método de ordenação e tiram conclusões diretamente baseadas nele. Em grande parte desses trabalhos, não fica claro se os autores testaram ou não outros métodos antes de optarem por aquele determinado. É necessário um alerta quanto a esse procedimento. O resultado obtido com a utilização de um determinado método de agrupamento é apenas um dentre os vários resultados possíveis. A interpretabilidade dos resultados é algo razoavelmente importante na escolha do método, mas dada a natureza pouco clara dos agrupamentos obtidos, ao menos quando se trata de distribuição geográfica de vegetais, outros resultados igualmente interpretáveis são perfeitamente possíveis. Mucina (1997) afirma (citando um trabalho de Mirkin, 1986) que, dependendo das seleções feitas e do critério de classificação, podem ser criados vários sistemas classificatórios, igualmente legítimos e interpretáveis.

Desde meados da década de 80 até meados da década de 90, TWINSpan foi utilizado de maneira quase absoluta e acrítica, em todos os trabalhos que procuravam definir elementos florísticos ou diferenciar comunidades vegetais. A maioria das revisões publicadas na década de 80, recomendava TWINSpan como o

“estado da arte” em classificação numérica o que, aliado à disponibilidade desse programa em vários pacotes estatísticos, foi responsável por sua grande popularidade (Kent & Ballard, 1988). Geralmente os trabalhos utilizam TWINSpan em conjunto com DCA. É assim, por exemplo, nos artigos de van Leerdam *et al.* (1990), Tueller *et al.* (1991), Seischab & Bernard (1991), Fuls *et al.* (1992), Myklestad & Birks (1993), Jarvis & Helin (1993), Pirintsos *et al.* (1993), Islebe & Velázquez (1994), Francisco-Ortega *et al.* (1994), Guevara *et al.* (1994), Wolf (1994), Pirintsos *et al.* (1995), Oksanen & Virtanen (1995), Shaltout *et al.* (1995), Porembsky *et al.* (1995), Mellmann-Brown & Barbour (1995), Fensham (1996), Nicholson *et al.* (1996) e Kumar (1996).

No presente trabalho, o desempenho de TWINSpan não foi tão bom quando se esperaria. UPGMA resultou em agrupamentos muito mais interpretáveis do que TWINSpan. Esse resultado está em sintonia com os de Andersson (1988), ao estudar a fitogeografia das plantas vasculares em áreas do SW da Suécia, e de Belbin & McDonald (1993), ao compararem diferentes estratégias de classificação; está em contraposição, no entanto, aos resultados de Gauch Jr. & Whittaker (1981), que consideraram os resultados de TWINSpan, melhores. Já Tueller *et al.* (1991) e Oliveira-Filho & Ratter (1995), assumiram uma posição intermediária, considerando razoavelmente coincidentes os resultados de UPGMA e TWINSpan.

Um outro indicador da melhor performance de UPGMA, neste trabalho, é que os grupos formados por ele mostraram uma maior concordância com os resultados de DCA. Esse resultado é surpreendente, pois TWINSpan e DCA são métodos “aparentados”, na medida em que ambos se baseiam numa ordenação inicial por CA.

Os motivos para o fraco desempenho de TWINSpan não são fáceis de explicar, mas devem residir, ao menos parcialmente, num problema apontado por Belbin & McDonald (1993) e Dufrene & Legendre (1997), ou seja, no fato de TWINSpan assumir a existência de um forte gradiente dominante, o que não acontece nos dados aqui analisados. O primeiro eixo, em todas as ordenações, possui autovalores baixos (o maior é o de DCATE22 = 0,41), o que significa que os gradientes não são muito bem definidos. Observando-se a distribuição dos grupos ao longo do primeiro eixo nas FIGS. 59 (pág. 136), 61 (pág. 139), 63 (pág. 141), 65 (pág. 144), 68 (pág. 147) e 69 (pág. 149), pode-se ter uma idéia de como TWINSpan analisou os dados. Aqui é necessário ter em mente que TWINSpan faz a primeira separação mais ou menos no meio do primeiro eixo de CA (que é o mesmo primeiro eixo de DCA). Nota-se que os grupos quase sempre se distribuem de tal maneira que uma linha perpendicular centro do primeiro eixo tende a dividir os grupos em duas partes, uma de cada lado da linha. Apenas no caso de DCAEP55 (FIG. 65, pág. 144), os grupos 1, 2, 3 e 5 permanecerão, inteiramente, de um ou de outro lado.

Outro motivo pode ser a estrutura dos dados analisados. Em todas as análises de agrupamento, o número de espécies eliminadas dos grupos, nos dendrogramas de consenso, foi sempre muito grande. Essas espécies não são agrupadas justamente por apresentarem distribuição intermediária, ou seja, no total os dados devem ter uma estrutura relativamente contínua. Essa natureza contínua pode ser vista, também,

nos resultados das ordenações. Para muitos autores, a distribuição das espécies forma um contínuo, não existindo grupos naturais bem definidos (van Groenewoud, 1976; Austin, 1985; Goodall, 1986; Belbin & McDonald, 1993). A habilidade dos métodos de agrupamento, incluindo TWINSpan, para encontrarem agrupamentos mesmo onde eles não existem, é amplamente reconhecida (Rand, 1971; Birks & Deacon, 1973; Milligan, 1981; Gauch Jr. & Whittaker, 1981; Gauch Jr., 1982; Goodall, 1986; Ludwig & Reynolds, 1988; Fensham, 1996). O trabalho de Fensham (1996), por exemplo, é um caso em que os grupos definidos por TWINSpan representam, na verdade, compartimentos de uma variação florística contínua. A discussão quanto ao caráter contínuo ou descontínuo da vegetação vem de longa data, no entanto, como lembra Mucina (1997), aceitar que a vegetação apresente caráter contínuo não implica excluir a possibilidade de sua classificação. Birks (1976), por exemplo, estudando a distribuição de pteridófitas na Europa, considerou que os elementos florísticos e regiões florísticas propostas não deveriam ser imaginados como refletindo, necessariamente, descontinuidades reais, mas sim como representando unidades descritivas convenientes dentro de um contínuo vegetacional.

A estrutura mais ou menos contínua dos dados analisados explicaria a dificuldade encontrada pelos métodos de agrupamento, incluindo TWINSpan, para delimitarem os grupos, mas deixaria em aberto uma questão: sendo TWINSpan um método baseado numa ordenação inicial por CA e, portanto, um método desenhado para manusear dados contínuos, por que seu desempenho seria menos satisfatório que os métodos de agrupamento tradicionais? Os bons resultados de TWINSpan, obtidos por Gauch Jr. & Whittaker (1981), foram baseados em dados de Ecologia de Comunidades, que, em geral, apresentam variação contínua (Gauch Jr., 1982). O melhor ou pior desempenho está, então, mais relacionado com a pergunta que se quer responder do que com qualquer característica específica do método. TWINSpan foi desenvolvido, originalmente, com o intuito de organizar dados em tabelas do tipo utilizado por Braun-Blanquet (Gauch Jr., 1982) e o próprio conceito de pseudo-espécie, presente no programa (Hill, 1979b), já embute a idéia de grupos com certo grau de sobreposição. No presente trabalho, o objetivo era encontrar grupos discretos de distribuição, ao passo que Gauch & Whittaker (1981) procuravam grupos equitativos, não necessariamente discretos.

Não se deve desprezar, ainda, a possível insuficiência dos dados coletados sobre os resultados dos agrupamentos. Os dados de distribuição das orquídeas selecionadas, foram os mais completos possíveis, mas dados fitogeográficos, no Brasil, estão muito longe de serem completos. Isso não deve ser tomado, porém, como algo absoluto. Birks & Deacon (1973) analisaram registros de flora fóssil, bastante incompletos, e, apesar dessa limitação, os métodos mostraram-se eficazes na detecção das tendências florísticas gerais.

Numa flora determinada, espera-se encontrar muitas espécies com distribuição restrita e poucas com distribuição ampla (McLaughlin, 1992). A estrutura dos dados aqui analisados pode ser estimada observando a frequência de distribuição das espécies nas quadrículas. As FIGS. 70 e 71 mostram a frequência de quadrículas com diferentes números de espécies, para os dois tamanhos de

quadrícula utilizados. Observa-se que a situação é um pouco diferente do esperado, com os maiores desvios ocorrendo nas matrizes de $2 \times 2^\circ$ (FIG. 70). Isso significa, indiretamente, que pode haver falhas de amostragem.

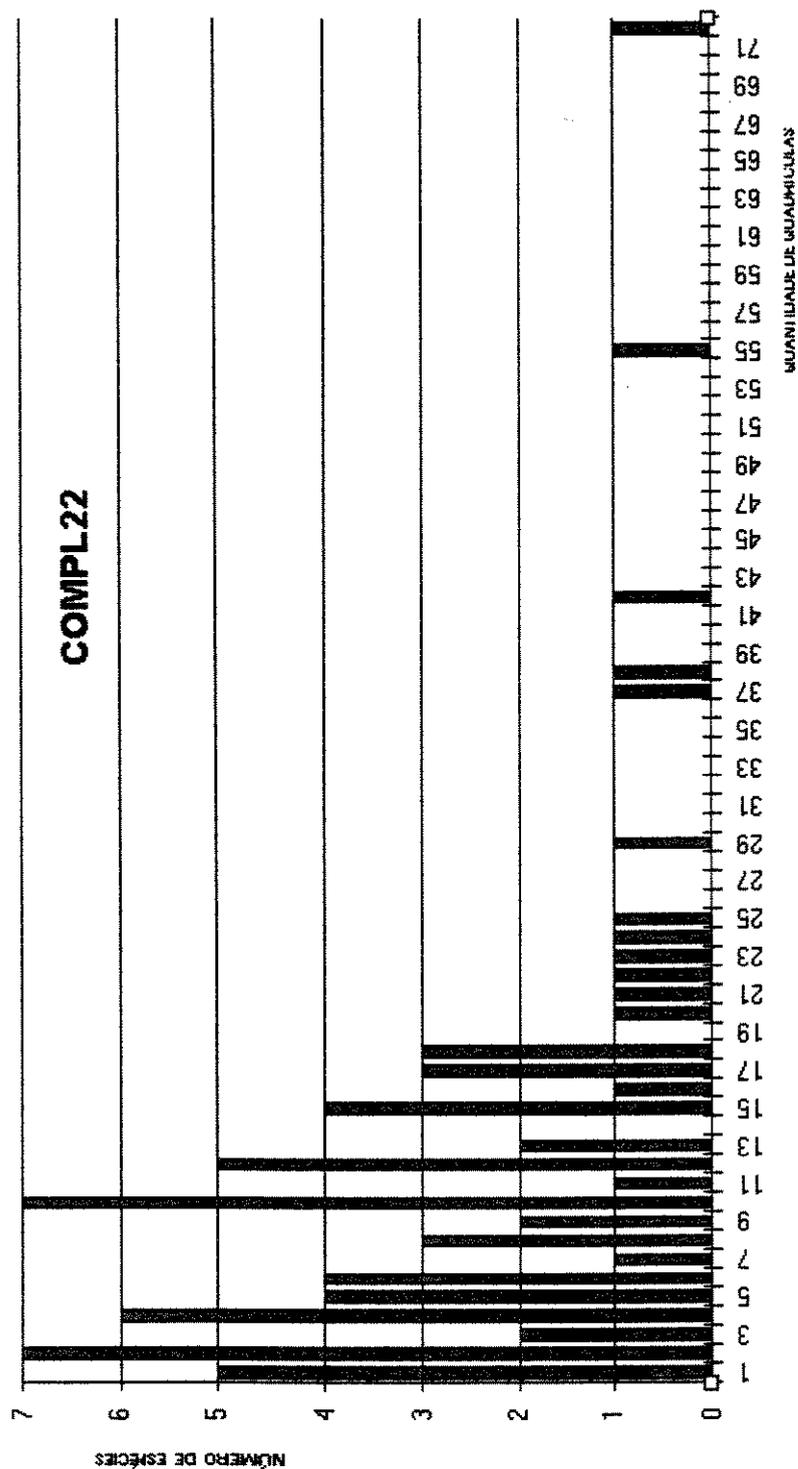
Sendo essa distribuição de frequências uma característica geral das floras, soam estranhas as afirmações de McCoy *et al.* (1986) e Phipps & Cullen (1976). McCoy *et al.* (1986) considerem que um grande número de espécies endêmicas ou ubíquas pode obscurecer os padrões de similaridade entre algumas localidades. Phipps & Cullen (1976), por sua vez, ressaltam que os métodos baseados em quadrículas podem ser inadequados para comparar distribuição de espécies, quando estão envolvidas espécies raras, uma vez que pontos relativamente próximos podem cair em quadrículas adjacentes, gerando correspondências errôneas. No caso das ordenações por CA e DCA, ainda acresce a isso o fato de que as distâncias chi-quadrado tendem a exagerar as diferenças entre amostras contendo espécies raras e flutuar de acordo com a variação da proporção entre espécies mais ou menos abundantes dentro de cada amostra (Minchin, 1987).

Outros três aspectos devem ter influenciado nos resultados. Primeiramente, o fato de se ter analisado apenas um grupo selecionado de espécies de orquídeas. Para Birks (1987), o ideal é que a análise inclua todos os táxons do grupo de interesse, ocorrentes na região, o que, atualmente, no caso das orquídeas de campos rupestres, é virtualmente impossível. O número de espécies estudadas (72), representa 45 % das 160 espécies estimadas para os campos rupestres. O segundo fator é a grande heterogeneidade da região onde ocorrem os campos rupestres, em termos de vegetação. Quadrículas localizadas em regiões fortemente heterogêneas tendem a incluir um número maior de táxons e, conseqüentemente, a semelhança entre quadrículas heterogêneas tende a ser maior que entre quadrículas homogêneas de um mesmo conjunto de dados (Pedersen, 1990). Finalmente, um terceiro aspecto, é a interpretação ampla dada a algumas espécies, conforme citadas no item Material e Métodos. Isso, certamente, deve ter influenciado os resultados, mas é muito difícil avaliar até que ponto e em que sentido.

4.2.3. Métodos de Ordenação

As análises aqui efetuadas, de uma maneira geral, apresentaram eixos com autovalores baixos; isso significa que:

- (a) os gradientes detectados não são muito bem definidos;
- (b) só uma pequena porcentagem da variação total está sendo explicada pela redução da dimensionalidade proporcionada pelos métodos de ordenação;
- (c) os três eixos não conseguiram detectar todas as informações biogeográficas envolvidas;
- (d) não há uma boa separação das espécies ao longo do eixo, já que, segundo ter Braak (1987), uma boa separação é denotada por valores ao redor de 0,5 ou maiores.



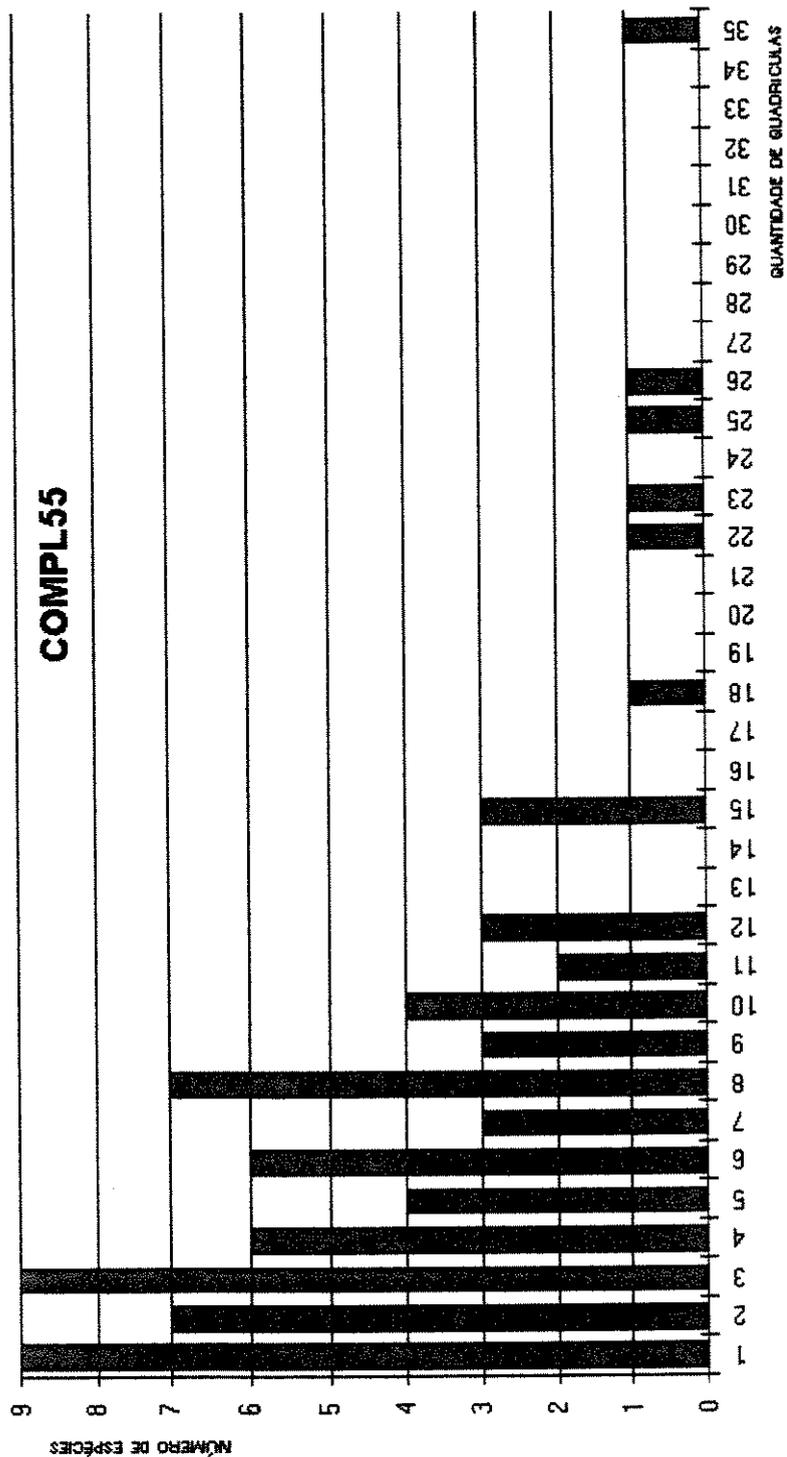


FIG. 71: Frequência de quadrículas com diferentes números de espécies, para as quadrículas de 5 X 5 °.

Os autovalores dos eixos 2 e 3 foram muito semelhantes, mostrando que a direção dos eixos no espaço multidimensional não está bem definida.

Outro aspecto que se repetiu, sistematicamente, foi uma grande influência da frequência de ocorrências das espécies, sobre o resultado das ordenações. Isso aconteceu em pelo menos um eixo (às vezes dois) de todas as ordenações. Estudando a distribuição de hepáticas na Inglaterra, Proctor (1967) também deparou com um primeiro eixo de PCA que refletiu abundância. Jackson *et al.* (1989) citam casos em que o primeiro eixo de ordenação, utilizando coeficientes de co-ocorrência são, na realidade, medidas de tamanho das amostras. Um fenômeno semelhante parece estar ocorrendo aqui. CA utiliza distâncias entre pares de pontos amostrais proporcionais aos valores de suas distâncias chi-quadrado (Minchin, 1987), que podem ser consideradas como medidas de co-ocorrência.

Como é uma tendência natural que as espécies com distribuição mais ampla apareçam em mais quadrículas, a frequência de ocorrências é uma característica que se manifesta paralelamente à amplitude de distribuição das espécies. E isso, realmente, pode ser comprovado quando se observam os resultados das ordenações: eixos que opuseram espécies com distribuição restrita a espécies com distribuição ampla, sempre apresentaram alta correlação com a frequência de ocorrências (ver FIGS. 44 e 46, págs 122 e 123).

Hill (1973) cita como uma das características do efeito arco o fato das espécies com os escores mais altos no eixo 2, aparecerem na região central do eixo 1. Embora isso tenha ocorrido na análise CACP22, não houve nenhuma relação desse fato com o efeito arco.

Na ausência do efeito arco, as diferenças entre CA e DCA, principalmente no primeiro eixo, foram muito pequenas. Nesse eixo, as pequenas diferenças são derivadas do processo de “rescaling”, pois, embora o processo de “detrending” seja aplicado só a partir do segundo eixo, o processo de “rescaling” é aplicado a todos os eixos (Gauch Jr., 1982).

De uma maneira geral, tanto em CA quanto em DCA, os dois primeiros eixos puderam ser interpretados, enquanto o terceiro eixo não mostrou muito sentido fitogeográfico. O terceiro eixo deve estar contrastando tipos especiais de distribuição, de maneira semelhante ao que foi constatado por Pedersen (1990).

De acordo com Kenkel & Orlóci (1986) e Oksanen (1988), a comparação dos resultados de uma DCA com os resultados de uma CA, aplicados aos mesmos dados, pode permitir uma avaliação mais objetiva das conseqüências do processo de “detrending” sobre o conjunto de dados analisado. Comparando, sob esse ponto de vista, as análises CACP22, CACP55, DCACP22 e DCACP55, percebe-se que:

- (a) os autovalores do primeiro eixo foram iguais entre CACP22 e DCACP22 e entre CACP55 e DCACP55; os autovalores dos dois outros eixos foram sempre maiores em CA (!);
- (b) as pequenas diferenças entre os eixos de CACP22 e DCACP22 não melhoraram muito a interpretabilidade dos resultados;
- (c) o único caso em que o resultado de DCA foi claramente mais interpretável que o equivalente em CA, foi no segundo eixo de DCACP55.

Para o conjunto de dados aqui analisado, portanto, não se pode considerar que DCA apresentou resultados superiores a CA. Isso contraria o que foi constatado por alguns outros autores, para outros conjuntos de dados (Hill & Gauch Jr., 1980; Gauch Jr. *et al.*, 1981; Gauch Jr., 1982; Andersson, 1988), mas concorda com os resultados de Kenkel & Orlóci (1986). Isso ocorreu, provavelmente, porque os gradientes representados pelos eixos são relativamente curtos e não podem ser interpretados como um único gradiente longo, que poderia causar o aparecimento do efeito arco. Só em duas das análises utilizando DCA, a extensão de um dos eixos ultrapassou 4 SD: no eixo 2 de DCACP22, com 4,084 SD e no eixo 1 de DCATE22, com 4,157 SD. Portanto, só nesses dois casos se pode considerar que houve uma substituição completa das espécies ao longo do eixo (ver Gauch Jr., 1982; Hill, 1979b).

A pequena extensão dos gradientes, aliada aos autovalores sempre inferiores a 0,5 (ver ter Braak, 1987) explicaria, também, o fato de os grupos definidos nos agrupamentos não estarem muito bem separados em DCA. Ressalte-se, no entanto, que, embora apenas poucos grupos tenham aparecido bem definidos nas ordenações, a distribuição dos grupos ao longo dos eixos, geralmente, esteve coerente com os gradientes mostrados nos eixos.

4.3. Tipos de distribuição (corotipos)

4.3.1. Fatores gerais correlacionados

Os elementos florísticos detectados vão desde aqueles com espécies amplamente distribuídas, ocorrendo em praticamente toda a América do Sul, até aqueles formados por espécies que ocorrem em uma só área. A existência de dois padrões de distribuição contrastantes nos campos rupestres, um com distribuição ampla e outro com distribuição restrita, é reconhecida por autores que trabalharam na região (Giulietti *et al.*, 1987; Giulietti & Pirani, 1988; Pirani *et al.*, 1994). Afora esses casos extremos, os resultados sublinharam a importância de algumas regiões na delimitação de elementos florísticos. A região das Guianas, por exemplo, apareceu em várias análises como uma área importante na definição dos elementos florísticos. Também é importante a distribuição de alguns elementos discrepantes, como *Pleurothallis ochreata*, *Epidendrum huebneri* e *Habenaria glaziowiana*, que se caracterizam por não ocorrerem nos campos rupestres de Minas Gerais.

Um aspecto interessante a ser ressaltado é que a análise, em separado, de epífitas e terrestres, não resultou no aparecimento de padrões diferenciados de distribuição. Ou seja, os mesmos padrões foram evidenciados pela análise das epífitas, das terrestres e das matrizes completas. Esse é um resultado, até certo ponto, inesperado, já que, ao nível das comunidades, vários trabalhos mostram marcada diferenciação entre os padrões de distribuição, os caminhos evolutivos e o modo de dispersão dos componentes das diferentes sinúsias florestais (Gentry, 1982a, 1986; Gentry & Dodson, 1987; Rheinhardt, 1992; Benzing, 1995).

Especificamente em relação à região dos campos rupestres, Giulietti *et al.* (1987), Giulietti & Pirani (1988), Pirani *et al.* (1994) e Meguro *et al.* (1996) consideraram que os padrões de distribuição exibidos pelos componentes florestais são diferentes daqueles apresentados pelos componentes campestres. Desse modo, seria de se esperar que as epífitas, quando comparadas com o estrato arbóreo e as ervas terrestres, apresentassem padrões diferentes de distribuição.

No caso das orquídeas, muitas espécies que aparecem como epífitas, em ambiente florestal, conseguem se adaptar ao ambiente dos campos rupestres, assumindo hábito rupícola. Dentre as espécies estudadas no presente trabalho, isso é comum pelo menos em *Bifrenaria aureo-fulva* e *Encyclia vespa*. Esse é um fato complicador para a análise, quando se pretende comparar elementos de ambiente florestal com elementos de ambiente campestre. Situação idêntica foi encontrada por Ibisch *et al.* (1995), trabalhando nos “inselbergs” graníticos bolivianos, onde *Cattleya violacea*, *Cattleya nobilior* e *Encyclia vespa* foram encontradas como rupícolas, quando, em outros habitats, aparecem como epífitas. Para de Granville (1982), como o dossel da floresta é, normalmente, um habitat exposto periodicamente à seca, espécies epífitas também estão adaptadas para colonizar as encostas e afloramentos rochosos.

Não obstante tenha sido possível distinguir alguns padrões de distribuição razoavelmente bem definidos, que concordaram, inclusive, com padrões citados por outros autores, é notável o número de espécies que não puderam ser incluídas em nenhum dos grupos de consenso, chegando a 71 % das espécies no caso das epífitas. A FIG. 72 mostra a distribuição de algumas espécies selecionadas dentre aquelas que foram, sistematicamente, eliminadas dos grupos de consenso. O que se percebe, ao observá-las, é que, realmente, as distribuições mostram pontos de ocorrência em comum combinados com pontos de ocorrência bastante discrepantes. Possivelmente essa combinação seja a causa do não agrupamento dessas espécies. Se, por um lado, suas distribuições não são totalmente isoladas para justificar que cada uma forme um grupo, por si, por outro lado, não são suficientemente semelhantes a nenhuma outra distribuição, o que justificaria sua inclusão em grupos formados por outras espécies. Por exemplo, *Koellensteinia tricolor* (FIG. 72d) e *Bletia catemulata* (FIG. 72e) apresentam, em comum, algumas ocorrências nos contrafortes dos Andes, entre Bolívia e Peru, no entanto, enquanto *K. tricolor* aparece também na região das Guianas, *B. catemulata*, não.

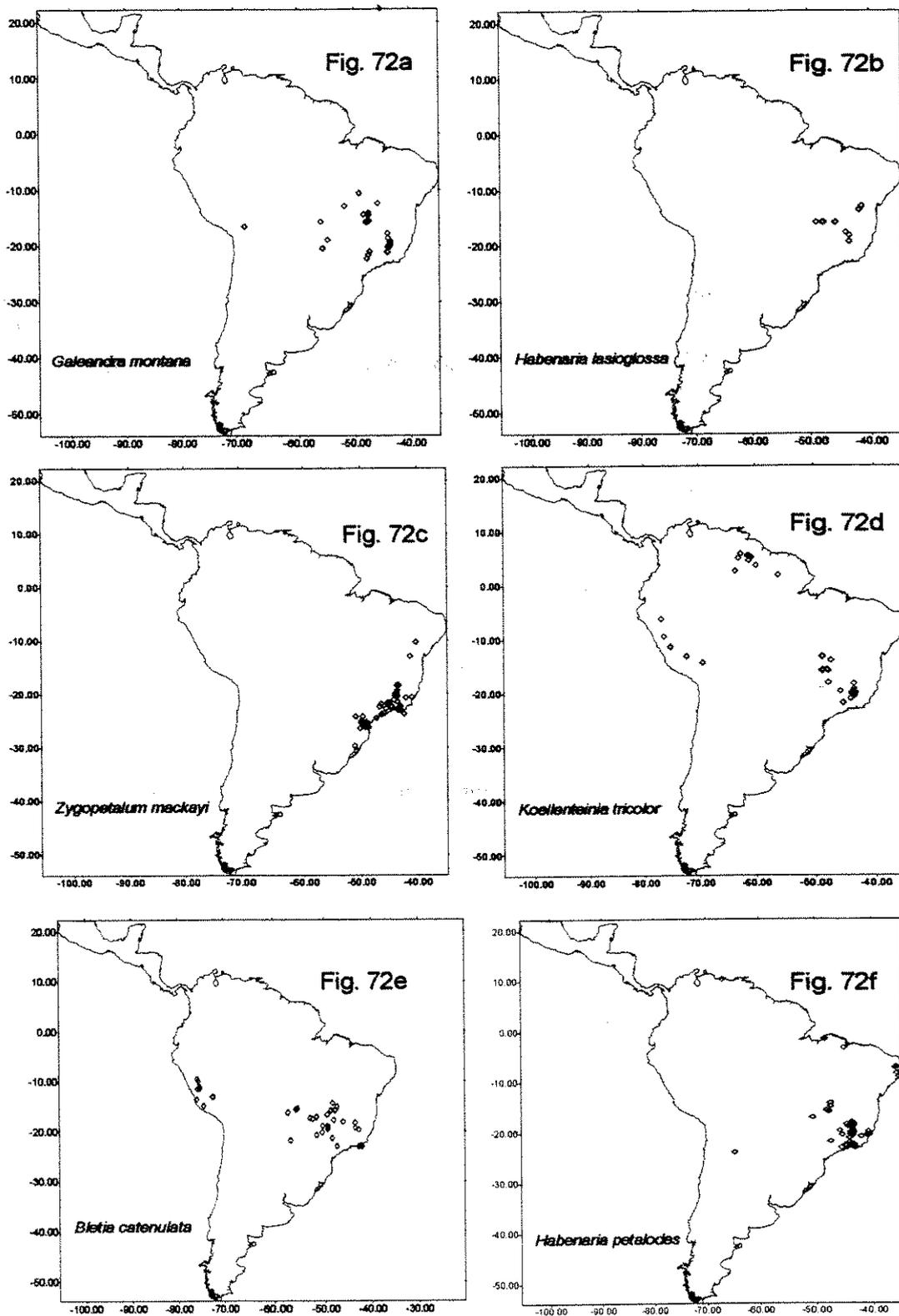


FIG. 72: Mapas de distribuição de 6 espécies não enquadradas em grupos.

Essa situação, talvez, reflita que a dispersão e a migração são, para cada espécie, eventos individuais, estocásticos e não eventos de biotas ou comunidades como um todo. Para Birks (1987), comportamento individualístico dos táxons no tempo e no espaço, dentro das escalas de interesse da Biogeografia, parece ser a norma, mais que a exceção. Sob esse ponto de vista, cada espécie tendo seu ótimo ambiental, o resultado seria uma distribuição em mosaico. Segundo Clayton (1983) isso pode ser verdade em escala local, mas numa escala mais ampla as espécies apresentam-se, em geral, fortemente agrupadas, como efeito da resposta dos elementos constituintes da comunidade aos fatores ambientais. Ou seja, os padrões de distribuição seriam muito mais uma consequência de exigências ambientais semelhantes do que de eventos de migração conjunta. Por outro lado, membros individuais de um grupamento podem variar consideravelmente em suas amplitudes ambientais (Clayton, 1983). Especificamente em relação às orquídeas, Brieger (1969c) considera que na região Atlântica e na região do Brasil Central, não é possível distinguir zonas florísticas separadas mas sim, séries de espécies que se substituem progressivamente, indicando a existência de gradientes climáticos, na direção norte-sul, conforme a latitude e na direção leste-oeste, conforme a distância do Atlântico. Deve-se lembrar, no entanto, que isso está relacionado também com a escala em que se está trabalhando.

Embora a “teoria de idade e área” de Willis seja encarada, hoje, como simplista (ver revisão em Stott, 1981), ela tem sido parcialmente aproveitada (McLaughlin, 1992). A teoria estabelece que a área ocupada por uma espécie é proporcional à sua idade. McLaughlin (1992) considera que, numa amostra de espécies, existe efetivamente uma correlação (uma relação estatística) entre idade e área ocupada, ou seja, que a idade média das espécies de distribuição restrita é menor que a idade média das espécies com distribuição ampla. Como nas orquídeas, o hábito epifítico é considerado derivado do terrestre, seria de se esperar, em vista do que afirma McLaughlin (1992) que houvesse uma relação entre o hábito e a amplitude de distribuição. No presente trabalho, os grupos com ampla distribuição incluíram tanto espécies epífitas quanto terrestres, não permitindo estabelecer qualquer relação entre idade e amplitude de distribuição. Os grupos de distribuição restrita, no entanto, incluíram espécies como *Laelia angereri* e *Laelia briereri* que, com base nos trabalhos de Blumenschein (1960) e Brieger (1960b, 1961, 1966) podem ser consideradas de origem recente, o que está de acordo com a relação idade/área. Gentry (1979) encontrou o mesmo tipo de relação entre as Bignoniaceae neotropicais: espécies de distribuição restrita claramente derivadas das amplamente distribuídas.

Considerando os gêneros envolvidos nos grupos, percebe-se que há uma tendência das espécies com distribuição restrita pertencerem a gêneros pequenos e as espécies com distribuição ampla, pertencerem a gêneros grandes. O menor gênero envolvido na composição do grupo de distribuição ampla é *Prescottia*, com ca. 30 espécies, todos os demais são gêneros com mais de 200 espécies. Já o grupo de

espécies de distribuição restrita, inclui vários gêneros pequenos, como *Constantia*, *Pseudolaelia* e *Scuticaria*, todos com menos de 8 espécies.

4.3.2. Grupos endêmicos ou com distribuição restrita

Na formação dos grupos caracterizados por distribuição restrita ou endêmica, estiveram envolvidas as espécies da tabela 44, abaixo. Elas se repetiram, tanto na análise das matrizes completas quanto na análise, em separado, de epífitas e terrestres.

Quase todas essas espécies estão restritas aos campos rupestres de MG, o que seria esperado em vista do conjunto de dados selecionados para análise. A única exceção é *Habenaria magniscutata*, que aparece também em Goiás. A presença de *H. magniscutata* neste grupo é um pouco estranha, pois seria de se esperar que entrasse no grupo caracterizado por ocorrência em campos rupestres. Seu posicionamento aqui, provavelmente reflete sua maior ocorrência nos campos rupestres do sul de Minas Gerais.

Tabela 44: Distribuição das espécies formadoras do grupo de distribuição restrita.

ESPÉCIE	DISTRIBUIÇÃO	HÁBITO
<i>Constantia cipoensis</i>	endêmica da Serra do Cipó	epífita
<i>Pseudolaelia cipoensis</i>	endêmica da Serra do Cipó	epífita
<i>Pseudolaelia irwiniana</i>	endêmica da região de Diamantina	epífita
<i>Pleurothallis adamantinensis</i>	endêmica da região de Diamantina	rupícola
<i>Laelia angereri</i>	endêmica da região de Diamantina	terrestre
<i>Laelia briegeri</i>	restrita aos campos rupestres do centro / sul de MG	terrestre
<i>Oncidium spilopterum</i>	restrita aos campos rupestres do centro / sul de MG	terrestre
<i>Scuticaria irwiniana</i>	restrita aos campos rupestres do centro / sul de MG	rupícola
<i>Habenaria magniscutata</i>	campos rupestres do sul de MG e de GO	terrestre

A alta porcentagem de espécies endêmicas nos campos rupestres é reconhecida em muitos trabalhos (Joly, 1970; Giulietti & Pirani, 1988; Burman, 1991; Alves & Kolbek, 1994).

De acordo com Stott (1981) as montanhas, como as ilhas oceânicas, são notáveis por suas floras endêmicas; seu isolamento não é apenas geográfico, mas também ecológico, pois os cinturões de vegetação em maior altitude estão separados de seus equivalentes nas montanhas vizinhas, pela vegetação intermediária dos terrenos mais baixos, que forma uma barreira ecológica entre elas. Topograficamente, os campos rupestres e tepuis, são como ilhas de quartzito e

arenito emergindo de um mar de substratos não relacionados, como laterito (Alves & Kolbek, 1994). Embora muitos autores concordem que os endemismos dos campos rupestres devem ser autóctones (Pirani *et al.*, 1994; Alves & Kolbek, 1994), ainda permanecem em debate o(s) mecanismo(s) envolvido(s). Possivelmente, as espécies endêmicas encontradas nos campos rupestres são originadas do isolamento de populações, decorrente do “efeito ilha”.

Independentemente de sua origem, que não pode ser questionada com base nos resultados do presente trabalho, a importância desse componente endêmico na flora local fica evidenciado na formação de um elemento florístico específico para ele.

Giulietti & Pirani (1988) ainda subdividem o padrão endêmico em dois sub-padrões: espécies endêmicas a uma única serra e espécies que ocorrem em mais de uma serra. Embora espécies com esses dois padrões estivessem presentes nos dados aqui analisados, eles não foram detectados pelos métodos de análise. Isso, certamente, se deveu ao tamanho muito grande das quadrículas utilizadas, já que o que se pretendia era detectar padrões amplos e não padrões locais.

4.3.3. Grupos com distribuição ampla

No presente trabalho, todas as análises de agrupamento permitiram reconhecer um grupo de espécies amplamente distribuídas. Oito espécies estiveram envolvidas nesses grupos, seis das quais se repetiram sistematicamente: *Epidendrum secundum*, *Encyclia vespa*, *Liparis nervosa*, *Prescottia stachyodes*, *Habenaria obtusa* e *Liparis vexillifera*. Quatro dessas espécies, embora ocorram em campos, aparecem, geralmente, associadas a florestas, as duas primeiras, como epífitas e as duas seguintes, como terrestres em serapilheira. Esse é um fato relevante, pois, apesar das espécies envolvidas serem herbáceas, reforça a idéia de que os elementos florestais tendem a apresentar distribuição ampla, em contraste com os elementos campestres (Giulietti *et al.*, 1987; Giulietti & Pirani, 1988; Meguro *et al.*, 1996).

Outro aspecto que chama a atenção é que, com exceção de *Prescottia stachyodes* (o gênero *Prescottia* possui ca. 30 espécies) as espécies com ampla distribuição pertencem a gêneros grandes: *Epidendrum* (mais de 1000 espécies), *Habenaria* (mais de 500 espécies), *Encyclia* (mais de 200 espécies) e *Liparis* (mais de 200 espécies). Brieger (1958), trabalhando em nível mundial, aponta uma forte correlação entre atividade evolucionária (medida em número de espécies por gênero) e distribuição: enquanto entre os gêneros pequenos (menos de 20 espécies), apenas 2% apresentam distribuição ampla, entre os gêneros com grande número de espécies (acima de 100), 38% são distribuídos por mais de um continente.

Na distribuição das espécies deste grupo, chama a atenção a tendência de contornarem a Amazônia, ocorrendo com pequena frequência nessa região. A ligação dos campos rupestres com a Amazônia é feita por outras espécies que serão discutidas mais à frente. Essa tendência de contornar a Amazônia não é uma característica exclusiva das Orchidaceae. Poncy (1991) e de Granville (1988) fazem

referência a várias espécies com um tipo de distribuição denominada “peri-amazônica”, com características semelhantes. Segundo de Granville (1988), esse padrão está presente principalmente em plantas dos picos montanos, das florestas montanas baixas e nas florestas nebulares.

4.3.4. Grupos com distribuição predominante nos campos rupestres

A formação deste grupo era de se esperar, tendo em vista que os campos rupestres foram a área central do presente estudo. Apenas três espécies, todas terrestres, foram posicionadas no grupo: *Cleistes bella*, *Cleistes paranaensis* e *Habenaria lavrensis* (grupo A6, tabela 21, pág. 86). É difícil estabelecer um limite exato entre este caso e o das espécies endêmicas, mas, neste caso, as espécies tendem a aparecer tanto nos campos rupestres de Minas Gerais, quanto nos de Goiás e Bahia. Na realidade, as três espécies envolvidas não aparecem apenas nos campos rupestres, mas também em algumas áreas intermediárias ou próximas. *Cleistes paranaensis*, por exemplo, ocorre também no Paraná (como o próprio epíteto específico denota), além de São Paulo, sempre em ambiente aberto.

Esse quadro está em concordância com Giulietti *et al.* (1987) que, ao tratarem das plantas campestres da Serra do Cipó, afirmam que grande parte das espécies lá encontradas ocorre também em outras serras mineiras e baianas. Apesar disso, um padrão de distribuição semelhante é citado apenas por Pirani *et al.* (1994), como “espécies encontradas nas montanhas de Minas Gerais, raramente disjuntas com a Bahia, Goiás e outras serras do Sudeste do Brasil”. Para Pirani *et al.* (1994) esse padrão é difícil de avaliar devido à falta de dados publicados para as floras da maioria das montanhas envolvidas.

4.3.5. Grupos com extensão em direção à região das Guianas

Quatro espécies apareceram relacionadas com um padrão de distribuição que inclui ocorrências nos campos rupestres, sudeste do Brasil e região das Guianas: *Cyrtopodium parviflorum*, *Habenaria caldensis*, *Encyclia calamaria* e *Sarcoglottis rupicola* (grupo A3 da tabela 21 pág. 86 e grupo C3 da tabela 35, pág. 111). Corresponde ao padrão que Giulietti & Pirani (1988) descreveram como “espécies distribuídas nas montanhas do norte da América do Sul (principalmente Venezuela e Guianas) e na cadeia do Espinhaço”.

As orquídeas das montanhas das Guianas foram estudadas por Schweinfurth (1967), num inventário bastante completo. Entre as espécies citadas pelo autor, estão várias que ocorrem no Brasil Central, inclusive quatro estudadas no presente trabalho (*Habenaria caldensis*, *Epidendrum saxatile*, *Oncidium warmingii* e *Cyrtopodium parviflorum*), no entanto, o número de espécies em comum com a Amazônia é nitidamente maior. Em relação às orquídeas, portanto, a região das Guianas parece guardar maior afinidade com a Amazônia do que com o Brasil

Central, o que é defendido por autores como Gentry (1982b) e Poncy (1991), em contraposição aos autores que defendem uma maior afinidade com os cerrados (Hueck, 1957; Rizzini, 1979). Isso está interligado com outro fato: a maioria das orquídeas das Guianas é encontrada nas florestas de terras baixas e não nas formações abertas montanas (Werkhoven, 1986; Cremers & Hoff, 1992).

Uma relação de afinidade entre a flora das Guianas e do Brasil Central, no entanto, é salientada por vários autores (Maguire, 1970; Vuilleumier, 1971; de Granville, 1982; Steyermark, 1982). E essa afinidade nem sempre é dada por elementos ligados às comunidades montanas guianenses. Muitas espécies de Orchidaceae que, no Brasil, aparecem tipicamente nos campos rupestres, aparecem, nas Guianas, nas savanas costeiras, cuja altitude, geralmente, não ultrapassa 100m. Esse é o caso de *Cyrtopodium parviflorum*, *Galeandra montana*, *Habenaria caldensis*, *Habenaria obtusa*, *Encyclia calamaria* e *Sarcoglottis rupicola*, todas elas estudadas no presente trabalho. Por outro lado, Steyermark (1982) ressalta que a similaridade com o Brasil Central é dada por gêneros presentes em “habitats” abertos, enquanto gêneros de “habitats” florestados, comumente estão mais relacionados com a Amazônia e o leste do Brasil.

4.3.6. Grupos com extensão em direção ao nordeste do Brasil

Três espécies estiveram incluídas neste grupo: *Epidendrum saxatile*, *Oncidium warmingianum* e *Pleurothallis prolifera* (grupo A7 da tabela 21, pág. 86; grupo B3 da tabela 28, pág. 98). Na verdade a tendência para ocorrer no NE do Brasil, esteve sempre relacionada com ocorrência também na região das Guianas. Os resultados aqui apresentados, indicam que os campos rupestres da Bahia, quando comparados aos de Minas Gerais e Goiás, possuem maior similaridade com as regiões de “brejos” nordestinos (o que seria de se esperar pela proximidade geográfica), mas também com as montanhas da região das Guianas e, em menor grau, com as áreas de vegetação aberta da Amazônia.

Harley & Simmons (1986) indicam uma afinidade florística entre os picos das “mesas” e “tepuis” do Escudo das Guianas e os campos rupestres da Bahia. Para esses autores, várias das espécies envolvidas nessa ligação aparecem também nas areias costeiras do leste do Brasil (“restingas”). Isso está de acordo com os dados do presente trabalho, não só pela separação dos grupos acima indicados, como também de um outro grupo formado por *Habenaria glaziowiana*, *Epidendrum huebneri* e *Pleurothallis ochreatea*. Este grupo foi reconhecido nas análises CP22JCMG (grupo 1 da tabela 17, pág. 79), EP55JCMG (grupo 1 da tabela 24, pág. 92) e no dendrograma de consenso entre as análises de terrestres (grupo C1 da tabela 35, pág. 111). Também apareceu como um grupo diferenciado em alguns resultados de ordenação: CACP22, DCACP22 e DCATE22.

Habenaria glaziowiana e *Epidendrum huebneri*, a par de serem comuns nas planícies arenosas litorâneas do nordeste e nas montanhas da região das Guianas, ocorrem também nas “campinas” amazônicas, o que faz uma interessante ligação

entre o Nordeste e a Amazônia, cuja semelhança florística tem sido ressaltada por vários autores, como Andrade-Lima (1966). Se considerarmos as orquídeas comuns nos “brejos” nordestinos, encontraremos poucas espécies em comum com a Amazônia, como *Catasetum macrocarpum* L. C. Rich., *Dimerandra emarginata* (Meyer) Hoehne e o gênero *Polycycnis* Rchb. f., o que parece indicar que, embora haja uma incontestável relação entre as floras do Nordeste e da Amazônia, ela é devida mais às espécies das formações mais abertas (campinas amazônicas e restingas nordestinas), pelo menos no caso das orquídeas. Quanto aos campos rupestres, *Habenaria glaziowiana* e *Epidendrum huebneri* são as únicas espécies do conjunto examinado neste trabalho, que aparecem regularmente na Amazônia; isso indica que a semelhança entre a vegetação dos campos rupestres e a vegetação amazônica também é dada por espécies que ocorrem nas campinas e é bem menor que a semelhança com as montanhas da região das Guianas. Possivelmente a chave para se entender as ocorrências florísticas comuns entre os campos rupestres, restingas do nordeste brasileiro e campinas amazônicas seja o solo arenoso comum a todas essas regiões, o que será discutido com um pouco mais de detalhe à frente. Certamente o quadro seria um pouco diferente se, ao invés de plantas herbáceas, estivéssemos considerando a flora lenhosa, pois de acordo com Gentry (1982b, 1986), as árvores do dossel e lianas têm seu centro de distribuição e diversificação na Amazônia, enquanto epífitas, arbustos e ervas tipo “palmettos” têm centros de diversificação, fundamentalmente, extra-amazônicos.

Uma outra orquídea terrestre, embora não incluída nas análises do presente trabalho, merece ser destacada por representar bem esse padrão. Trata-se de *Sobralia liliastrum*, uma espécie muito freqüente em comunidades montanas do Nordeste do Brasil e citada por Ramirez *et al.* (1988) como uma erva importante por sua freqüência de aparecimento em uma comunidade arbustiva da Guayana Venezuelana. É interessante notar que *Epidendrum huebneri* também aparece entre as espécies de orquídeas citadas por Ramirez *et al.* (1988).

4.3.7. Grupos com extensão para o sul da América do Sul

Seis espécies, todas terrestres, apresentaram um padrão de distribuição caracterizado pela presença em campos rupestres e regiões próximas, mas estendendo-se em direção ao sul e sudeste (grupos A4 da tabela 21, pág. 86 e C2 da tabela 35, pág. 111): *Habenaria leucosantha*, *Sarcoglottis uliginosa*, *Sarcoglottis simplex*, *Habenaria guillemintii*, *Erythroides paranaensis* e *Galeandra paraguayensis*. Também em duas das análises de ordenação, esse grupo foi isolado de maneira clara. Ele compõe o grupo de espécies com escores mais baixos no segundo eixo de CACP22 e DCACP22. Este elemento não tem um correspondente exato nos trabalhos de Giulietti & Pirani (1988), de Pirani *et al.* (1994) e de Harley (1988), este último versando sobre o gênero *Eriope* (Labiatae) que apresenta forte ocorrência nos campos rupestres. Corresponde, razoavelmente bem, à distribuição de

algumas espécies de *Aristida* (Poaceae) mostradas por Longhi-Wagner (1990), especialmente à de *A. jubata* (Arech.) Herter e, em menor grau, à de *A. trinii* Henr.

Uma relação entre os elementos dos campos rupestres e das vegetações que ocorrem na região sul do Brasil e áreas próximas, em geral, não é citada pelos autores que trabalharam com distribuição de espécies dos campos rupestres, embora as formações campestres oreádicas possam compartilhar elementos com os campos rupestres. Rizzini (1977) trata, conjuntamente, os campos sulinos e os campos limpos do Brasil central (correspondentes aos campos rupestres), mas estritamente por sua semelhança fisionômica. Longhi-Wagner (1990), cita o caso de *Aristida trinii* Henr., que ocorre nos campos rupestres da Cadia do Espinhaço, chegando até São Paulo. É interessante notar que, em termos de vegetação florestal, o trabalho de Oliveira-Filho & Ratter (1995) deixa transparecer uma razoável semelhança entre as florestas montanas semidecíduas de Minas Gerais, algumas das quais geograficamente muito próximas de campos rupestres, e as florestas decíduas montanas do Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Argentina. Na análise numérica efetuada por Oliveira-Filho & Ratter (1995) essas florestas possuem escores muito semelhantes ao longo do primeiro eixo de DCA e são agrupadas em posições muito próximas por TWINSpan.

Num trabalho bastante recente de Ledru *et al.* (1998), indicam, através de registros palinológicos, que a vegetação das regiões central, sudeste e sul do Brasil também sofreu grandes expansões e retrações durante os últimos 10.000 anos, de maneira semelhante ao já demonstrado para a Amazônia. Isso abre a possibilidade de extrapolar para o sul-sudeste do Brasil, do modelo de avanços e recuos das vegetações florestal e campestre, já discutidos para a Amazônia, permitindo intuir períodos de maior proximidade entre as formações abertas do planalto central e do sul do Brasil, que responderiam pelas semelhanças vegetacionais entre essas duas regiões.

4.3.8. Grupos com distribuição isolada

Quatro espécies formaram um agrupamento distinto apenas na análise das matrizes completas (grupo A5 da tabela 21, pág. 86): *Bifrenaria magnicalcarata*, *Epidendrum martianum*, *Laelia pumila* e *Zygopetalum triste*. O mesmo grupo de espécies aparece isolado em CACP55 e DCACP55 (FIGS. 61, pág. 139). Pode ser caracterizado pela ocorrência nos campos rupestres de Minas Gerais e nas montanhas do sudeste do Brasil, ao redor dos campos rupestres. Não tem uma correspondência entre os padrões de distribuição apresentados por Giulietti & Pirani (1988), porém, Pirani *et al.* (1994) citam pelo menos uma espécie - *Vellozia albiflora* - que ocorre disjunta entre a cadeia do Espinhaço e as serras da Mantiqueira (MG) e dos Órgãos (RJ), um padrão considerado incomum pelos autores, mas que corresponde aproximadamente àquele apresentado aqui. Também um padrão citado por Martinelli & Vaz (1986/1988), para as Bromeliaceae do Rio de Janeiro, mostra similaridade com este, ou seja "táxons ocorrentes no Estado do

Rio de Janeiro e no Estado de Minas Gerais, em campos rupestres e campos de altitude”.

Pleurothallis cryptophoranthoides, sozinha, foi separada como um grupo isolado na análise de agrupamentos das espécies epífitas (grupo *B1* da tabela 28, pág.98). Essa separação é justificável apenas por se tratar de uma espécie muito rara, com distribuição bastante anômala, repartida entre as matas ciliares da região dos campos rupestres de Minas Gerais e o litoral do Rio de Janeiro. Não se pode falar, no entanto, de um elemento florístico definido, já que nenhuma outra espécie repete o padrão.

4.3.9. Grupos citados na literatura mas não detectados

Giulietti & Pirani (1988) e Giulietti *et al.* (1997), reconheceram um padrão caracterizado como “espécies que ocorrem na Cadeia do Espinhaço e na restinga”. Algumas espécies estudadas aqui apresentam, efetivamente, esse padrão de distribuição (p. ex. *Sophranitella violacea*), porém, não houve separação de um grupo específico para ele. Com os dois tamanhos de quadrículas utilizados aqui, as restingas, principalmente as do sudeste, ficaram agrupadas com a Serra do Mar e, eventualmente, Serra da Mantiqueira, de modo que o padrão campo-rupestre / restinga teria, necessariamente, que ser englobado por outros maiores. Por outro lado, algumas, dentre as espécies estudadas, que são encontradas comumente nas planícies arenosas litorâneas do nordeste do Brasil (*Epidendrum huebneri*, *Habenaria glaziowiana*), aparecem também na região do Planalto das Guianas e nas campinas amazônicas, de modo que acabaram compondo outros grupos de distribuição.

Outro padrão citado por Giulietti & Pirani (1988) e que não foi detectado aqui, é o das espécies que ocorrem na Cadeia do Espinhaço e nas serras de Goiás. Aqui, as espécies ocorrentes nos campos rupestres de Goiás quase sempre apresentaram uma distribuição mais ampla, alcançando várias outras regiões. A única espécie com este padrão de distribuição - *Habenaria magniscutata* - foi agrupada com as espécies de distribuição restrita.

Nos dois casos citados nos parágrafos anteriores, é bem possível que uma análise utilizando um tamanho menor de quadrícula reconhecesse os padrões.

Pirani *et al.* (1994) reconheceram a existência de um padrão com espécies amplamente distribuídas em outros tipos de vegetação aberta, como campos, cerrados e restingas, além dos próprios campos rupestres. Entre as orquídeas aqui estudadas, não foi detectado um padrão que coincidissem com este, embora, por se tratar de um padrão bastante geral, possam ser percebidas interfaces com outros padrões aqui constatados.

Um tipo de afinidade florística às vezes referida na literatura é aquela entre os Andes e o leste e planalto sudeste do Brasil (Vuilleumier, 1971). Os exemplos dessa afinidade são mais facilmente encontrados ao nível genérico e, em geral, são dados por espécies que alcançam também o sul do Brasil e regiões próximas (por exemplo,

Clethra e *Hedyosmum*). Alguns gêneros de orquídeas também ocorrem nessas duas regiões, mas, com exceção de *Brachionidium*, são gêneros com distribuição mais ampla, ocorrendo em várias outras formações vegetais. Ao nível específico, tais casos são raríssimos, sendo um exemplo, *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer. Dentre as espécies estudadas aqui, nenhuma sugere uma distribuição disjunta entre essas duas regiões. As únicas espécies que apareceram com certa regularidade nos contrafortes dos Andes, foram as de ampla distribuição, como *Encyclia vespa* e *Epidendrum secundum*.

4.4. Outras implicações biogeográficas

Das 72 espécies analisadas no presente trabalho, 37 (cerca de 51%) puderam ser relacionadas com algum agrupamento. A tabela 45 resume algumas características dessas 37 espécies. A análise desse quadro permite algumas considerações, que serão apresentadas à frente.

Do total de 72 espécies estudadas, 29 (ca. 40%) são epífitas, 41 (ca. 57%) são terrestres, além de 2 espécies (ca. 3%) que aparecem tanto como terrestres quanto como epífitas, dependendo da região. As espécies envolvidas na formação dos grupos apresentaram porcentagens um pouco diferentes, embora essa pequena diferença não seja estatisticamente significativa: 12 (ca. 32%) são epífitas, 24 (ca. 65%), terrestres, e 1 (ca. 3%), terrestre ou epífita. Há um aumento da participação das terrestres quando se consideram apenas as espécies que foram englobadas pelos grupos, refletindo a importância um pouco maior do componente terrestre na formação de padrões de distribuição típicos de campos rupestres. Ocorre, porém, que mesmo essas epífitas, são, em sua maioria, epífitas de campo, que, nos campos rupestres, aparecem geralmente sobre *Vellozia*, ou adaptadas a crescerem como rupícolas sobre as pedras, em ambiente aberto.

Se analisarmos, agora, as porcentagens de espécies típicas de campo e de mata, dentre aquelas envolvidas na formação de agrupamentos, teremos o seguinte quadro: 28 espécies (ca. 76%) típicas de campo, 2 (ca. 5%) típicas de floresta e 7 (ca. 19%) indiferentes, podendo aparecer tanto em campo quanto em floresta. Portanto, para o conjunto de dados aqui analisado, as espécies de campo são muito mais importantes para definição de padrões de distribuição nos campos rupestres. É difícil avaliar até que ponto essa constatação pode ser extrapolada, mas é possível que essa seja uma situação comum entre as espécies herbáceas dos campos rupestres.

Tabela 45: Algumas características das espécies formadoras dos grupos. (DR = distribuição restrita; DA = distribuição ampla; CR = campos rupestres; GU = Guianas; NE = nordeste do Brasil; AM = Amazônia; SU = Sul do Brasil e áreas adjacentes; SE = Sudeste do Brasil; TE = terrestre; EP = epífita; RU = rupícola; FL = floresta; CP = campo; SUBFAM. = subfamília; Epid. = Epidendroideae; Vand. = Vandoideae; Orch. = Orchidoideae; Neot. = Neottioideae).

ESPECIE	GRUPO	HABITO	HABITAT	SUBFAM
<i>Constantia cipoensis</i>	DR	EP	CP	Epid.
<i>Pseudolaelia cipoensis</i>	DR	EP	CP	Epid.
<i>Pseudolaelia irwiniana</i>	DR	EP	CP	Epid.
<i>Pleurothallis adamantinensis</i>	DR	RU	CP	Epid.
<i>Laelia angereri</i>	DR	TE	CP	Epid.
<i>Laelia briegeri</i>	DR	TE	CP	Epid.
<i>Oncidium spilopterum</i>	DR	TE	CP	Vand.
<i>Scuticaria irwiniana</i>	DR	EP	CP	Vand.
<i>Habenaria magnicalcarata</i>	DR	TE	CP	Orch.
<i>Epidendrum secundum</i>	DA	EP / RU / TE	CP / FL	Epid.
<i>Encyclia vespa</i>	DA	EP / RU	CP / FL	Epid.
<i>Liparis nervosa</i>	DA	TE	FL	Epid.
<i>Prescottia stachyodes</i>	DA	TE	CP / FL	Neot.
<i>Habenaria obtusa</i>	DA	TE	CP	Orch.
<i>Liparis vexillifera</i>	DA	TE	CP	Epid.
<i>Cleistes bella</i>	CR	TE	CP	Neot.
<i>Cleistes paranaensis</i>	CR	TE	CP	Neot.
<i>Habenaria lavrensis</i>	CR	TE	CP	Orch.
<i>Cyrtopodium parviflorum</i>	CR + GU	TE	CP	Vand.
<i>Habenaria caldensis</i>	CR + GU	TE	CP	Orch.
<i>Encyclia calamaria</i>	CR + GU	EP	CP / FL	Epid.
<i>Sarcoglottis rupicola</i>	CR + GU	TE	CP	Neot.
<i>Epidendrum saxatile</i>	CR + NE + GU	EP	CP	Epid.
<i>Oncidium warmingianum</i>	CR + NE + GU	EP	CP	Vand.
<i>Pleurothallis prolifera</i>	CR + NE + GU	EP / RU	CP / FL	Epid.
<i>Epidendrum huebneri</i>	CR + NE + GU + AM	TE	CP / FL	Epid.
<i>Habenaria glaziowiana</i>	CR + NE + GU + AM	TE	CP	Orch.
<i>Pleurothallis ochreatea</i>	CR + NE + GU + AM	EP	CP / FL	Epid.
<i>Habenaria leucosantha</i>	CR + SU	TE	CP	Orch.
<i>Sarcoglottis uliginosa</i>	CR + SU	TE	CP	Neot.
<i>Sarcoglottis simplex</i>	CR + SU	TE	CP	Neot.
<i>Habenaria guilleminii</i>	CR + SU	TE	CP	Orch.
<i>Erythroides paranaensis</i>	CR + SU	TE	CP	Neot.
<i>Galeandra paraguayensis</i>	CR + SU	TE	CP	Vand.
<i>Epidendrum martianum</i>	CR + SE	TE	CP	Epid.
<i>Laelia pumila</i>	CR + SE	EP	FL	Epid.
<i>Zygopetalum triste</i>	CR + SE	TE	CP	Vand.

Das 9 espécies que podem aparecer em floresta (2 típicas + 7 indiferentes), 4 estão localizadas no grupo de distribuição ampla (*Epidendrum secundum*, *Encyclia vespa*, *Liparis nervosa* e *Prescottia stachyodes*), 2 no grupo que alcança a Amazônia (*Epidendrum huebneri* e *Pleurothallis ochreatea*), 1 no grupo que alcança as Guianas (*Encyclia calamaria*) e 1 no grupo que alcança o nordeste do Brasil e as Guianas (*Pleurothallis prolifera*). Ou seja, todas apresentam distribuição consideravelmente ampla, o que reforça a idéia de de Granville (1982), segundo o qual, espécies capazes de colonizar tanto florestas quanto campos tendem a possuir áreas de distribuição extensas, pois não estiveram sujeitas a isolamento de distintas populações durante as flutuações climáticas. Aliados a este, estão dois outros fatos : (a) a tendência, apontada por Giulietti *et al.* (1987) e Giulietti & Pirani (1988), dos elementos florestais apresentarem distribuição mais generalizada e (b) o simples fato de que espécies que possuem a habilidade de colonizar tanto ambientes abertos como ambientes florestais, podem encontrar mais oportunidades de dispersão.

Como as espécies terrestres pertencem caracteristicamente às subfamílias consideradas mais primitivas (Orchidoideae e Neottioideae), essas subfamílias tendem a aparecer em porcentagens consideráveis nas regiões campestres, como os campos rupestres, enquanto nas regiões florestais há uma predominância maciça das subfamílias mais evoluídas (Epidendroideae e Vandoideae). Uma análise da posição sistemática das espécies formadoras dos grupos mostra que:

(a) o grupo de distribuição restrita é formado quase só por espécies das subfamílias Epidendroideae e Vandoideae; isso, aliado à importância das espécies endêmicas restritas neste grupo, permite inferir que há uma especiação mais ativa nessas subfamílias;

(b) o mesmo acontece com o grupo de espécies repartidas entre campos rupestres, nordeste do Brasil e Guianas, embora, neste caso não seja muito fácil encontrar uma explicação plausível; talvez isso se deva apenas a um acaso, pois o nordeste brasileiro é reconhecidamente pobre em orquídeas terrestres;

(c) o grupo com distribuição predominante nos campos rupestres é formado apenas por espécies das subfamílias Neottioideae e Orchidoideae o que reflete, provavelmente, a maior importância das espécies terrestres nos campos rupestres;

(d) os demais grupos apresentam uma composição mista.

Para as orquídeas de ambiente aberto, pode-se citar Vuilleumier (1971), para quem a distribuição disjunta de organismos das vegetações xerofíticas ou abertas, entre os Andes e o planalto sudeste do Brasil reside nas maiores oportunidades de dispersão nos períodos glaciais. Se a afirmação de Vuilleumier (1971) está correta, o mesmo raciocínio é aplicável às disjunções entre o Brasil central e as Guianas, ou entre os campos rupestres e o nordeste do Brasil. Obviamente esse não é o único aspecto envolvido. A dispersão de uma espécie só é possível se houver ambientes apropriados que atendam às suas necessidades ecológicas.

As condições ecológicas apontadas por Steyermark (1982) e por Ramirez *et al.* (1988) para as montanhas da região das Guianas, são muito semelhantes àquelas encontradas nos campos rupestres: insolação intensa, ventos fortes, alto grau de

evaporação, precipitações freqüentes e torrenciais, seguidas por rápida percolação, solos arenosos, com alta acidez e baixa fertilidade e vegetação de aspecto xeromorfo e distribuída em ilhas. Essas condições, combinadas, produzem o ambiente ideal para o desenvolvimento das espécies típicas dos campos rupestres.

Em resumo, as espécies de campos rupestres necessitam, para sobreviver, de um conjunto de características ambientais que, tipicamente, ocorre em "ilhas". Como conseqüência, essas espécies apresentam uma distribuição disjunta, como a encontrada, por exemplo, entre as montanhas do Brasil central e aquelas da região das Guianas, ou algumas montanhas e planícies arenosas litorâneas do nordeste brasileiro.

Apesar de geralmente os campos rupestres ocorrerem entre 1000 e 2000 m de altitude (Giulietti *et al.*, 1997), há indicações de que o ambiente aberto, aliado ao solo arenoso e bem drenado é um fator mais importante que a altitude em si. Os resultados de Escudero (1996), utilizando DCA e CCA para analisar comunidades rupestres na Espanha, mostrou que os três primeiros eixos de CCA refletiram gradientes geomorfológicos e pedológicos e não gradientes climáticos.

Como já foi dito, muitas espécies típicas dos campos rupestres ocorrem em outras formações como as planícies litorâneas (restingas) ou as campinas amazônicas, formações que aparecem em altitude bem menor. Muitas das espécies de orquídeas que contribuem para a semelhança entre os campos rupestres e a região das Guianas, são espécies que, nas Guianas, não aparecem nas formações de altitude, mas nas savanas costeiras. Isso fica claro na distribuição altitudinal de orquídeas do Suriname, apresentada por Werkhoven (1992) - espécies como *Cyrtopodium parviflorum*, *Galeandra montana*, *Habenaria caldensis*, *Habenaria obtusa* e *Encyclia calamaria* (todas elas incluídas no presente trabalho) ocorrem numa faixa entre 0 e 400 m.s.m.

Isso contraria a afirmação de Werger (1983) de que a correlação entre o clima e a distribuição da vegetação é muito mais pronunciada que a correlação entre a vegetação e as características de solo. Essa afirmação pode ser verdadeira em escala mundial, mas não está refletida na distribuição de orquídeas de ambientes abertos na América do Sul. As orquídeas aqui estudadas, típicas de campos rupestres, ocorrem desde o sul do Brasil e norte da Argentina até o extremo norte da Venezuela, passando por ampla faixa de variação de altitude e clima, mas se mantendo fiéis aos solos arenosos e à vegetação aberta. Até que ponto, então, se pode afirmar que o clima está exercendo um papel mais importante que o solo? Tuomisto & Poulsen (1996), por exemplo, mostraram que as mudanças na composição florística de pteridófitas terrestres acompanharam um gradiente de fertilidade dos solos, independentemente das distâncias geográficas entre as áreas amostrais. Indo um pouco mais longe, até que ponto é possível afirmar que mudanças passadas no clima moldaram os padrões de distribuição das orquídeas? Talvez isso possa ter ocorrido, mas apenas indiretamente, pela influência sobre o restante da vegetação, determinando os nichos adequados para o estabelecimento das orquídeas especializadas em diferentes "habitats".

De certa maneira, as espécies montanas sempre possuem distribuição disjunta, pois as próprias montanhas são entidades disjuntas. A distribuição dessas espécies, embora possa parecer contínua quando se observam os mapas de distribuição, é descontínua, refletindo a disponibilidade de "habitats" apropriados. Prance (1979) mostra um caso semelhante para as formações abertas sul-americanas: *Hirtella glandulosa* Spreng. (Chrysobalanaceae) uma espécie característica de savanas, abundante nas margens de cerrado no Brasil Central, cuja distribuição se estende para as Guianas e savanas amazônicas, mas sempre acompanhando as formações mais abertas.

Os padrões disjuntos aqui encontrados, envolvendo, especialmente, os campos rupestres, as montanhas das Guianas e o nordeste do Brasil poderiam, em princípio, ser interpretados como decorrentes tanto de dispersão a longa distância, como de uma maior proximidade florística no passado. No caso das montanhas que abrigam campos rupestres, há evidências de que nunca houve uma continuidade vegetacional (Alves & Kolbek, 1994), portanto, num primeiro nível, a dispersão de uma espécie entre diferentes montanhas seria um evento de dispersão a longa distância. Num segundo nível, no entanto, não seria sensato pensar numa dispersão direta entre os campos rupestres e as montanhas das Guianas, por exemplo, já que há populações intermediárias de algumas espécies. De qualquer modo, como lembra Stott (1981) é muito difícil, às vezes impossível, a interpretação dos processos causadores de uma determinada distribuição disjunta.

No caso das florestas, vários autores acreditam numa antiga continuidade entre as formações da América do Sul (por exemplo, de Granville, 1988). Uma ligação Amazônia / leste brasileiro poderia ter ocorrido ao longo da costa brasileira, atravessando a região nordeste (Allorge & Sastre, 1991) ou através do Brasil Central (Bigarella & Andrade-Lima, 1982). É possível que ambas as possibilidades tenham ocorrido pois, se por um lado há cerca de 500 espécies em comum entre a Amazônia e os "brejos" do nordeste brasileiro (favorecendo a primeira possibilidade), as matas do Brasil central mostram características intermediárias entre a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica (favorecendo a segunda possibilidade) (Bigarella & Andrade-Lima, 1982). Uma outra possibilidade, apontada por Prance (1979), seria uma ligação através de florestas-galeria. Pabst & Dungs (1975) crêem que, no caso das orquídeas, a migração entre a Floresta Amazônica e a Floresta Atlântica seria possível através das florestas-galeria do Brasil central. Oliveira-Filho & Ratter (1995), por sua vez, mostram claramente que muitas espécies das florestas de galeria do Brasil central distribuem-se desde as florestas pluviais da Amazônia até as Atlânticas, cruzando a região do cerrado numa rota noroeste-sudeste através da rede dendrítica de florestas de galeria.

Mesmo em áreas dominadas por campos rupestres, essa continuidade florestal poderia ser importante para aquelas espécies que podem sobreviver tanto como epífitas quanto como rupícolas. Efetivamente, duas das espécies com mais ampla distribuição, dentre as estudadas, se enquadram nesse caso: *Encyclia vespa* e *Epidendrum secundum*.

Um aspecto interessante a ser considerado é que nenhum grupo de distribuição relacionou as espécies de campos rupestres com os cerrados. Geralmente, os esquemas fitogeográficos propostos para o Brasil, consideram os campos rupestres como parte integrante do domínio dos cerrados (por exemplo, Fernandes e Bezerra, 1990). Isso é explicável em termos da área ocupada, relativamente pequena quando comparada com os cerrados e em termos dos elementos em comum entre os cerrados e grande parte da extensão dos campos rupestres (Giulietti *et al.*, 1997). Ao menos no que diz respeito à sua composição em orquídeas, no entanto, os campos rupestres parecem estar mais relacionados com outros tipos de vegetação sul-americanas, especialmente vegetações campestres montanas (picos da Serra do Mar e Mantiqueira, montanhas do Planalto das Guianas) e vegetações sobre solos arenosos (palácies litorâneas, campinas amazônicas).

4.5. Considerações finais

Percebe-se, pelas análises efetuadas, que a distribuição das orquídeas de campos rupestres apresenta padrões de distribuição detectáveis pelo uso de métodos numéricos, no entanto, não se pode falar em padrões bem definidos. Os resultados discrepantes obtidos pela utilização dos diferentes métodos mostra que os grupos formados não são claramente isolados. Isso permite especular que o conjunto florístico que forma a vegetação dos campos rupestres deve ser uma mistura complexa de elementos de diferentes origens, no entanto, por ser bastante antigo, o tempo já obliterou os traços dessas origens.

Quase não há trabalhos aplicando métodos de análise multivariada no estudo de distribuição de orquídeas. Quando se considera o Brasil e, mesmo, a América do Sul como um todo, pode-se afirmar que, efetivamente, não existem trabalhos com esse enfoque. Desse modo, por tratar de orquídeas sul-americanas utilizando métodos de análise multivariada, o presente trabalho pode ser considerado pioneiro e, como tal, deixa em aberto algumas questões que deverão ser analisadas em um futuro próximo. As principais são: (1) outros tamanhos de quadrícula, maiores ou menores, seriam mais apropriados para detectar os padrões de distribuição? (2) os resultados seriam muito diferentes caso o número de espécies analisadas fosse maior? (3) os resultados seriam diferentes se o mesmo tipo de análise se ativesse a todas as espécies de um único gênero amplamente distribuído na região (p. ex. *Laelia*)? (4) uma análise canônica, como CCA, explicaria os padrões de distribuição de maneira mais satisfatória, em função de variáveis ambientais? (5) outros padrões apareceriam caso fossem analisadas, separadamente, espécies de mata e espécies campestres? (6) seriam detectados outros padrões caso as espécies extremas fossem eliminadas?

5. CONCLUSÕES

Os métodos utilizados mostraram-se potencialmente úteis na detecção dos padrões de distribuição presentes, exceto TWINSPAN, cujo desempenho não foi muito bom.

Os métodos aglomerativos de agrupamento foram mais eficientes na detecção dos padrões, que o método divisivo (TWINSPAN).

Os métodos aglomerativos de agrupamento mostraram resultados mais compatíveis com os dos métodos de ordenação utilizados.

Entre os métodos aglomerativos de agrupamento utilizados, UPGMA mostrou resultados superiores ao método de Ward.

A diferença de tamanho da quadrícula teve maior influência sobre o resultado dos agrupamentos que a diferença dos métodos utilizados.

Os agrupamentos finais analisados (baseados nos dendrogramas de consenso entre os grupos prévios) abrangeram somente uma parcela das 72 espécies, variando de 47 a 71 % das espécies estudadas.

As espécies campestres foram mais importantes na definição dos grupos que as espécies de mata.

Os resultados de CA e DCA foram muito semelhantes e, nos dois casos, houve forte influência do número de quadrículas ocupadas por cada espécie (frequência de ocorrências) sobre, pelo menos, um dos eixos de ordenação.

Em geral, apenas os dois primeiros eixos de ordenação foram interpretáveis em termos de distribuição geográfica das espécies analisadas.

Nenhum dos dois tamanhos de quadrícula utilizados foi melhor em todas as situações.

De uma maneira geral houve pouca concordância entre os métodos, o que indica que os grupos formados não são muito bem definidos.

Apesar das limitações dos dados e dos métodos, alguns padrões básicos de distribuição (elementos florísticos ou corotipos) foram claramente detectados para as orquídeas de campos rupestres: (a) espécies endêmicas ou com distribuição restrita; (b) espécies com distribuição ampla (por toda a América do Sul); (c) espécies com distribuição predominante nos campos rupestres; (d) espécies com distribuição estendendo-se em direção à região das Guianas; (e) espécies com distribuição estendendo-se em direção ao nordeste do Brasil (normalmente presentes também nas Guianas); (f) espécies estendendo-se em direção ao sul da América do Sul; (g) espécies com distribuição isolada.

Ao menos no que diz respeito à sua composição em orquídeas, os campos rupestres parecem estar mais relacionados com outros tipos de vegetação sul-americanas, especialmente vegetações campestres montanas (picos da Serra do Mar e Mantiqueira, montanhas do Planalto das Guianas) e vegetações sobre solos arenosos (palmícies litorâneas, campinas amazônicas) do que com os cerrados.

A análise separada de epífitas e terrestres não resultou na detecção de padrões diferentes, seja entre as espécies com esses dois hábitos, seja em comparação com a análise conjunta de todas as espécies.

6. RESUMO

Foi analisada a distribuição geográfica de 72 espécies de orquídeas nativas dos campos rupestres, através de técnicas de análise multivariada, incluindo métodos de agrupamento e de ordenação. Como métodos de agrupamento foram utilizados UPGMA e o método de Ward, tendo como medidas de distância, respectivamente, o coeficiente de Jaccard e Jaccard-complemento (coeficiente de Jaccard subtraído de 1). Também foi aplicado TWINSpan, que realiza um agrupamento divisivo baseado numa partição inicial por CA. Como métodos de ordenação foram utilizados CA (Análise de Correspondência) e DCA (Análise de Correspondência Distendida). Nas matrizes básicas para análise (espécies X localidades), cada localidade correspondeu a uma quadrícula definida por graus de latitude e longitude. Foram montadas matrizes para: (a) todas as espécies em conjunto, (b) apenas as espécies epífitas e (c) apenas as espécies terrestres e, ainda, combinando dois tamanhos de quadrícula: (a) $2 \times 2^\circ$ e (b) $5 \times 5^\circ$. Desse modo foram montadas seis matrizes básicas, definindo a presença ou ausência de cada espécie em cada quadrícula e cada uma dessas matrizes foi analisada por todos os métodos utilizados. As matrizes foram montadas a partir de um banco de dados com informações de distribuição retiradas de materiais de herbário e da literatura especializada, onde cada localização foi dada pelas coordenadas geográficas (latitude / longitude). As análises de agrupamento

delimitaram elementos florísticos interpretáveis, mas os dados não foram muito consistentes. TWINSpan não mostrou bons resultados, exceto para a matriz de 5×5 de espécies epífitas. As análises de ordenação deram resultados interpretáveis em função dos agrupamentos previamente estabelecidos, mas apenas para os dois primeiros eixos de ordenação. CA e DCA tiveram desempenho muito semelhante e mostraram forte influência do número de quadrículas ocupadas por cada espécie. Apesar das limitações da amostragem e das diferenças entre os métodos, alguns padrões básicos de distribuição (elementos florísticos ou corotipos) foram bem delimitados: (a) espécies endêmicas ou com distribuição restrita; (b) espécies com distribuição ampla (por toda a América do Sul); (c) espécies com distribuição predominante nos campos rupestres; (d) espécies com distribuição estendendo-se em direção à região das Guianas; (e) espécies com distribuição estendendo-se em direção ao nordeste do Brasil (normalmente presentes também nas Guianas); (f) espécies estendendo-se em direção ao sul da América do Sul; (g) espécies com distribuição isolada.

7. ABSTRACT

The geographical distribution of 72 orchid species from the "campos ruprestres" vegetation of Brazil, was analysed using multivariate methods, including clustering and ordination. The data set used was constructed by first creating a data bank with informations on the distribution (latitude and longitude) and habitat of each based on herbarium material and citations in floras and floristic studies. A series of six data matrices was created, based on 5 X 5 and 2 X 2 latitude / longitude squares for three habitat combinations - epiphytic, terrestrial and complete (combined). Group mean (UPGMA) and Ward's method clustering were used with Jaccard and Jaccard complement coefficients for clustering. CA and DCA were used as ordination techniques. TWINSpan analysis was also used for some data sets. The clustering methods suggested that some floristic elements could be recognised, but TWINSpan analysis showed very little agreement with these, except in the 5 X 5 epiphyte matrix. The ordination methods gave interpretable results, mainly on first two axes. Although some elements could be recognised, a large number of species could not be assigned with confidence to any of the designated elements, and it was clear that no simple overall classification of floristic elements was possible. There was no obvious difference between epiphytic and terrestrial species. Results of analyses were greatly influenced by the size of square used, and by overall

frequency of occurrence of the species as reflected in the number of squares they occupied.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A.N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* 3:1-18.
- Allorge, L. & Sastre, C. 1991. Distribution géographique dans les Guyanes, d'Apocynaceae et d'Ochnaceae. Essai de mise en évidence de centres de speciation. *Compte-Rendu des Seances de la Societe de Biogeographie* 67(2):77-94.
- Alves, R.J.V. 1990. The Orchidaceae of Itacolomi State Park in Minas Gerais, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 4(2):65-72.
- Alves, R.J.V. 1991. Field guide to the orchids of the Serra de São José. *Tropicaleaf*, Praga. 148 p.
- Alves, R.J.V. & Kolbek, J. 1994. Plant species endemism in savanna vegetation on table mountains (Campo Rupestre) in Brazil. *Vegetatio* 113:125-139.
- Anderson, L. 1996. An ontological dilemma: epistemology and methodology of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 23:269-277.
- Anderson, S. & Marcus, L.F. 1993. Effect of quadrat size on measurements of species density. *Journal of Biogeography* 20:421-428.

- Andersson, P.-A. 1988. Ordination and classification of operational geographic units in Southwest Sweden. *Vegetatio* 74:95-106.
- Andrade-Lima, D. 1966. Contribuições ao estudo do paralelismo da flora amazônico-nordestina. *Boletim Técnico do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco* 19:1-30.
- Atwood, J.T. 1986. The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana* 9:171-186.
- Austin, M.P. 1976. Performance of four ordination techniques assuming three different non-linear species response models. *Vegetatio* 33:43-49.
- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:29-61.
- Ball, I.R. 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Systematic Zoology* 24:407-430.
- Balslev, H. 1988. Distribution patterns of Ecuadorean plant species. *Taxon* 37(3):567-577.
- Barbosa, M.R.V. 1996. Estudo florístico e fitossociológico da Mata do Buraquinho, remanescente da Mata Atlântica em João Pessoa, PB. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 135 p.
- Baroni-Urbani, C. & Buser, M.W. 1976. Similarity of binary data. *Systematic Zoology* 22:251-259.
- Barros, F. 1985. O Orquidário do Instituto de Botânica de São Paulo: sua importância histórica e científica. *In* II Encontro Nacional de Orquidófilos e Orquidólogos. (ed. Huber, G.). Expressão e Cultura, Rio de Janeiro. pp.138-148.
- Barros, F. 1990. Diversidade taxonômica e distribuição geográfica das Orchidaceae brasileiras. *Acta Botanica Brasilica* 4(2):177-187.
- Bateman, R.M. & Denholm, I. 1988. A reappraisal of British and Irish dactylorchids, 3. The spotted-orchids. *Watsonia* 17:319-349.
- Beals, E.W. 1984. Bray-Curtis Ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research* 14:1-55.
- Belbin, L. & McDonald, C. 1993. Comparing three classification strategies for use in ecology. *Journal of Vegetation Science* 4:341-348.
- Benzing, D.H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16(2):159-168.
- Bigarella, J.J. & Andrade-Lima, D. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. *In* Biological Diversification in the Tropics. (ed. Prance, G.T.). Columbia University Press, New York. pp. 27-40.
- Billiet, F. 1989. Observations sur les orchidées épiphytes de la Guyane Française. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 59:367-376.

- Birks, H.J.B. 1976. The distribution of European Pteridophytes: a numerical analysis. *New Phytologist* 77:257-287.
- Birks, H.J.B. 1987. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. *Annales Zoologici Fennici* 24:165-178.
- Birks, H.J.B. & Deacon, J. 1973. A numerical analysis of the past and present flora of the British Isles. *New Phytologist* 72:877-902.
- Blumenschein, A. 1960. Estudo sobre a evolução no subgênero *Cyrtolaelia* (Orchidaceae). Tese de Livre-Docência, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba. 54 p.
- Bois, D. 1893. Les Orchidées. Librairie J.-B. Bailliére et Fils, Paris. 323 p.
- ter Braak, C.J.F. 1985. Correspondence Analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41:859-873.
- ter Braak, C.J.F. 1987. Ordination. *In* Data Analysis in Community and Landscape Ecology. (eds. Jongman, R.H.; ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R.). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. pp. 91-173.
- ter Braak, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69:69-77.
- ter Braak, C.J.F. 1988. CANOCO - an extension of DECORANA to analyse species-environment relationships. *Vegetatio* 75:159-160.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18:271-317.
- Brade, A.C. 1951. O genero *Habenaria* (Orchidaceae) no Itatiaia. *Rodriguésia* 26:7-21.
- Braga, P.I.S. 1981. Orquídeas das campinas da Amazônia brasileira. *In* Anais do 1º Encontro Nacional de Orquidófilos e Orquidólogos. (ed. Huber, G.). Expressão e Cultura, Rio de Janeiro. pp.19-43.
- Braga, P.I.S. 1987. Orquídeas - Entrada e dispersão na Amazônia. *Ciência Hoje* 5(28):44-51.
- Bridgewater, P.B. 1976. Geographical elements in the flora of Victoria. *Australian Journal of Botany* 24:249-264.
- Brieger, F.G. 1951. Nota preliminar sôbre a variação das orquídeas brasileiras. *Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"* 8:801-813.
- Brieger, F.G. 1958. On the Phytogeography of orchids. *Proceedings of the Second World Orchid Conference*. pp. 189-200.
- Brieger, F.G. 1960a. Geographic Distribution and Phylogeny of Orchids. *The Report of the Third World Orchid Conference*. pp. 328-333.

- Brieger, F.G. 1960b. Contribuições para a taxonomia das orquídeas. Publicações Científicas do Instituto de Genética/ESALQ/USP 1:1-31.
- Brieger, F.G. 1961. A evolução filogenética nos trópicos. *In* Cadeira de Citologia e Genética Geral da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo. (eds. Brieger, F.G.; Gurgel, J.T.A.; Blumenschein, A. & Kerr, W.E.). Atas do Primeiro Simpósio Sul-Americano de Genética. pp. 154-161.
- Brieger, F.G. 1962. Dispersão geográfica e diversificação evolutiva em orquídeas. *Ciência e Cultura* 14(3):69-70.
- Brieger, F.G. 1964. A importância da Bacia Amazônica em estudos fitogeográficos e filogenéticos. Anais do XIV Congresso da Sociedade Botânica do Brasil. pp. 362-363.
- Brieger, F.G. 1966. Evolução filogenética, com referência especial às plantas superiores. *In* Elementos de Genética (coord. Pavan C. & Brito da Cunha A.). Companhia Editora Nacional & Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. pp. 464-515.
- Brieger, F.G. 1969a. Patterns of evolutionary and geographical distribution in neotropical orchids. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:197-217.
- Brieger, F.G. 1969b. Contribuições à filogenia das Epidendrinae (Orchidaceae). *Ciência e Cultura* 21(2):296-297.
- Brieger, F.G. 1969c. Contribuições à fitogeografia do Brasil com referência especial às orquídeas. Anais do XX Congresso Nacional de Botânica. pp. 41-44.
- Brieger, F.G. 1971. Conclusões paleográficas e paleoclimáticas baseadas na evolução filogenética e distribuição geográfica de plantas tropicais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 43:197-200.
- Brown, A. ; Birks, H.J.B. & Thompson, D.B.A. 1993. A new biogeographical classification of Scottish uplands. II. Vegetation-environment relationships. *Journal of Ecology* 81:231-251.
- Burgaz, A.R.; Fuertes, E. & Escudero, A. 1994. Ecology of cryptogamic epiphytes and their communities in deciduous forests in mediterranean Spain. *Vegetatio* 112:73-86.
- Burman, A. 1991. Saving Brazil's savannas. *New Scientist* 129:30-34.
- Bush, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21:5-7.
- Cain, S.A. 1944. *Foundations of Plant Geography*. Harper & Row, New York. 556 p.
- Caldasso, A.L. 1980. Novos registros de orquídeas para os estados da região Nordeste oriental. Período 1972-1980. Subfamília Orchidoideae. *Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco* 1(1):4-7.
- Caldasso, A.L.S. & Ferreira, A.B.G. 1981a. Novos registros de orquídeas para os estados da Região Nordeste oriental. Subfamília Neottioideae, Tribus Cranichideae. *Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco* 2(1):2-6.

- Caldasso, A.L.S. & Ferreira, A.B.G. 1981b. Novos registros de orquídeas para os estados da região Nordeste oriental. Subfamília Epidendroideae, Tribus Epidendreae, subtribus Liparidinae e Dendrobiinae. Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco 2(2):3-4.
- Caldasso, A.L.S. & Ferreira, A.B.G. 1981c. Novos registros de orquídeas para os estados da região nordeste oriental. Subfamília Epidendroideae, Tribus Epidendreae, subtribus Laeliinae, gênero *Epidendrum*. Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco 2(5):9-11.
- Caldasso, A.L.S. & Ferreira, A.B.G. 1981d. Novos registros de orquídeas para os estados da região nordeste oriental. Subfamília Epidendroideae, Tribus Epidendreae, subtribus Laeliinae, gêneros *Neolehmammia*, *Lanium*, *Cattleya*, *Schomburgkia*, *Brassavola*, *Reichembachanthus*, *Tetragamestus*, *Isochilus* e *Hexadesmia*. Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco 2(7):2-5.
- Caldasso, A.L.S. & Ferreira, A.B.G. 1981e. Novos registros de orquídeas da região Nordeste oriental. Sub-família Epidendroideae, Tribus Epidendreae, Sub-tribus Pleurothallidinae, Gêneros *Pleurothallis* e *Octomeria*. Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco 2(9):2-5.
- Caldasso, A.L.S. & Ferreira, A.B.G. 1982. Novos registros de orquídeas para os estados da região nordeste oriental. Subfamília Epidendroideae, Tribus Vandae, subtribus Zygopetalinae, gêneros *Chaubardia*, *Maxillaria*, *Ornithidium* e *Trigonidium*. Boletim Técnico e Informativo da Sociedade Orquidófila de Pernambuco 3(3):2-4.
- Carey, P.D.; Preston, C.D.; Hill, M.O.; Usher, M.B. & Wright, S.M. 1995. An environmentally defined biogeographical zonation of Scotland designed to reflect species distributions. *Journal of Ecology* 83:833-845.
- Carlquist, S. 1966: The biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems in the floras of oceanic islands. *Evolution* 20(4):433-455.
- Carlquist, S. 1967. The biota of long distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific Islands. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 94(3):129-162.
- Catling, P.M.; Brownell, V.R. & Lefkovitch, L.P. 1986. Epiphytic orchids in a belizean grapefruit orchard: distribution, colonization, and association. *Lindleyana* 1(3):194-202.
- Chang, D.H.S. & Gauch Jr., H.G. 1986. Multivariate Analysis of plant communities and environmental factors in Ngari, Tibet. *Ecology* 67(6):1568-1575.
- Chatfield, C. & Collins, A.J. 1980. *Introduction to Multivariate Analysis*. Chapman and Hall, London. 246 p.
- Cheetham, A.H. & Hazel, J.E. 1969. Binary (presence-absence) similarity coefficients. *Journal of Paleontology* 43(5):1130-1136.
- Clayton, W.D. 1983. Geographical distribution of present day Poaceae as evidence for the origin of African floras. *Bothalia* 14(3/4):421-425.
- Clements, M.A. 1988. Orchid mycorrhizal associations. *Lindleyana* 3(2):73-86.

- Cogniaux, A. 1893-1896. Orchidaceae. *In* Flora Brasiliensis. Vol. 3(4). (eds. Martius, C.F.P.; Eichler, A.G. & Urban, I.). Typographia Regia C. Wolf et fil. & Lythographica B. Keller, München. pp. 1-672.
- Cogniaux, A. 1898-1902. Orchidaceae. *In* Flora Brasiliensis. Vol. 3(5). (eds. Martius, C.F.P.; Eichler, A.G. & Urban, I.). Typographia Regia C. Wolf et fil. & Lythographica B. Keller, München. pp. 1-663.
- Cogniaux, A. 1904-1906. Orchidaceae. *In* Flora Brasiliensis. Vol. 3(6). (eds. Martius, C.F.P.; Eichler, A.G. & Urban, I.). Typographia Regia C. Wolf et fil. & Lythographica B. Keller, München. pp. 1-604.
- Conran, J.G. 1995. Family distributions in the Liliiflorae and their biogeographical implications. *Journal of Biogeography* 22:1023-1034.
- Cormack, R.M. 1971. A review of Classification. *Journal of the Royal Statistical Society, ser. A* 134:321-367.
- Correa, M.N. 1992. Notas orquidológicas V. Novedades en los géneros *Prescottia* y *Pterichis*. *Parodiana* 7(1-2):3-13.
- Correa, M.N. 1995. Novedades en Orchidaceae de Argentina. *Hickenia* 2(37):165-175.
- Cracraft, J. 1975. Historical biogeography and earth history: perspectives for a future synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:227-250.
- Cremers, G. & Hoff, M. 1992. Inventaire Taxonomique des Plantes de la Guyane Francaise. II - Les Orchidacees. *Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*. 144 p.
- Croizat, L.; Nelson, G. & Rosen, D.E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23:265-287.
- Crovello, T.J. 1981. Quantitative Biogeography: an overview. *Taxon* 30(3):563-575.
- Curi, P.R. 1983. Análise de agrupamento: métodos seqüenciais, aglomerativos e hierárquicos. *Ciência e Cultura* 35(10):1416-1429.
- Dale, M.B. 1988. Knowing when to stop: cluster concept - concept cluster. *Coenoses* 3(1):11-32.
- Denys, E. 1980. A tentative phytogeographical division of tropical Africa based on mathematical analysis of distribution maps. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 50:465-504.
- Dod, D.D. 1986. *Oeceoclades maculata* (Orchidaceae), 1975 a 1985, en una marcha inexorable cruza la isla Española. *Moscosa* 4:203-205.
- Dodson, C.H. & Bennett, D.E. 1989. *Icones Plantarum Tropicarum*, series 2. Vol. 1. Missouri Botanical Garden, Saint Louis. pl. 1-100.
- Dodson, C.H. & Dodson, P.M. 1980a. *Icones Plantarum Tropicarum*. Vol. 1. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota. pl. 1-100.

- Dodson, C.H. & Dodson, P.M. 1980b. *Icones Plantarum Tropicarum*. Vol. 4. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota. pl. 301-400.
- Dodson, C.H. & Gillespie, R.J. 1967. *The Biology of Orchids*. The Mid-America Orchid Congress, Nashville. 158 p.
- Dodson, C.H. & Vásquez, R. 1989. *Icones Plantarum Tropicarum*. Vol. 2(3). Missouri Botanical Garden, Saint Louis. pl. 201-300.
- Dressler, R.L. 1981. *The Orchids - Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge. 332 p.
- Dufrêne, M.; Gathoye, J-L. & Tyteca, D. 1991. Bioestatistical studies on western European *Dactylorhiza* (Orchidaceae) - the *D. maculata* group. *Plant Systematics and Evolution* 175:55-72.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3):345-366.
- Dunsterville, G.C.K. & Garay, L.A. 1959. *Venezuelan Orchids Illustrated*. Vol. 1. Andre Deutsch, London. 448 p.
- Dunsterville, G.C.K. & Garay, L.A. 1961. *Venezuelan Orchids Illustrated*. Vol. 2. Andre Deutsch, London. 360 p.
- Dunsterville, G.C.K. & Garay, L.A. 1965. *Venezuelan Orchids Illustrated*. Vol. 3. Andre Deutsch, London. 348 p.
- Dunsterville, G.C.K. & Garay, L.A. 1966. *Venezuelan Orchids Illustrated*. Vol. 4. Andre Deutsch, London. 344 p.
- Dunsterville, G.C.K. & Garay, L.A. 1966. *Venezuelan Orchids Illustrated*. Vol. 5. Andre Deutsch, London. 334 p.
- Dunsterville, G.C.K. & Garay, L.A. 1976. *Venezuelan Orchids Illustrated*. Vol. 6. Andre Deutsch, London. 463 p.
- Dzwonko, Z. & Kornas, J. 1978. A numerical analysis of the distribution of Pteridophytes in Zambia. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Jagiellonskiego, Prace Botaniczne* 6:39-49.
- Dzwonko, Z. & Kornas, J. 1994. Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (Central Africa): a numerical approach. *Journal of Biogeography* 21:491-501.
- ENCYCLOPAEDIA BRITANNICA. 1980. *Atlas Barsa*. 6th ed. Rand McNally & Company, Chicago. 288 p.
- Escudero, A. 1996. Community patterns on exposed cliffs in a Mediterranean calcareous mountain. *Vegetatio* 125:99-110.
- Fagnani, M.P.K. & Siqueira, C.I.S. 1993. Orquídeas da restinga de Massambaba - II. *Orquidário* 7(2):59-62.

- Fasham, M.J.R. 1977. A comparison of Nonmetric Multidimensional Scaling, Principal Components and Reciprocal Averaging for ordination of simulated coenoclines, and coenoplanes. *Ecology* 58(3):551-561.
- Félix, L.P. 1987. Orquídeas do herbário Prof. Jayme Coelho de Moraes (EAN). *Anais do I Encontro Cearense de Orquidófilos*. pp. 50-61.
- Fensham, R.J. 1995. Floristics and environmental relations of inland dry rainforest in north Queensland, Australia. *Journal of Biogeography* 22:1047-1063.
- Fernandes, A.G. & Bezerra, P. 1990. *Estudo Fitogeográfico do Brasil*. Stylos Comunicações, Fortaleza. 205 p.
- Fernández-Palacios, J.M. & Nicolás, J.P. 1995. Altitudinal pattern of vegetation on Tenerife. *Journal of Vegetation Science* 6:183-190.
- Foldats, E. 1969. Orchidaceae. *In Flora de Venezuela*. Vol. 15(1). (ed. Lasser, T.). Instituto Botánico, Caracas. pp. 1-502.
- Foldats, E. 1970a. Orchidaceae. *In Flora de Venezuela*. Vol. 15(2). (ed. Lasser, T.). Instituto Botánico, Caracas. pp. 1-523.
- Foldats, E. 1970b. Orchidaceae. *In Flora de Venezuela*. Vol. 15(4). (ed. Lasser, T.). Instituto Botánico, Caracas. pp. 1-558.
- Foldats, E. 1970c. Orchidaceae. *In Flora de Venezuela*. Vol. 15(3). (ed. Lasser, T.). Instituto Botánico, Caracas. pp. 1-522.
- Fontoura, T. 1995. Distribution patterns of five Bromeliaceae genera in Atlantic Rainforest, Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana* 16:79-93.
- Forero, E. 1988. Botanical exploration and Phytogeography of Colombia: past, present and future. *Taxon* 37(3):561-566.
- Forero, E. & Gentry, A.H. 1988. Neotropical plant distribution patterns with emphasis on Northwestern South America: a preliminary overview. *In Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns*. (eds. Heyer, W.R. & Vanzolini, P.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. pp. 21-37.
- Fosberg, F.R. 1979. Tropical Floristic Botany - concepts and status - with special attention to tropical islands. *In Tropical Botany*. (eds. Larsen, K. & Holm-Nielsen, L.B.). Academic Press, London. pp. 89-105.
- Francisco-Ortega, J.; Jackson, M.T.; Santos-Guerra, A.; Fernández-Galván, M. & Ford-Lloyd, B.V. 1994. The phytogeography of the *Chamaecytisus proliferus* (L. fil.) Link (Fabaceae: Genisteae) complex in the Canary Islands: a multivariate analysis. *Vegetatio* 110:1-17.
- Friesen, N.; Bolognini, G. & Nimis, P.L. 1993. Quantitative phytogeography of the genus *Allium* in Siberia and Mongolia. *Nordic Journal of Botany* 13:295-307.
- Fuertes, E.; Burgaz, A.R. & Escudero, A. 1996. Pre-climax epiphyte communities of bryophytes and lichens in Mediterranean forests from the Central Plateau (Spain). *Vegetatio* 123:139-151.

- Fuls, E.R.; Bredenkamp, G.J. & van Rooyen, N. 1992. Plant communities of the rocky outcrops of the northern Orange Free State, South Africa. *Vegetatio* 103:79-92.
- Garay, L.A. 1954. New and noteworthy records for Argentine Orchidology. *Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales y Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 1(6):1-11.
- Garay, L.A. 1964. Evolutionary significance of geographical distribution of orchids. *In Proceedings of the Fourth World Orchid Conference*. Straits Times Press, Singapore. pp. 170-187.
- Garay, L.A. 1972. On the origin of the Orchidaceae, II. *Journal of the Arnold Arboretum* 53:202-215.
- Gauch Jr., H.G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 298 p.
- Gauch Jr., H.G. & Whittaker, R.H. 1981. Hierarchical classification of community data. *Journal of Ecology* 69:537-557.
- Gauch Jr., H.G.; Whittaker, R.H. & Singer, S.B. 1981. A comparative study of nonmetric ordinations. *Journal of Ecology* 69:135-152.
- Gauch Jr., H.G.; Whittaker, R.H. & Wentworth, T.R. 1977. A comparative study of Reciprocal Averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology* 65:157-174.
- Gentry, A.H. 1979. Distribution patterns of Neotropical Bignoniaceae: some Phytogeographic implications. *In Tropical Botany*. (eds. Larsen, K. & Holm-Nielsen, L.B.). Academic Press, London. pp. 339-354.
- Gentry, A.H. 1982a. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Gentry, A.H. 1982b. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.
- Gentry, A.H. 1986. Sumario de patrones fitogeograficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonia. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales* 16(61):101-116.
- Gentry, A.H. 1989. Speciation in tropical forests. *In Tropical Forests*. Academic Press, London. pp. 113-134.
- Gentry, A.H. & Dodson, C.H. 1987. Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Giulietti, A. M. & Pirani, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. *In Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns*. (eds. Heyer, W.R. & Vanzolini, P.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. pp. 39-69.

- Giulietti, A.M.; Menezes, N.L.; Pirani, J.R.; Meguro, M. & Wanderley, M.G. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista de espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 9:1-151.
- Giulietti, A.M.; Pirani, J.R. & Harley, R.M. 1997. Espinhaço Range region - Eastern Brazil. In *Centres of Plant Diversity*. vol. 3. The Americas. (eds. Davis, S.D.; Heywood, V.H.; Herrera-MacBryde, O.; Villa-Lobos, J. & Hamilton, A.C.). The World Wide Fund for Nature & The World Conservation Union, London. pp. 397-404.
- Gnanadesikan, R. & Kettenring, J.R. 1989. Discriminant Analysis and Clustering - Panel on Discriminant Analysis, Classification, and Clustering. *Statistical Science* 4(1):34-69.
- Goodall, D.W. 1986. Classification and ordination: their nature and role in Taxonomy and community studies. *Coenoses* 1(1):3-9.
- Gower, J.C. 1967. A comparison of some methods of cluster analysis. *Biometrics* 23:623-637.
- Gower, J.C. 1969. A survey of numerical methods useful in Taxonomy. *Acarologia* 11(3):357-375.
- Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:857-874.
- Gower, J.C. 1985. Measures of similarity, dissimilarity, and distance. In *Encyclopedia of Statistical Sciences*. Vol. 5. (eds. Kotz, S.; Johnson, N.L. & Read, C.B.). John Wiley & Sons, New York. pp. 397-405.
- de Granville, J-J. 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In *Biological Diversification in the Tropics*. (ed. Prance, G.T.). Columbia University Press, New York. pp. 159-181.
- de Granville, J-J. 1988. Phytogeographical characteristics of the Guianan forests. *Taxon* 37(3):578-594.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3^a ed. University of California Press, Berkeley. 359 p.
- Greig-Smith, P.; Austin, M.P. & Withmore, T.C. 1967. The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association analysis and Principal Component Ordination of rain forest. *Journal of Ecology* 55:483-503.
- van Groenewoud, H. 1976. Theoretical considerations on the covariation of plant species along ecological gradients with regard to multivariate analysis. *Journal of Ecology* 64:837-848.
- Guevara, S.; Meave, J.; Moreno-Casasola, P.; Laborde, J. & Castillo, S. 1994. Vegetation y flora de potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 28:1-27.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165(3889):131-137.
- Haffer, J. 1982. General aspects of refuge theory. In *Biological Diversification in the Tropics*. (ed. Prance, G.T.). Columbia University Press, New York. pp. 6-24.

- Hagmeier, E.M. 1966. A numerical analysis of the distributional patterns of North American Mammals. II. Re-evaluation of the provinces. *Systematic Zoology* 15(3):279-299.
- Hagmeier, E.M. & Stults, C.D. 1964. A numerical analysis of the distribution patterns of North American Mammals. *Systematic Zoology* 13(3):125-155.
- Hágsater, E. 1993. *Epidendrum anceps* or *Epidendrum secundum*? *Orquidea (México)* 13(1-2):153-158.
- Harley, R.M. 1988. Evolution and distribution of Eriope (Labiatae), and its relatives, in Brazil. *In Proceedings of a Workshop on Neotropical distribution patterns.* (eds. Heyer, W.R. & Vanzolini, P.). Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. pp. 71-120.
- Harley, R.M. & Mayo, S.J. 1980. Towards a checklist of the flora of Bahia. Royal Botanic Gardens, Kew. 250 p.
- Harley, R.M. & Simmons, N.A. 1986. Florula of Mucugê. Royal Botanic Gardens, Kew. 227 p.
- Hengeveld, R. 1990. *Dynamic Biogeography.* Cambridge University Press, Cambridge. 249 p.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal Averaging: an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology* 61:237-249.
- Hill, M.O. 1979a. DECORANA - a FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Cornell University, Ithaca. 52 p.
- Hill, M.O. 1979b. TWINSPAN - a FORTRAN Program for Arranging Multivariate data in an Ordered Two-Way Table by Classification of Individuals and Attributes. Cornell University, Ithaca. 90 p.
- Hill, M.O. 1991. Patterns of species distribution in Britain elucidated by Canonical Correspondence Analysis. *Journal of Biogeography* 18:247-255.
- Hill, M.O. & Gauch Jr., H.G. 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.
- Hnatiuk, R.J. & Maslin, B.R. 1988. Phytogeography of *Acacia* in Australia in relation to climate and species-richness. *Australian Journal of Botany* 36:361-383.
- Hoehne, F.C. 1927. Aspecto e flora das serras de Minas Gerais. *Ceres* 3(2):85-93.
- Hoehne, F.C. 1940. Orchidáceas. *In Flora Brasílica.* Vol. 12(1). (ed. Hoehne, F.C.). Instituto de Botânica, São Paulo. pp. 1-254.
- Hoehne, F.C. 1942. Orchidáceas. *In Flora Brasílica.* Vol. 12(6). (ed. Hoehne, F.C.). Instituto de Botânica, São Paulo. pp. 1-218.
- Hoehne, F.C. 1945. Orchidáceas. *In Flora Brasílica.* Vol. 12(2). (ed. Hoehne, F.C.). Instituto de Botânica, São Paulo. pp. 1-389.

- Hoehne, F.C. 1949. Iconografia das Orchidáceas do Brasil. Secretaria da Agricultura, São Paulo. 302 p.
- Hoehne, F.C. 1953. Orchidáceas. *In* Flora Brasílica. Vol. 12(7). (ed. Hoehne, F.C.). Instituto de Botânica, São Paulo. pp. 1-397.
- Holien, H. 1996. The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in Central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters. *Nordic Journal of Botany* 17:55-76.
- Hubálek, Z. 1982. Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biological Reviews* 57:669-689.
- Huber, O. 1988. Guyana highlands versus Guyana lowlands, a reappraisal. *Taxon* 37(3):595-614.
- Huber, O. & Berry, P. 1995. Mapa Topográfico de la Guayana Venezolana. CVG EDELCA & Missouri Botanical Garden. Scale 1:2.000.000.
- Hueck, K. 1957. Sobre a origem dos campos cerrados do Brasil e algumas observações no seu limite meridional. *Revista Brasileira de Geografia* 19(1):67-82.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. 1986. *Cladistic Biogeography*. Clarendon Press, Oxford. 98 p.
- Ibisch, P.L.; Rauer, G.; Rudolph, D. & Barthlott, W. 1995. Floristic, biogeographical and vegetational aspects of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in eastern Bolivia. *Flora* 190:299-314.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA (ed.). 1971. Índice de Topônimos da Carta do Brasil ao Milionésimo. Rio de Janeiro. 322 p.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA. 1972. Carta do Brasil ao Milionésimo. Departamento de Documentação e Divulgação Geográfica e Cartográfica. Brasília. 46 p.
- INSTITUTO GEOGRAFICO "AUGUSTO CODAZZI" (ed.). 1977. Atlas de Colombia. 3ª ed. Bogota. 283 p.
- INSTITUTO NACIONAL DE PLANIFICACION (ed.). 1970. Atlas Historico Geografico y de Paisages Peruanos. Lima. 738 p.
- Islebe, G.A. & Velázquez, A. 1994. Affinity among mountain ranges in Megamexico: a phytogeographical scenario. *Vegetatio* 115:1-9.
- Jackson, D.A. 1993a. Multivariate analysis of benthic invertebrate communities: the implication of choosing particular data standardizations, measures of association, and ordination methods. *Hydrobiologia* 268:9-26.
- Jackson, D.A. 1993b. Stopping rules in Principal Components Analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74(8):2204-2214.
- Jackson, D.A. 1995. Bootstrapped Principal Components Analysis - reply to Mehlman *et al.* *Ecology* 76(2):644-645.

- Jackson, D.A. & Somers, K.M. 1991. Putting things in order: the ups and downs of Detrended Correspondence Analysis. *The American Naturalist* 137(5):704-712.
- Jackson, D.A.; Somers, K.M. & Harvey, H.H. 1989. Similarity coefficients: measures of co-occurrence and association or simply measures of occurrence? *The American Naturalist* 133(3):436-453.
- Jacobson Jr., G.L. & Grimm, E.C. 1986. A numerical analysis of Holocene forest and prairie vegetation in central Minnesota. *Ecology* 67(4):958-966.
- Janowitz, M.F. 1980. Similarity measures on binary data. *Systematic Zoology* 29:342-359.
- Jardine, N. 1972. Computational Methods in the Study of Plant Distribution. *In Taxonomy, Phytogeography and Evolution.* (ed. Valentine, D.H.). Academic Press, London. pp. 381-393.
- Jarvis, D.I. & Helin, L. 1993. Vegetation patterns in the *Pinus yunnanensis*-sclerophyllous broadleaved forests, Mianning County, Sichuan Province, China. *Journal of Biogeography* 20:505-524.
- Johnson, A.E. 1992. Programa "Orquideas" - listado tentativo de las orquideas de la Argentina (abundancia-distribucion-conservacion). Boletín Técnico de la Fundación Vida Silvestre Argentina. Vol. 11. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires., 82 p.
- Johnson, C.G. & Bowden, J. 1973. Problems Related to the Transoceanic Transport of Insects, Especially Between the Amazon and Congo Areas. *In Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review.* (eds. Meggers, B.J.; Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D.). Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 207-222.
- Joly, A.B. 1970. Conheça a vegetação brasileira. Editora da Universidade de São Paulo & Editora Polígono, São Paulo. 181 p.
- Kenkel, N.C. & Booth, T. 1987. A comparison of presence-absence resemblance coefficients for use in biogeographical studies. *Coenoses* 2(1):25-30.
- Kenkel, N.C. & Bradfield, G.E. 1986. Epiphytic vegetation on *Acer macrophyllum*: a multivariate study of species-habitat relationships. *Vegetatio* 68:43-53.
- Kenkel, N.C. & Orłóci, L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67(4):919-928.
- Kent, M. & Ballard, J. 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio* 78:109-124.
- Kershaw, K.A. & Looney, J.H.H. 1985. Quantitative and Dynamic Plant Ecology. 3^a ed. Edward Arnold, London. 282 p.
- Kirkbride Jr., J.H. & Filgueiras, T.S. 1993 Índice de Topônimos do Distrito Federal, Brasil. The New York Botanical Garden, New York. 94 p.

- Knox, R.G. 1989. Effects of detrending and rescaling on correspondence analysis: solution stability and accuracy. *Vegetatio* 83:129-136.
- Kraenzlin, F. 1893. Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Habenaria* Willd. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 16:52-223.
- Kraenzlin, F. 1901. *Orchidacearum Genera et Species*. Vol. 1. Mayer & Müller, Berlin. 986 p.
- Kraenzlin, F. 1922. *Orchidaceae-Monandreae. Tribus Oncidiinae-Odontoglossae, pars II. In Das Pflanzenreich: Vol. IV.50(80)*. (ed. Engler, A.). Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig. pp. 1-344.
- Kruskal, J.B. 1964). *Nonmetric Multidimensional Scaling: a numerical method*. *Psychometrika* 29(2):115-129.
- Kumar, S. 1996. Trends in structural compositional attributes of dune-interdune vegetation and their edaphic relations in the Indian desert. *Vegetatio* 124:73-93.
- Laclau, P. 1994. La conservación de los recursos naturales y el hombre en la selva paranaense. *Boletín Técnico de la Fundación Vida Silvestre Argentina* 20:1-139.
- Lamont, B.B. & Connel, S.W. 1996. Biogeography of *Banksia* in southwestern Australia. *Journal of Biogeography* 23:295-309.
- Lance, G.N. & Williams, W.T. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. *The Computer Journal* 9:373-380.
- Ledru, M.-P.; Salgado-Labouriau, M.L. & Lorscheitter, M.L. 1998. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99:131-142.
- van Leerdam, A.; Zagt, R.J. & Veneklaas, E.J. 1990. The distribution of epiphyte growth-forms in the canopy of a Colombian cloud-forest. *Vegetatio* 87:59-71.
- Leoni, L.S. 1990. *Habenaria* Willd. no município de Carangola - MG. *Pabstia* 1(3):25-31.
- Leoni, L.S. 1993. *Orchidaceae em Carangola, Minas Gerais*. *Pabstia* 4(2):1-19.
- Lindeman, J.C. 1990. *Topographic Index for Surinam*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht. 52 p.
- Linder, H.P. 1983. The historical phytogeography of the Disinae (Orchidaceae). *Bothalia* 14(3-4):565-570.
- Longhi-Wagner, H.M. 1990. Diversidade e distribuição geográfica das espécies de *Aristida* L. (Gramineae) ocorrentes no Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 4(1):105-124.
- Lourenço, W.R. 1991. La "province" biogéographique Guyanaise; étude de la biodiversité et des centres d'endémisme en vue de la conservation des patrimoines génétiques. *Compte-Rendu des Seances de la Société de Biogéographie* 67(2):113-131.

- Ludwig, J.A. & Reynolds, J.F. 1988. *Statistical Ecology - a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York. 337 p.
- Luer, C.L. 1976. *Icones Pleurothallidinarum (Orchidaceae): Miscellaneous species in the Pleurothallidinae*. *Selbyana* 3(3/4):203-407.
- Magalhães, G.M. 1956. Contribuição para o conhecimento da flora dos campos alpinos de Minas Gerais - 1953-1954. *Anais da V Reunião Anual da Sociedade Botânica do Brasil*. Imprensa Universitária, Porto Alegre. pp. 227-304.
- Maguire, B. 1970. On the flora of the Guayana highlands. *Biotropica* 2(2):85-100.
- Major, J. 1988. Endemism: a botanical perspective. *In Analytical Biogeography* (ed. Myers, A.A. & Giller, P.S.). Chapman and Hall, London. pp. 117-146.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate Statistical Methods, a primer*. Chapman & Hall, London. 159 p.
- Marquez, A.L.; Real, R.; Vargas, J.M. & Salvo, A.E. 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 24:613-631.
- Martinelli, G. & Vaz, A.M.S.F. 1986/1988. Padrões fitogeográficos em Bromeliaceae dos campos de altitude da floresta pluvial costeira do Brasil, no Estado do Rio de Janeiro. *Rodriguésia* 64/66:3-10.
- McCoy, E.D.; Bell, S.S. & Walters, K. 1986. Identifying biotic boundaries along environmental gradients. *Ecology* 67(3):749-759.
- McCoy, E.D. & Heck Jr., K.L. 1987. Some observations on the taxonomic similarity in large-scale biogeography. *Journal of Biogeography* 14:79-87.
- McDonald, D.J.; Cowling, R.M. & Boucher, C. 1996. Vegetation-environment relationships on species-rich coastal mountain range in the fynbos biome (South Africa). *Vegetatio* 123:165-182.
- McLaughlin, S.P. 1992. Are floristic areas hierarchically arranged? *Journal of Biogeography* 19:21-32.
- Meguro, M.; Pirani, J.R.; Mello-Silva, R. & Giulietti, A.M. 1996. Caracterização florística e estrutural de matas ripárias e capões de altitude da serra do Cipó, Minas Gerais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 15:13-29.
- Mehlman, D.W.; Shepherd, U.L. & Kelt, D.A. 1995. Bootstrapping Principal Components Analysis - a comment. *Ecology* 76(2):640-643.
- Mellmann-Brown, S. & Barbour, G. 1995. Understory/overstory species patterns through a Sierra Nevada ecotone. *Phytocoenologia* 25(1):89-106.
- Miller, D. & Warren, R. 1994. Orchids of the high mountain Atlantic rain forest in Southeastern Brazil. *Salamandra Consultoria Editorial*, Rio de Janeiro. 182 p.
- Milligan, G.W. 1981. A Monte Carlo study of thirty internal criterion measures for cluster analysis. *Psychometrika* 46(2):187-199.

- Milligan, G.W. & Cooper, M.C. 1985. An examination of procedures for determining the number of clusters in a data set. *Psychometrika* 50(2):159-179.
- Minchin, P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69:89-107.
- MINISTERIO DE TRANSPORTE Y COMUNICACIONES. 1978. Mapa vial de Venezuela. Oficina de Planeamiento de la Dirección General de Vialidad. Scale 1:1,000,000.
- Miranda, F.E.L.F. 1983. Algumas notas sobre ocorrência de orquídeas na região de Tucuruí -II. *Boletim da Associação de Orquidófilos do Amazonas* 3(6):191-192.
- Miranda, F.E.L.F. 1993. Estudos em *Laelia* (Orchidaceae) - 1. *Bradea* 6(18):155-164.
- Miranda, F.E.L.F. 1996. Orquídeas da Amazônia Brasileira. *Expressão e Cultura*, Rio de Janeiro. 191 p.
- Miranda, F.E.L.F. & Oliveira, R.R. 1983. Orquídeas rupícolas do morro do Pão de Açúcar, Rio de Janeiro. *Atas da Sociedade Botânica do Brasil, seção Rio de Janeiro* 1(18):99-105.
- Mojena, R. 1977. Hierarchical grouping methods and stopping rules: an evaluation. *The Computer Journal* 20(4):359-363.
- Moore, D.M. 1972. Connections between cool temperate floras with particular reference to Southern South America. *In Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. (ed. Valentine, D.H.). Academic Press, London. pp. 115-138.
- Mori, S.A. & Brown, J.L. 1994. Report on wind dispersal in lowland moist forest in central French Guiana. *Brittonia* 46(2):105-125.
- Morton, J.K. 1972. Phytogeography of the West African mountains. *In Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. (ed. Valentine, D.H.). Academic Press, London. pp. 221-236.
- Mucina, L. 1997. Classification of vegetation: past, present and future. *Journal of Vegetation Science* 8:751-760.
- Myers, A.A. & Giller, P.S. 1988. Process, pattern and scale in biogeography. *In Analytical Biogeography* (ed. Myers, A.A. & Giller, P.S.). Chapman and Hall, London. pp. 1-12.
- Myklestad, A. & Birks, H.J.B. 1993. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. *Journal of Biogeography* 20:1-32.
- Nelson, B.W.; Ferreira, C.A.C.; Silva, M.F. & Kawasaki, M.L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345:714-716.
- Nicholson, B.J.; Gignac, L.D. & Bayley, S.E. 1996. Peatland distribution along a north-south transect in the Mackenzie River Basin in relation to climatic and environmental gradients. *Vegetatio* 126:119-133.

- Nimis, P.L. & Bolognini, G. 1993. Quantitative phytogeography of the Italian beech forests. *Vegetatio* 109:125-143.
- Oakwood, M.; Jurado, E.; Leishman, M. & Westoby, M. 1993. Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *Journal of Biogeography* 20:563-572.
- OFFICE OF GEOGRAPHY / DEPARTMENT OF THE INTERIOR. 1961. NIS Gazetteer - Venezuela. Central Intelligence Office, Washington.
- Oksanen, J. 1988. A note on the occasional instability of detrending in correspondence analysis. *Vegetatio* 74:29-32.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. 1997. Instability of ordination results under changes in input data order: explanations and remedies. *Journal of Vegetation Science* 8:447-454.
- Oksanen, L. & Virtanen, R. 1995. Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* 153:1-80.
- Oliveira-Filho, A.T. 1993. Gradient Analysis of an area of coastal vegetation in the State of Paraíba, Northeastern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 50(2):217-236.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52(2):141-194.
- Oliver, E.G.H.; Linder, H.P. & Rourke, J.P. 1983. Geographical distribution of present-day Cape taxa and their phytogeographical significance. *Bothalia* 14(3/4):427-440.
- Pabst, G.F.J. 1953. Contribuição para o conhecimento das orquídeas de Santa Catarina e sua dispersão geográfica - I (conclusão). *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* 5:39-93.
- Pabst, G.F.J. 1955. Orchidaceae Lutzianae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 53(2-4):359-366.
- Pabst, G.F.J. 1957a. Viagens botânicas através de Minas Gerais. *Orquídea (Rio de Janeiro)* 19(2):54-56.
- Pabst, G.F.J. 1957b. Viagens botânicas através de Minas Gerais - II. *Orquídea (Rio de Janeiro)* 19(3):108-110.
- Pabst, G.F.J. 1957c. Viagens Botânicas através de Minas Gerais - III. *Orquídea (Rio de Janeiro)* 19(6):234-236.
- Pabst, G.F.J. 1958a. Viagens botânicas através de Minas Gerais - IV. *Orquídea (Rio de Janeiro)* 20(3):100-102.
- Pabst, G.F.J. 1958b. Viagens botânicas através de Minas Gerais - V. *Orquídea (Rio de Janeiro)* 20(4):165-169.

- Pabst, G.F.J. 1959a. Orchidaceae novae riograndenses a cl. João Dutra descriptae vel nominatae sed nunquam luci editae - II. Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues 10:125-139.
- Pabst, G.F.J. 1959b. As orquídeas do Rio Grande do Sul. Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues 10:141-161.
- Pabst, G.F.J. 1971. Orquídeas do cerrado. In III Simpósio sobre o Cerrado. Edgar Blücher & Universidade de São Paulo, São Paulo. pp. 161-163.
- Pabst, G.F.J. 1972. Sinopse das orquídeas de Pernambuco com descrição de uma espécie nova: *Vanilla denticulata*. Anais do XXIII Congresso Nacional de Botânica. pp. 105-110.
- Pabst, G.F.J. & Dungs, F. 1975. Orchidaceae Brasilienses. Vol. 1. Kurt Schmiersow, Hildesheim. 408 p.
- Pabst, G.F.J. & Dungs, F. 1977. Orchidaceae Brasilienses. Vol. 2. Kurt Schmiersow, Hildesheim. 418 p.
- Pabst, G.F.J. & Strang, H.E. 1977. Orquídeas na Serra do Caraça. In Trabalhos de XXVI Congresso Nacional de Botânica. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. pp. 435-442.
- Pádua, M.T.J. s.d. Parques Nacionais e Reservas Equivalentes. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Brasília. 35 p.
- Palmer, M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of Canonical Correspondence Analysis. Ecology 74(8):2215-2230.
- Patten, R.S. & Ellis, J.E. 1995. Patterns of species and community distributions related to environmental gradients in an arid tropical ecosystem. Vegetatio 117:69-79.
- Pedersen, B. 1990. Distributional patterns of vascular plants in Fennoscandia: a numerical approach. Nordic Journal of Botany 10(2):163-189.
- Peet, R.K.; Knox, R.G.; Case, J.S. & Allen, R.B. 1988. Putting things in order: the advantages of Detrended Correspondence Analysis. The American Naturalist 131(6):924-934.
- Pereira, J.R.G. 1993 Um estudo sobre alguns métodos hierárquicos para análise de agrupamentos. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 147 p.
- Pereira, L.A. 1981. Orquídeas de Alagoas. Serviços Gráficos de Alagoas, Maceió. 92 p.
- Phipps, J.B. 1975. Bestblock: optimizing grid size in biogeographic studies. Canadian Journal of Botany 53(15):1447-1452.
- Phipps, J.B. & Cullen, J. 1976. Centres of diversity quantified - a maximum variance approach to a biogeographic problem. Vegetatio 31:147-159.
- van der Pijl, L. 1972. Principles of Dispersal in Higher Plants, Springer-Verlag, Berlin. 162 p.

- Pirani, J.R.; Giuletta, A.M.; Mello-Silva, R. & Meguro, M. 1994. Checklist and patterns of geographical distribution of the vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 17(2):133-147.
- Pirintsos, S.A.; Diamantopoulos, J. & Stamou, G.P. 1993. Analysis of the vertical distribution of epiphytic lichens on *pinus nigra* (Mount Olympos, Greece) along an altitudinal gradient. *Vegetatio* 109:63-70.
- Pirintsos, S.A.; Diamantopoulos, J. & Stamou, G.P. 1995. Analysis of the distribution of epiphytic lichens within homogenous *Fagus Sylvatica* stands along an altitudinal gradient (Mount Olympos, Greece). *Vegetatio* 116:33-40.
- Podani, J. 1989. Comparison of ordinations and classifications of vegetation data. *Vegetatio* 83:111-128.
- Podani, J. 1997. On the sensitivity of ordination and classification methods to variation in input order of data. *Journal of Vegetation Science* 8:153-156.
- Poncy, O. 1991. Le genre *Inga* dans les Guyanes: notes phytogéographiques. *Compte-Rendu des Seances de la Societe de Biogeographie* 67(2):95-111.
- Porembski, S.; Brown, G. & Barthlott, W. 1995. An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depressions of Ivorian inselbergs. *Vegetatio* 117:151-163.
- Poynton, J.C. 1983. The dispersal versus vicariance debate in biogeography. *Bothalia* 14(3/4):455-460.
- Prance, G.T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazonica* 3:5-26.
- Prance, G.T. 1979. Distribution patterns of lowland Neotropical species with relation to history, dispersal and Ecology, with special reference to Chrysobalanaceae, Caryocaraceae and Lecythydaceae. *In Tropical Botany*. (eds. Larsen, K. & Holm-Nielsen, L.B.). Academic Press, London. pp. 59-87.
- Prance, G.T. 1982a. Forest refuges: evidence from woody Angiosperms. *In Biological Diversification in the Tropics*. (ed. Prance, G.T.). Columbia University Press, New York. pp. 137-157.
- Prance, G.T. 1982b. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:594-624.
- Prance, G.T. & Mori, S.A. 1983. Dispersal and distribution of Lecythydaceae and Chrysobalanaceae. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* 7:163-186.
- Prentice, I.C. 1977. Non-metric ordination methods in ecology. *Journal of Ecology* 65:85-94.
- Prentice, I.C. 1980. Vegetation analysis and order invariant gradient models. *Vegetatio* 42:27-34.
- Pridgeon, A. 1995. *The Illustrated Encyclopaedia of Orchids*. Timber Press, Portland. 304 p.

- Proctor, M.C.F. 1967. The distribution of British liverworts: a statistical analysis. *Journal of Ecology* 55:119-135.
- Rambo, B. 1965. Orchidaceae Riograndenses. *Iheringia (Botânica)* 13:1-96.
- Ramirez, N.; Gil, C.; López, M.; Hokeche, O. & Brito, Y. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Guayana Venezolana. *Acta Científica Venezolana* 39:457-469.
- Rand, W.M. 1971. Objective criteria for evaluation of clustering methods. *Journal of the American Statistical Association, Theory and Methods Section* 66(336):846-850.
- Raven, P.H. 1979. Plate tectonics and southern hemisphere biogeography. *In Tropical Botany*. (eds. Larsen, K. & Holm-Nielsen, L.B.). Academic Press, London. pp. 3-24.
- Raven, P.H. 1983. The migration and evolution of floras in southern hemisphere. *Bothalia* 14(3/4):325-328.
- Raven, P.H. & Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm Biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61:539-673.
- Raven, P.H. & Axelrod, D.I. 1975. History of the Flora and Fauna of Latin America. *American Scientist* 63(4):420-429.
- Rheinhardt, R.D. 1992. Disparate distribution patterns between canopy and subcanopy life-forms in two temperate North American forests. *Vegetatio* 103:67-77.
- Renz, J. 1992. The genus *Habenaria* (Orchidaceae) in the Guianas. *Candollea* 47(2):483-512.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Garcia, J.P.M. & Monteiro, R. 1994. Distribuição das espécies de orquídeas na planície litorânea (restinga) da Praia da Fazenda, Município de Ubatuba, SP. *Arquivos de Biologia e Tecnologia (Curitiba)* 37(3):515-526.
- Ridley, H.N. 1930. *The Dispersal of Plants Throughout the World*. L. Reeve & Co., London. 744 p.
- Rizzini, C.T. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. vol. 2. Aspectos Sociológicos e Florísticos. São Paulo, Hucitec & Editora da Universidade de São Paulo. 374 p.
- Rohlf, F.J. 1988. *NTSYS-pc - Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Exeter Publishing, Setauket. 194 p.
- Rydgren, K. 1996. Vegetation-environment relationships of old-growth spruce forest vegetation in Ostmarka Nature Reserve, SE Norway, and comparison of three ordination methods. *Nordic Journal of Botany* 16:421-439.
- Salis, S.M.; Shepherd, G.J. & Joly, C.A. 1995. Floristic comparison of mesophytic semideciduous forests of the interior of the state of São Paulo, Southeast Brazil. *Vegetatio* 119:155-164.
- Sanford, W.W. 1974. The Ecology of Orchids. *In The Orchids: Scientific Studies*. (ed. Withner, C.L.). John Wiley & Sons, New York. pp. 1-100.

- Sanford, W.W. 1974. Epiphitic orchid distribution as characterizing vegetation. *In* Anales de la 7ª Conferencia Mundial de Orquideologia. Asociacion Colombiana de Orquideologia, Medellin. pp. 153-169.
- Schelpe, E.A.C.L.E. 1983. Aspects of phytogeography of African Pteridophyta. *Bothalia* 14(3/4):417-419.
- Schlechter, R. 1919. Die Orchideenfloren der südamerikanischen Kordillerenstaaten. I. Venezuela. *In* Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte. Vol. 6. (ed. Fedde, F.). Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin. pp. 1-100.
- Schlechter, R. 1920. Die Orchideenfloren der südamerikanischen Kordillerenstaaten II. Colombia. *In* Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. Beihefte. Vol. 7. (ed. Fedde, F.). Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin. pp. 1-301.
- Schlechter, R. 1921a. Die Orchideenfloren des südamerikanischen Kordillerenstaaten. III. Ecuador. *In* Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte. Vol. 8. (ed. Fedde, F.). Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin. pp. 1-164.
- Schlechter, R. 1921b. Die Orchideenfloren des südamerikanischen Kordillerenstaaten. IV. Peru. *In* Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte. Vol. 8. (ed. Fedde, F.). Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin. pp. 1-182.
- Schlechter, R. 1922. Die Orchideenfloren der südamerikanischen Kordillerenstaaten. V. Bolivia. *In* Repertorium specierum novarum regni vegetabilis Beihefte. Vol. 10. (ed. Fedde, F.). Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin. pp. 1-80.
- Schlechter, R. 1925. Die Orchideenflora von Rio Grande do Sul. *In* Repertorium specierum novarum regni vegetabilis Beihefte. Vol. 35. (ed. Fedde, F.). Verlag des Repertoriums, Dahlem bei Berlin. pp. 1-108.
- Schlechter, R. 1927. Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung. Paul Parey, Berlin. 960 p.
- Schmid, R. & Schmid, M.J. 1973. Fossils attributed to Orchidaceae. *American Orchid Society Bulletin* 42(1):17-27.
- Schoener, A. 1988. Experimental island biogeography. *In* Analytical Biogeography (ed. Myers, A.A. & Giller, P.S.). Chapman and Hall, London. pp. 483-512.
- Schweinfurth, C. 1958 Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30(1):1-260.
- Schweinfurth, C. 1959. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30(2):261-531.
- Schweinfurth, C. 1960. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30(3):533-786.
- Schweinfurth, C. 1967. Orchidaceae of the Guayana Highland. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 14(3):69-214.
- Seidenfaden, G. 1976. Orchid genera in Thailand IV. *Liparis* L.C. Rich. *Dansk Botanisk Arkiv* 31(1):1-105.

- Seischab, F.K. & Bernard, J.M. 1991. Pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) communities in central and western New York. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 118(4):412-423.
- Shaltout, K.H.; El-Kady, H.F. & Al-Sodany, Y.M. 1995. Vegetation analysis of the Mediterranean region of Nile Delta. *Vegetatio* 116:73-83.
- Shepherd, G.J. (ed.). 1996. FITOPAC 1. Campinas. 97 p.
- Sheviak, C.J. & Catling, P.M. 1980. The identity and status of *Spiranthes ochroleuca* (Rydberg) Rydberg. *Rhodora* 82(832):525-562.
- Silva, A.F. & Shepherd, G.J. 1986. Comparações florísticas entre algumas matas brasileiras utilizando análise de agrupamento. *Revista Brasileira de Botânica* 9(1):81-86.
- Simon, B.K. & Jacobs, S.W.L. 1990. Gondwanan grasses in the Australian flora. *Austrobaileya* 3(2):239-260.
- Smith, A.C. 1973. Angiosperm Evolution and the Relationship of the Floras of Africa and America. *In Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. (eds. Meggers, B.J.; Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D.). Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 49-61.
- Sneath, H.A. 1967. Conifer distribution and continental drift. *Nature* 215:467-470.
- Sokal, R.R. 1966. Numerical Taxonomy. *Scientific American* 215:106-166.
- Solbrig, O.T. 1972. New approaches to the study of disjunctions with special emphasis on American amphitropical desert disjunctions. *In Taxonomy, Phytogeography and Evolution* (ed. Valentine, D.H.). Academic Press, London. pp. 85-100.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold, London. 216 p.
- Stern, W.L. 1988. The Long-Distance Dispersal of *Oeceoclades maculata*. *American Orchid Society Bulletin* 57(9):960-971.
- Steyermark, J.A. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. *In Tropical Botany*. (eds. Larsen, K. & Holm-Nielsen, B.). Academic Press, London. pp. 185-221.
- Steyermark, J.A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. *In Biological Diversification in the Tropics*. (ed. Prance, G.T.). Columbia University Press, New York. pp. 182-220.
- Stott, P. 1981. *Historical Plant Geography*. George Allen & Unwin, London. 151 p.
- Stoutamire, W.P. 1964. Seeds and seedlings of native orchids. *The Michigan Botanist* 3:107-119.
- Tausch, R.J.; Charlet, D.A.; Weixelman, D.A. & Zamudio, D.C. 1995. Patterns of ordination and classification instability resulting from changes in input data order. *Journal of Vegetation Science* 6:897-902.

- Thorne, R.F. 1972. Major Disjunctions in the Geographic Ranges of Seed Plants. *The Quarterly Review of Biology* 47(4):365-411.
- Thorne, R.F. 1973. Floristic Relationships between Tropical Africa and Tropical America. *In Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review.* (eds. Meggers, B.J.; Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D.). Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 27-47.
- van Tongeren, D.F.R. 1987. Cluster Analysis. *In Data Analysis in Community and Landscape Ecology.* (eds. Jongman, R.H.; ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R.). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. pp. 174-212.
- Toscano-de-Brito, A.L.V. 1995. Orchidaceae. *In Flora of the Pico das Almas.* (ed. Stannard, B.L.). Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 725-767.
- Tueller, P.T.; Tausch, R.J. & Bostick, V. 1991. Species and plant community distribution in a Mojave-Great Basin desert transition. *Vegetatio* 92:133-150.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* 23:283-293.
- Tyteca, D. 1995. Multivariate analyses of western European allogamous populations of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz s. l., with special emphasis on *Epipactis tremolsii* Pau in southeastern France. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* 12(1):4-49. ???
- Tyteca, D. & Dufrêne, M. 1994. Biostatistical studies of Western European allogamous populations of the *Epipactis helleborine* (L.) Crantz species group. *Systematic Botany* 19(3):424-442.
- Tyteca, D. & Gathoye, J.-L. 1993. On the morphological variability of *Dactylorhiza praetermissa* (Druce) Soó (Orchidaceae). *Belgian Journal of Botany* 126(1):81-99.
- Vanzolini, P.E. 1973. Paleoclimates, relief and species multiplication in Equatorial forests. *In Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a comparative review.* (eds. Meggers, B.; Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D.). Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 255-258.
- Vanzolini, P.E. & Papavero, N. 1968. Índice dos Topônimos contidos na Carta do Brasil 1:1.000.000 do IBGE. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, São Paulo. 201 p.
- Vanzolini, P.E. & Williams, E.E. 1970. South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia de São Paulo* 19:1-298.
- Vásquez, R. & Dodson, C.H. 1982. *Icones Plantarum Tropicarum.* Vol. 6. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota. pl. 501-600.
- Vuilleumier, B.S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173(3999):771-780.
- Wartenberg, D.; Ferson, S. & Rohlf, F.J. 1987. Putting things in order: a critique of Detrended Correspondence Analysis. *The American Naturalist* 129(3):434-448.

- Webb, L.J.; Tracey, J.G.; Williams, W.T. & Lance, G.N. 1967. Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. I. A comparison of methods applicable to site/species data. *Journal of Ecology* 55:171-191.
- Werger, M.J.A. 1983. Vegetation geographical patterns as a key to the past, with emphasis on the dry vegetation types of South Africa. *Bothalia* 14(3/4):405-410.
- Werkhoven, M.C.M. 1986. Orchids of Suriname. VACO, Paramaribo. 256 p.
- Werkhoven, M.C.M. 1992. Altitudinal distribution of orchid species in Suriname. *Compte-Rendu des Seances de la Societe de Biogeographie* 68(2):55-76.
- White, F. 1983. Long distance dispersal, overland migration and extinction in the shaping of tropical African floras. *Bothalia* 14(3/4):395-403.
- Williams, L.O. 1939. Las orquidáceas del noroeste argentino. *Lilloa* 4:337-375.
- Williams, W.T. & Lambert, J.M. 1959. Multivariate methods in plant ecology. I. Association-Analysis in plant communities. *Journal of Ecology* 47:83-101.
- Williams, W.T. & Lambert, J.M. 1960. Multivariate methods in plant ecology. II. The use of an electronic digital computer for Association-Analysis. *Journal of Ecology* 48:689-710.
- Williams, W.T. & Lambert, J.M. 1961. Multivariate methods in plant ecology. III. inverse Association-Analysis. *Journal of Ecology* 49:717-729.
- Williams, W.T.; Lance, G.N.; Webb, L.J. & Tracey, J.G. 1973. Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. VI. Models for the classification of quantitative data. *Journal of Ecology* 61:47-70.
- Withner, C.L. 1959. Orchid Physiology. *In* The Orchids - A Scientific Survey. (ed. Withner, C.L.). John Wiley & Sons, New York. pp. 315-360.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia (Berlin)* 50:296-302.
- Wolf, J.H.D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112:15-28.
- Wulff, E.V. 1943. An introduction to Historical Plant Geography. *Chronica Botanica Company, Waltham*. 223 p.
- Young, K.R. 1991. Floristic diversity on the eastern slopes of Peruvian Andes. *Candollea* 46(1):125-143.