

DANIEL MEIRA ARRUDA

**DINÂMICA DA VEGETAÇÃO DO ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL
(21 KA) E HOLOCENO MÉDIO (6 KA): UM MODELO
ECOLÓGICO DE NICHOS DE BIOMAS BASEADO EM CLIMA E
SOLO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de Doctor Scientiae.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2016**

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

A779d
2016 Arruda, Daniel Meira, 1988-
Dinâmica da vegetação do Último Máximo Glacial (21 ka) e Holoceno médio (6 ka) : um modelo ecológico de nicho de biomas baseado em clima e solo / Daniel Meira Arruda. - Viçosa, MG, 2016.
v, 62f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexos.

Orientador : Carlos Ernesto Gonçalves R. Schaefer.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Ecologia vegetal. 2. Nicho (Ecologia). 3. Plantas e solos. 4. Solos e clima. 5. Mudanças Climáticas.

I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação em Botânica.
II. Título.

CDD 22. ed. 581.7

DANIEL MEIRA ARRUDA

**DINÂMICA DA VEGETAÇÃO DO ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL
(21 KA) E HOLOCENO MÉDIO (6 KA): UM MODELO
ECOLÓGICO DE NICHOS DE BIOMAS BASEADO EM CLIMA E
SOLO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de Doctor Scientiae.

APROVADA: 08 de março de 2016.

Ricardo Ribeiro de Castro Solar

Markus Gastauer

Elpídio Fernandes Filho

Marcelo Leandro Bueno

Carlos Ernesto Gonçalves R. Schaefer
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa, por ter me dado a oportunidade de conhecer tantas pessoas incríveis, que contribuíram tanto em minha vida profissional e pessoal, em um meio produtivo e acolhedor.

Ao Programa de Pós-Graduação, pela oportunidade de realização do mestrado e doutorado. Especialmente ao Ângelo, exemplar servidor, camarada e sempre de sorriso no rosto, por resolver todos os problemas burocráticos comuns de um pós-graduando.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Prof. Carlos Schaefer, meu orientador, por me ensinar a ciência em suas várias facetas, pela amizade e pelas conversas que contribuíram tanto com a minha formação profissional e pessoal.

Aos professores que me deram uma sólida base teórica ao longo das disciplinas nos departamentos de Biologia Vegetal, Solos, Ecologia e Meteorologia Agrícola.

Aos amigos que fiz durante os seis anos de minha estadia na UFV, os quais foram muitos, mas não vou colocar seus nomes aqui para não cometer a gafe de esquecer de algum.

Aos membros da “terça concreta”, por propiciar momentos sociais agradáveis e importantes para uma saudável quebra de rotina.

Aos membros do Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas (LEEP), pelas conversas produtivas dentro e fora da sala de aula e pela hospedagem ao longo de todo esse tempo.

E por último, embora mais importante, à minha família, que, embora não entendessem muito bem o que eu fazia em Viçosa, me apoiaram e compreenderam minha ausência nos períodos de férias e feriados, e à Rúbia, pelo amor, companheirismo e bons conselhos, desde a graduação.

ÍNDICE

| | |
|--|-----------|
| RESUMO | iv |
| ABSTRACT | v |
| INTRODUÇÃO GERAL..... | 1 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 4 |
| CAPÍTULO 1 | 10 |
| Introdução | 10 |
| Material e Métodos | 12 |
| Resultados..... | 15 |
| Discussão..... | 19 |
| Referências | 23 |
| CAPÍTULO 2 | 28 |
| Introdução | 29 |
| Métodos..... | 31 |
| Resultados..... | 34 |
| Discussão..... | 37 |
| Considerações finais..... | 41 |
| Bibliografia | 41 |
| CONCLUSÃO GERAL..... | 48 |
| ANEXO - CAPÍTULO 1..... | 49 |
| ANEXO - CAPÍTULO 2..... | 58 |

RESUMO

ARRUDA, Daniel Meira, D.Sc, Universidade Federal de Viçosa, março de 2016. **Dinâmica da vegetação do Último Máximo Glacial (21 ka) e Holoceno médio (6 ka): um modelo ecológico de nicho de biomas baseado em clima e solo.** Orientador: Carlos Ernesto Gonçalves R. Schaefer

Diversas técnicas de modelagem tem sido utilizadas para prever o paleoespaço ocupado por biomas ou espécies. Porém, a liberdade de escolha das variáveis respostas e disponibilidade de preditores diferentes dos climáticos têm sido a maior restrição dos modelos, gerando distribuições com baixa acurácia ou incoerente com a cobertura real. Objetivou-se caracterizar o nicho fundamental dos biomas mais representativos do Brasil e prever suas coberturas para o momento atual e para dois episódios passados, o Último Máximo Glacial e o Holoceno Médio. Para tanto, foi utilizada a modelagem de nicho ecológico, com preditores climáticos e pedológicos. Como unidades amostrais, foram utilizadas 500 células de 100 km² para 10 biomas, derivados do mapa de vegetação oficial do Brasil. Foi utilizado um total de 10 preditores em um modelo gerado pelo classificador RandomForest. Para a previsão do clima pretérito, foram utilizados preditores climáticos de três modelos de circulação geral (CCSM4, MPI-ESM-P e MIROC-ESM). A calibração foi executada com 200 amostras de treinamento de cada bioma. Foram utilizados sítios de fosséis polínicos com uma comparação direta para a validação das reconstruções. Para a condição atual, um Kappa de 0,82 foi possível, gerando um previsão altamente coerente com a cobertura real do país. Mostramos aqui que a diversidade de biomas existentes, marcadamente diferentes, não deve ser subestimada, e que, embora apresentem complexa relação, são passíveis de serem modelados com grande acurácia utilizando preditores climáticos e pedológicos. O clima pretérito foi mais frio e úmido em quase todo território, porém, a bacia Amazônica foi a região mais afetada pelas alterações climáticas dos últimos 21 ka. Isso fez com que a dinâmica de vegetações fosse mais intensa nesse local. Na região sul, a floresta subtropical se desloca para menores latitudes, enquanto os campos sulinos expandiam sua cobertura. Para a maioria dos biomas, as maiores alterações foram restritas às porções ecotonais, corroborados pelos fosséis polínicos. Os preditores utilizados mostram-se eficientes e complementares, pois abrangem partes distintas do nicho multidimensional, possibilitando reconstruções da cobertura vegetal mais plausíveis com a realidade abiótica.

ABSTRACT

ARRUDA, Daniel Meira, D.Sc, Universidade Federal de Viçosa, March de 2016. **Dinâmica da vegetação do Último Máximo Glacial (21 ka) e Holoceno médio (6 ka): um modelo ecológico de nicho de biomas baseado em clima e solo.** Adviser: Carlos Ernesto Gonçalves R. Schaefer

Several modeling techniques have been used to predict the paleospace occupied by biomes or species. However, the freedom of choice of response variables and availability of different climatic predictors have been the major limitation of the models, generating distributions with low accuracy or inconsistent with the actual coverage. This study aimed to characterize the fundamental niche of the most representative biomes of Brazil and predict their coverage for the current moment and for the two past episodes, the Last Glacial Maximum and the middle Holocene. Therefore, the ecological niche modeling was used, with climatic and pedologic predictors. For sampling units were used 500 cells 100 km² for 10 biomes, derived from official vegetation map of Brazil. It used a total of 10 predictors in a model generated by RandomForest classifier. For the prediction of the past climate, climate predictors three general circulation models were used (CCSM4, MPI-ESM-P and MIROC-ESM). The calibration was performed with 200 training samples of each biome. Fossil pollen sites were used with a direct comparison to validate the reconstructions. For the current condition a Kappa of 0.82 was possible, generating a highly consistent prediction with the actual coverage of the country. We show here that the diversity of biomes, markedly different, should not be underestimated, and that although present complex relationship, are likely to be modeled with great accuracy using climatic and pedologic predictors. The preterite climate was cooler and humid throughout most of the territory, however, the Amazon basin was the region most affected by climate change of the past 21 ka. This caused the dynamics of vegetation was more intense there. In the southern region, the subtropical forest shifts to lower latitudes, while the southern fields expanding their coverage. For most biomes, the biggest changes were restricted to ecotonal regions, supported by pollen fossils. Predictors used show to be efficient and complementary, because they cover different parts of the multidimensional niche, allowing reconstructions of more plausible vegetation with abiotic reality.

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos que abordam as consequências da última glaciação sobre as paisagens brasileiras tiveram início no século passado (Suguio 1999). No entanto, as principais discussões sobre dinâmica de vegetações iniciaram após Haffer (1969) propor a hipótese dos refúgios, a qual defende que, durante o Último Máximo Glacial (UMG, 21 mil anos antes do presente - Ka AP), as vegetações florestais amazônicas ficaram refugiadas em fragmentos rodeado por vegetações sazonais. A partir dessa hipótese, alguns autores confirmaram a existência dos refúgios com base em endemismo de lagartos (Vanzolini 1970), borboletas (Brown 1972) e plantas (Prance 1973), ou por registros polínicos em bacias sedimentares (van der Hammen e Hooghiemstra 2000; Absy et al. 1991).

O passado climático mais seco do leste da bacia do Amazonas é retratado por diversos registros instrumentais, envolvendo diferentes proxies (Damuth e Fairbridge 1970; Absy et al. 1991; Bush 1994) e reconstruções climáticas (Sylvestre 2009; Cruz et al. 2009; Cheng et al. 2013). No entanto, outros autores mantêm a opinião de que essa mudança climática não foi suficiente para alterar o bioma como um todo, mas apenas alguns táxons dentro das comunidades vegetais (Bush 1994; Colinvaux et al. 1996; 2000; 2001), e que o passado climático do último máximo glacial foi consideravelmente mais úmido (Sylvestre 2009).

Considerando o UMG como um período generalizadamente mais seco e frio, Ab'Saber (1977) faz a primeira aproximação da paleovegetação da América do Sul. Em seu estudo, destaca-se a grande expansão das formações estacionais (cerrados, caatingas e florestas estacionais), representada pela invasão de Cerrado na bacia Amazônica e ampliação de Caatinga para o Brasil-Central e Sudeste. Com base na atual distribuição das formações estacionais, Prado e Gibbs (1993) propuseram a hipótese do Arco Pleistocênico. Segundo esses autores, o UMG, final do Pleistoceno, compreendeu o período de maior expansão das florestas estacionais, quando sua distribuição formava um arco contínuo que abrangia os núcleos da Caatinga, ao nordeste da América do Sul, Misiones, porção central, nos Piedmonts andinos, e na América Central. Posteriormente, com a retomada das condições úmidas e quentes pós-pleistocênicas, as florestas úmidas voltam a ocupar os espaços anteriormente ocupados por vegetações estacionais (Haffer 1969; Ab'Saber 1977).

Estudos mais recentes, com base em modelos de vegetação global dinâmica acoplados a modelos climáticos, apresentam um consenso quanto à retração das florestas úmidas e expansão das vegetações tolerantes a seca durante o UMG, período de resfriamento global (Harrison e Prentice 2003; Prentice et al. 2011). No entanto, a maior parte dos modelos de vegetação global dinâmica não distingue ou não reconhece as diversas formas de vegetações tolerantes a seca, como caatinga, floresta decídua ou florestas semidecídua existentes nos Neotrópicos (Prentice et al. 1992; Cramer et al. 2001; Sitch et al. 2003).

Outros estudos, baseados em abordagens moleculares e modelagem de nicho para distribuição de espécies e biomas, ora confirmam a hipótese do Arco Pleistocênico (Caetano et al. 2008; Carnaval e Moritz 2008; Collevati et al. 2013) ora a rejeitam (Mayle 2004; Werneck et al. 2011; Whitney et al. 2011). Segundo os autores que rejeitam a hipótese, a maior distribuição das florestas estacionais ocorreu no Holoceno, impulsionada por condições climáticas recentes, e não no final do UMG.

Tal controvérsia é ampliada quando diferentes regiões abrangidas pela hipótese são avaliadas isoladamente. Mayle et al. (2004) propõem que o norte da Bolívia (região dos chiquitanos) era constituído por floresta úmida no UMG, estabelecendo floresta estacional apenas no Holoceno médio (H-med, 6 Ka AP), sendo esta substituída pela atual floresta úmida amazônica. Whitney et al. (2011) sugerem que a expansão das florestas estacionais para a região do Pantanal corresponde ao início do Holoceno e que esse período foi marcadamente o mais seco de todo Holoceno. De Oliveira et al. (1999) registram polens de floresta úmida no Holoceno inicial (11 Ka AP) em paleodunas do Rio São Francisco, com estabelecimento da atual vegetação de caatinga apenas no H-med. Auler et al. (2004) confirmam o passado úmido da mesorregião São Franciscana durante o Holoceno inicial ao descrever registros geológicos e paleontológicos. Behling et al. (2000) também registram polens de floresta úmida depositados no mesmo período para várias regiões do Nordeste brasileiro.

Esse período úmido, correspondente a transição entre Pleistoceno/Holoceno, também é descrito por Pessenda et al. (1998) e Freitas et al. (2001) em diferentes regiões de Rondônia, borda sul da Amazônia, ao registrar alteração de áreas de cerrado para floresta úmida, e retomada do cerrado no H-med. Segundo, Justino et al. (2010), o H-med apresentou condições atmosféricas propícias para desenvolvimento de fogo natural no Sul, Sudeste e Nordeste do Brasil. Esse momento seria a fase ideal para a expansão de vegetações abertas, resistentes ao fogo, como é descrito por Absy et al. (1991) para a porção leste da bacia amazônica.

Embora exista grande variedade de proxies e complexos modelos climáticos, há pouca informação sobre o clima dos últimos 21 Ka que permita extrapolações robustas para reconstrução do paleoespaço das vegetações brasileiras. Além disso, diferentes metodologias aplicadas com esse propósito podem gerar conclusões bem contrastantes. Collevati et al. (2013) demonstram que, dependendo do modelo climático, do algoritmo utilizado e da espécie modelada, pode-se obter reconstruções bem divergentes.

Entretanto, é notável que nenhum modelo utilize atributos edáficos para a reconstrução ou validação dos quadros paleoecológicos. Solos formados em clima diferente do atual, aqui considerados “solos anômalos”, podem indicar condições climáticas diferentes da atual. Como exemplo, solos eutróficos, cálcicos e com argila de alta atividade encontrados em depressões de Roraima, onde atualmente compreende a região de maior pluviosidade do Brasil, remete a uma origem sobre clima mais seco (Schaefer e Dalrymple 1995). Já solos epieutróficos, lixiviados em subsuperfície e profundos encontrados na depressão sertaneja, onde atualmente predomina clima semiárido, remete a uma origem sobre condições mais úmidas (Arruda et al. 2015).

Os solos também mostram-se bem eficientes em classificar as vegetações atuais em diferentes escalas (Ratter et al. 1973; Oliveira-Filho et al. 1989; Queiroz, 2006; Schaefer et al., 2009; Santos et al., 2012; Arruda et al. 2015). Embora o clima seja importante em estabelecer padrões para distribuição das vegetações em grandes escalas (Oliveira-Filho et al. 2006; Harrison et al. 2010), atributos edáficos determinam se a vegetação é propícia para se estabelecer, ou mesmo para diferenciar comunidades (Oliveira-Filho e Ratter 2002; Oliveira-Filho et al. 2006; Arruda et al. 2013). Dessa forma, a associação dos atributos edáficos com os dados climáticos pode aumentar a acurácia do modelo (e.g. Coudun et al. 2006), e propiciar uma melhor reconstrução dos espaços ocupados pela paleovegetação brasileira.

Diferente do método de modelagem de nicho (Peterson 2001; Carnaval e Moritz 2008), o qual considera o nicho não alterável de espécies individuais ou biomas, o método de vegetação global dinâmica (Prentice et al. 1992; Foley et al. 1996) apresenta interação entre biosfera-atmosfera (Foley et al. 1996; Harrison et al. 2010), onde os tipos vegetacionais (Plant Functional Types) interagem com o clima e responde à ele com alteração na competição, fenologia, estoque de carbono entre outras respostas. No entanto, esse método apresenta poucos tipos de vegetações e baixa resolução (grids grandes). Em geral, os diferentes métodos funcionam acoplados à modelos climáticos, cujos objetivos podem ser reconstruir cenários climáticos do passado ou serem ajustados a projeções climáticas futuras. Os modelos climáticos podem associar

alterações da concentração de CO₂ atmosférico, temperatura da superfície terrestre e oceânica, ciclos hidrológicos, forçantes externas e interações de retroalimentação (Flato et al. 2013).

A maioria dos estudos de distribuição potencial de biomas têm se embasado no nicho realizado de determinadas espécies tidas como definidoras do bioma (Svenning et al. 2011; Sarkinen et al. 2011; Collevati et al. 2013). A utilização de espécies, geralmente de ampla ocorrência, pode induzir a uma superestimação de área do bioma, devido sua grande amplitude de nicho, muitas vezes ocorrendo em outros biomas, como demonstrado por Collevati et al. (2013). O mapa gerado para a distribuição das florestas estacionais no UMG com base no consenso de diferentes métodos usados por Collevati et al. (2013) demonstra um core de distribuição na região do Brasil Central. No entanto, embora essa região apresente similaridade climática com as regiões de ocorrência das florestas estacionais, seus solos são predominantemente distróficos, com alto teor de alumínio, diferente das preferências edáficas das florestas decíduais (Furley e Ratter 1988).

De forma análoga, a modelagem de nicho do bioma, quando esse não é bem delimitado (como em Werneck et al. 2011, os quais agrupam diversas formações contrastantes no bioma floresta decidual), incorre no mesmo problema. No entanto, a modelagem de nicho do bioma, com base na delimitação coerente de bons sistemas de classificação (tal como IBGE 2012), pode produzir resultados mais confiáveis, quando o objetivo é a reconstrução das condições favoráveis para o seu estabelecimento. Além disso, a associação das variáveis edáficas aos modelos climáticos pode potencializar as chances de descrever, de forma mais precisa, o provável nicho que as vegetações ocupavam no passado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A.N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* (Instituto de Geografia – USP) 3:1-19.
- Absy, M.L., Cleef, A., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Sifedine, A., Ferreira da Silva, M., Soubies, K., Turcq, K., Van der Hammen T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au

- cours des 60.000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 312:673-78.
- Arruda, D.M., Ferreira-JR, W.G., Duque-Brasil, R., Schaefer, C.E.R. 2013. Phytogeographical patterns of dry forests sensu stricto in northern Minas Gerais State, Brazil. *An. Acad. Bras. Ci.* 85:283-94.
- Arruda, D.M., Schaefer, C.E., Corrêa, G.R., Rodrigues, P.M., Duque-Brasil, R., Ferreira-JR, W.G., Oliveira-Filho, A.T. 2015. Landforms and soil attributes determine the vegetation structure in the Brazilian semiarid. *Folia Geobot.* 50: 175-184.
- Auler, A.S., Wang, X., Edwards, R.L., Cheng, H., Cristalli, P.S., Smart, P.L., Richards, D.A. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19: 693-701.
- Behling, H., Arz, H.W, Pätzold, J., Wefer, G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews* 19: 981-994.
- Brown, K.S.Jr. 1972. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Pt. III. Ecology and biology of *Heliconius nattercri*, a key primitive species near extinction and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eucides*. *Zoologica* (N. Y. Zoological Society).
- Bush, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21: 5-17.
- Caetano, S., Prado, D., Pennington, R.T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R., Naciri, Y. 2008. The history of seasonally dry tropical forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17: 3147-3159.
- Carnaval, A.C., Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187– 1201.
- Cheng, H., et al. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications* 4: 1411.
- Collevatti, R.G., Terribile, L.C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M.S., Nabout, J.C., Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. 2013. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography*, 40: 345-358.

- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Moreno, J.E., Miller, M.C., Bush, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Bush, M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141-169.
- Colinvaux, P.A., Irion, G., Räsänen, M.E., Bush, M.B., De Mello, J.N. 2001. A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana* 16: 609-646.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.C. 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33, 1750-1763.
- Cramer, W., et al. (2001). Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global change biology* 7:357-373.
- Cruz, F. W., et al. 2009. Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. *Nature Geoscience* 2: 210-214.
- Damuth, J. E., Fairbridge, R. W. 1970. Equatorial Atlantic deep-sea arkosic sands and ice-age aridity in tropical South America. *Geological Society of America Bulletin*, 81: 189-206.
- De Oliveira, P.E.de, Barreto, A.M.F., Suguio, K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle Sao Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152: 319-337.
- Flato, G., J. Marotzke, B. Abiodun, P. Braconnot, S.C. Chou, W. Collins, P. Cox, F. Driouech, S. Emori, V. Eyring, C. Forest, P. Gleckler, E. Guilyardi, C. Jakob, V. Kattsov, C. Reason, M. Rummukainen. 2013: Evaluation of Climate Models. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Foley, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Levis, S., Pollard, D., Sitch, S., Haxeltine, A. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial

- carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* 10: 603-628.
- Furley P.A., Ratter J.A. 1988. Soil resources and plant communities of central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography* 15:97-108.
- Freitas, H.A. de, Pessenda, L.C.R., Aravena, R., Gouveia, S.E.M., de Souza Ribeiro, A., Boulet, R. 2001. Late Quaternary vegetation dynamics in the southern Amazon Basin inferred from carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research* 55: 39-46.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Harrison, S.P., Prentice, C.I. 2003. Climate and CO₂ controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: analysis based on palaeovegetation data, biome modelling and palaeoclimate simulations. *Global Change Biology* 9: 983-1004.
- Harrison, S.P., Prentice, I.C., Barboni, D., Kohfeld, K.E., Ni, J., Sutra, J.P. 2010. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science* 21: 300-317.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro, IBGE, 271p.
- Justino, F., Peltier, W.R., Barbosa, H.A. 2010. Atmospheric susceptibility to wildfire occurrence during the Last Glacial Maximum and mid-Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295: 76-88.
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science* 19: 713-720.
- Mayle, F.E., Beerling, D.J., Gosling, W.D., Bush, M.B. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359: 499-514.
- Oliveira-Filho, A.T., Shepherd, G.J., Martins, F.R., Stubblebine, W.H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 413-431.
- Pessenda, L.C.R., Gomes, B.M., Aravena, R.R.A.S., Ribeiro, A.S., Boulet, R., Gouveia, S.E.M. 1998. The carbon isotope record in soils along a forest-cerrado ecosystem transect: implications for vegetation changes in the Rondonia state, southwestern Brazilian Amazon region. *The Holocene* 8: 599-603.

- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor* 103: 599-605.
- Prado, D.E., Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- 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 Amazônica* 3: 5-28.
- Prentice, I. C., Cramer, W., Harrison, S. P., Leemans, R., Monserud, R. A., Solomon, A. M. 1992. Special paper: a global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of biogeography* 117-134.
- Queiroz, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: Phytogeographical Pattern Inferred from Distribution Data of the Leguminosae. In: Pennington, R.T.; Lewis, G.P; Ratter, J.A. (eds). *Neotropical Savannas and Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Oxford, Taylor & Francis CRC Press, p. 113-149.
- Santos, R.M., Oliveira-Filho, A.T., Eisenlohr, P.V., Queiroz, L.P., Cardoso, D.B.O.S. Rodal , M.J.N. 2012. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution* 2:409-428.
- Särkinen, T., Iganci, J.R.V., Linares-Palomino, R., Simon, M.F., Prado, D., 2011. Forgotten Forests – issues and prospects in biome mapping using seasonally dry tropical forests as a case study. *BMC Ecol.* 11: 27.
- Schaefer, C. E. G. R., Dalrymple, J. 1995. Landscape evolution in Roraima, North Amazonia-Plantation, paleosols and paleoclimates. *Zeitschrift für Geomorphologie* 39: 1-28.
- Schaefer, C.E.G.R., Mendonça, B.A.F., Ferreira-JR, W.G., Valente, E., Correa, G.R. 2009. Relações solo-vegetação em alguns ambientes brasileiros: fatores edáficos e florístico. In: Martins, S.V., ed. *Ecologia de florestas tropicais do Brasil*. 1.ed.Viçosa, Editora UFV, p. 143-184.
- Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneeth, A., Bondeau, A., Cramer, W., ... Venevsky, S. 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* 9: 161-185.

- Sylvestre, F. (2009) Moisture pattern during the last glacial maximum in south America. *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions* (ed by F. Vimeux, F. Sylvestre and M. Khodri), pp. 3-27. Springer Netherlands.
- Suguio, K. 1999. *Geologia do Quaternário: mudanças ambientais (passado + presente = futuro?)*. São Paulo: Paulos's Editora. 366p.
- Svenning, J.C., Fløjgaard, C., Marske, K.A., Nógues-Bravo, D., Normand, S. 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews* 30: 2930-2947.
- Van der Hammen, T., Hooghiemstra, H. 2000. "Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia". *Quaternary Science Review* 19: 725-42.
- Vanzolini, P.E. 1970. *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. USP, Inst. Geogr., Ser. Monografias e Teses, 3.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites Jr, J.W. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.
- Whitney, B. S., et al. 2011. A 45kyr palaeoclimate record from the lowland interior of tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 307: 177-192.

CAPÍTULO 1

Manuscrito a ser submetido para Ecological Modelling

Modelando a cobertura dos biomas brasileiros com preditores climáticos e pedológicos

Resumo: Diversas técnicas têm sido utilizadas para modelar o espaço ocupado por biomas ou espécies. Porém, a maioria dos modelos apresentam pouca liberdade de escolha de variáveis respostas e se limitam ao uso de preditores climáticos. Isso têm sido a maior restrição dos modelos, gerando distribuições com baixa acurácia ou incoerentes com a cobertura real. Objetivamos aqui caracterizar o nicho fundamental dos biomas mais representativos do Brasil e prever suas coberturas através da modelagem de nicho ecológico, com o uso de preditores climáticos e pedológicos. Como unidades amostrais, utilizamos 500 células de 100 km² para 10 biomas, derivados do mapa de vegetação oficial do Brasil. Utilizando um total de 38 preditores (climáticos e pedológicos), executamos um modelo a priori com o classificador RandomForest. A calibração foi executada com 200 amostras de treinamento de cada bioma. O modelo definitivo foi composto de quatro preditores climáticos e seis pedológicos, sendo as variáveis de maior importância para o modelo a priori, ausentes de colinearidade. Um Kappa de 0,82 foi possível com esse modelo, gerando uma predição altamente coerente com a cobertura real do país. Mostramos aqui que a diversidade de biomas existentes, marcadamente diferentes, não deve ser subestimada, e que, embora apresentem complexa relação, são passíveis de serem modelados com grande acurácia utilizando preditores climáticos e pedológicos. Tais preditores mostram-se complementares, pois abrangem partes distintas do nicho multidimensional. Assim, um mesmo bioma pode apresentar grande amplitude de nicho climático, mas estreita amplitude pedológica, sendo sua predição melhor ajustada por variáveis pedológicas, ou vice-versa.

Introdução

Baseado na premissa de que a vegetação é o reflexo do clima (Holdridge 1967) diversos métodos para modelagem de nicho de espécies e biomas foram propostos e usados para prever seus limites de ocupação no espaço (Carnaval & Moritz 2008; Prentice et al. 2011; Svenning et al. 2011; Roberts & Hamann 2012; Collevatti et al. 2013; Bueno et al. 2016). Nesse contexto, consideramos nicho de bioma como o resumo do espaço ambiental (Holt 2009). Entre esses métodos destacam-se os modelos de

vegetação global dinâmica (Prentice et al. 1992; Kucharik et al. 2000) e os modelos de nicho ecológico ou envelope bioclimático (Guisan & Zimmermann 2000; Peterson 2001; Peterson et al. 2011). O primeiro considera características fisiológicas dos biomas (chamados Plant Functional Types) que respondem ao ambiente por meio de alteração na competição, fenologia, estoque de carbono entre outras respostas (Harrison et al. 2010). Sua principal limitação está no pequeno número de biomas modelados, com baixa resolução, impedindo a representação de escalas mais detalhadas. O segundo, embora não associe características fisiológicas, comportamentais ou mecanismos de retroalimentação, permite uma maior flexibilidade de escolha da variável resposta, como áreas geográficas (extensões de biomas - Carnaval & Moritz 2008; Heubes et al. 2011; Werneck et al. 2011; Roberts & Hamann 2012) ou distribuição de espécies, possibilitando maior resolução (Peterson et al. 2011). Esses modelos vem se tornando a principal ferramenta para reconstrução e predição de cobertura e distribuição de biomas e espécies (Araújo & New 2007; Svenning et al. 2011), sobre um conceito de conservantismo de nicho (Holt 2009). No entanto, ambos são calibrados sobre a perspectiva do nicho fundamental de Hutchinson, acoplados essencialmente à preditores climáticos, uma vez que outras importantes variáveis do nicho multidimensional não são disponíveis ou são impossíveis de modelar.

Embora o clima seja creditado como o principal direcionador dos padrões de diversidade em grandes escalas (Hawkins et al. 2003; 2007; Field et al. 2005), os atributos pedológicos tem sido eficientes para determinar o estabelecimento de biomas, comunidades e populações em diferentes escalas (Ratter et al. 1973; Oliveira-Filho et al. 1989; Swaine 1996; Clark et al. 1998; Queiroz 2006; Santos et al., 2012; Arruda et al. 2015; Schaefer et al., 2015). A associação dos preditores dessas duas naturezas tem proporcionado um aumento da acurácia de modelos preditivos de distribuição de espécies (Coudun et al. 2006; Coudun & Gégout 2007). Assim, acreditamos que essa associação também pode proporcionar uma melhor adequabilidade para reconstrução dos espaços ocupados pelos biomas.

Para resolver questões teórico-ecológicas e predizer cenários confiáveis relacionados às mudanças climáticas, o modelo deve ser calibrado sobre a perspectiva mais completa possível do nicho fundamental. Sendo assim, através de uma abordagem inédita e visando contribuir com o aperfeiçoamento dos modelos de nichos ecológico, apresentamos aqui um modelo de nicho ecológico de biomas baseado em preditores climáticos e pedológicos (atributos físicos e químicos) de alta resolução (10 km), calibrado com os limites de biomas estabelecidos pelo Instituto Brasileiro de Geografia

e Estatística (IBGE 2012), sistema de classificação da vegetação oficial do Brasil. Esse sistema se baseia no sistema de classificação universal de Ellenberg e Mueller-Dombois (1967), e possui delimitações similares ao mapa de ecorregiões da WWF (Olson 2001). Além disso, demonstramos a importância das variáveis climáticas e pedológicas em diferenciar a complexa rede de biomas existente no Brasil, um país de escala continental.

Material e Métodos

Obtenção e processamento dos dados

Nossas unidades amostrais foram derivadas do Mapa de Vegetações do Brasil (IBGE 2004). A partir do agrupamento das classes de vegetação ecologicamente similares definidas pelo IBGE (2012) (Tabela A.1), estabelecemos grupos condizentes com os dez biomas mais representativos do Brasil. Consideramos bioma como um termo derivado de formação vegetal (Whittaker 1971), que restringe-se a um conjunto de características macroclimáticas, pedológicas e altimétricas, com formas de vida e fisionomia semelhantes, sem restrições taxonômicas (Whittaker 1971; Clappham 1973; Mueller-Dombois & Ellenberg 2003; FontQuer 2001; Coutinho 2006). Os biomas analisados foram: floresta equatorial úmida, floresta tropical úmida, floresta ombrófila aberta, floresta semidecídua, floresta decídua, floresta subtropical mista, campinarana, savana (cerrado sensu stricto), caatinga sensu stricto (savana estépica) e campos sulinos. As classes de vegetações transicionais ou formações de baixa representatividade no território brasileiro não foram consideradas, devido ao nível de detalhamento espacial objetivado no estudo. Utilizamos um grid com células de 100 km² (resolução espacial de 10 km) para criar unidades amostrais independentes em cada bioma (Figura 1). Selecionamos aleatoriamente uma amostra de 500 células para cada bioma, totalizando uma cobertura de 50.000 km² de amostragem. Nosso delineamento foi balanceado para possibilitar melhor eficiência das análises subsequentes.

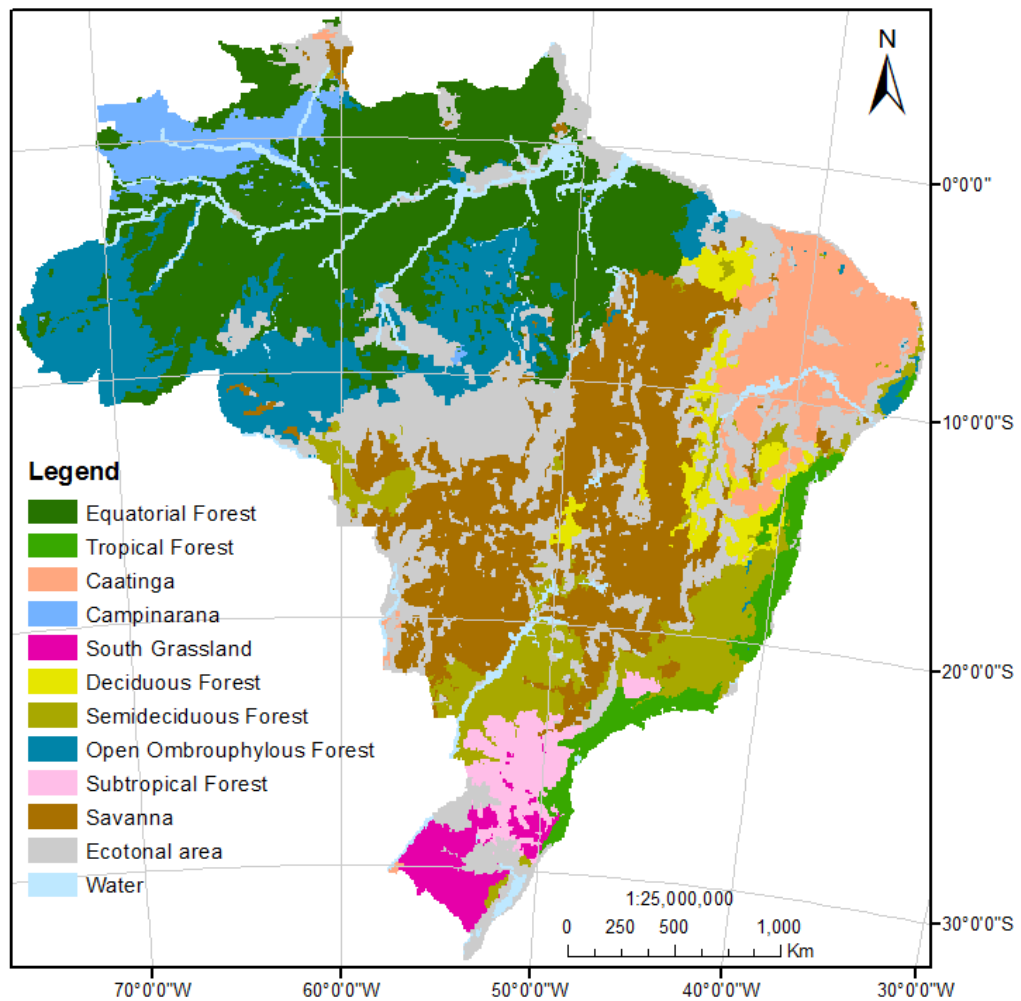


Figura 1. Mapa do grid (10km) das vegetações brasileiras, derivado do Mapa de Vegetação do Brasil (IBGE 2004).

As variáveis climáticas foram extraídas para cada célula a partir das camadas fornecidas pelo Woldclim versão 1.4 (<http://www.worldclim.org/>), com resolução espacial de 1 km² (Hijmans et al. 2005). Foram extraídas 19 variáveis bioclimáticas, associadas à temperatura e precipitação.

Para obtenção das variáveis pedológicas, avaliamos o horizonte A de 5380 perfis de solos originário de diferentes levantamentos exploratórios de solos no Brasil (Fig. A.1). Como nem toda área do Brasil possuía amostragem de solos, utilizamos o layer do Mapa de Solos do Brasil (IBGE 2001) para verificar quais polígonos não apresentaram dados. A partir disso, adicionamos os valores médios da mesma classe de solos que fosse mais próxima da área não contemplada por nossa base de dados. Assim, criamos um layer de solos do Brasil com escala de 1:5.000.000, onde todos os polígonos continham as variáveis de interesse. A partir disso, 19 variáveis pedológicas (químicas e físicas) foram convertidas em formato raster com resolução espacial de 1 km² para

possibilitar extração da informação para cada célula. O processamento dos rasters foi feito no software ArcGIS 10.1 (Esri 2012).

Calibração e validação do modelo

Em um teste a priori, efetuamos calibração/treinamento do modelo com todos preditores climáticos e pedológicos (38 variáveis) para as 5000 amostras distribuídas entre os 10 biomas. A calibração foi efetuada com 200 amostras de cada bioma (300 para teste) utilizando a função “train” do pacote caret, aplicando o método RandomForest, um classificador não linear de árvores de classificação com alta performance para grande conjunto de dados (Breiman 2001; Prasad et al. 2006; Tabela A.2). Esse classificador tem mostrado maior performance quando comparado à outros (Lawler et al. 2006; Prasad et al. 2006). Tal como outros classificadores (GLM, GAM, ANN, entre outros), o RandomForest exige amostras de ausências verdadeiras (Thuiller et al. 2009). Executamos uma rigorosa validação do modelo com todo o conjunto de dados extraídos do Mapa de Vegetação do Brasil (IBGE 2004), um total de 103.484 amostras. Utilizamos a função “predict” (stats) para a predição dos biomas e calculamos o valor Kappa (K) de acurácia do modelo (Monserud & Leemans 1992). Outros classificadores foram testados, entretanto, optamos pelo RandomForest por apresentar maior valor K, (Tabela A.2).

Dada a alta correlação entre variáveis climáticas e pedológicas (Fig. A.2), e na busca de um modelo de treinamento mais parcimonioso, eliminamos as variáveis dentro do mesmo grupo hierárquico de correlação, deixando apenas as variáveis de clima e solo com maior importância para o modelo de treinamento. Essas foram indicadas pelo índice Gini (métrica similar à soma dos quadrados utilizado em regressão) através da função “varImpPlot” do pacote RandomForest (Fig. A.3). Por fim, selecionamos seis variáveis pedológicas (matéria orgânica, pH em água, saturação por bases, argila, alumínio trocável e declividade do terreno) e quatro climáticas (sazonalidade térmica, temperatura mínima do trimestre mais frio, precipitação anual e precipitação do trimestre mais seco). Tais amostras foram utilizadas para calibração definitiva do modelo, o qual foi validado tal como o modelo a priori.

Efeito do clima e solo sobre os diferentes biomas

Para verificar a diferença nos agrupamentos entre as variáveis climáticas e pedológicas sobre os diferentes biomas, utilizamos Permutational Multivariate Analysis of Variance – PERMANOVA (Anderson 2001) com 1000 permutações. O

delineamento balanceado possibilita melhor eficiência desta análise (Anderson & Walsh 2013). A dispersão do conjunto de variáveis sobre os biomas foi acessada utilizando Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions – PERMDISP (Anderson 2006). Estes testes se baseiam na distância métrica das amostras dispersas no diagrama de ordenação da Metric Multidimensional Scaling (MDS/PCO). Juntos, os resultados da PERMANOVA e PERMDISP permitem estimar a informação de qual natureza de variável (clima e solo) é mais eficiente na diferenciação dos biomas (maior valor F e menor dispersão das variáveis). Utilizamos Análise de Componentes Principais (PCA) (análoga a PCO, quando utilizada a distância euclidiana - Gotelli & Ellison 2011) para a representação gráfica da relação entre as amostras.

A PERMANOVA foi processada utilizando a função “adonis” e a PERMDISP utilizando a função “betadisper”, ambas do pacote vegan. A PCA foi processada utilizando a função “prcomp”. Essas análises foram executadas no software R version 3.1.2 (R Development Core Team 2015), tal como os modelos descritos no tópico acima.

Resultados

Predição do modelo

O modelo reduzido, com 10 variáveis, manteve um elevado valor K (0,82), valor semelhante ao modelo completo (Tabela A.2), com um ajuste considerado muito bom (sensu Monserud e Leemans 1992). Mesmo com uma validação tão criteriosa, o mapa predito pelo modelo reduzido apresentou um elevado grau de semelhança com o mapa real dos biomas brasileiros (Figura 2). Embora não tenhamos considerado as regiões de transição entre biomas, o mapa preditivo preencheu as lacunas conforme a adequabilidade do nicho para cada bioma. Assim, o grande ecotone entre floresta ombrófila aberta e a savana da região centro-oeste brasileira (Alto Rio Xingu) foi preenchido principalmente por savana. Já a extensão ecotonal entre a savana e a caatinga na região nordeste Brasileira foi predominantemente preenchida por floresta decídua.

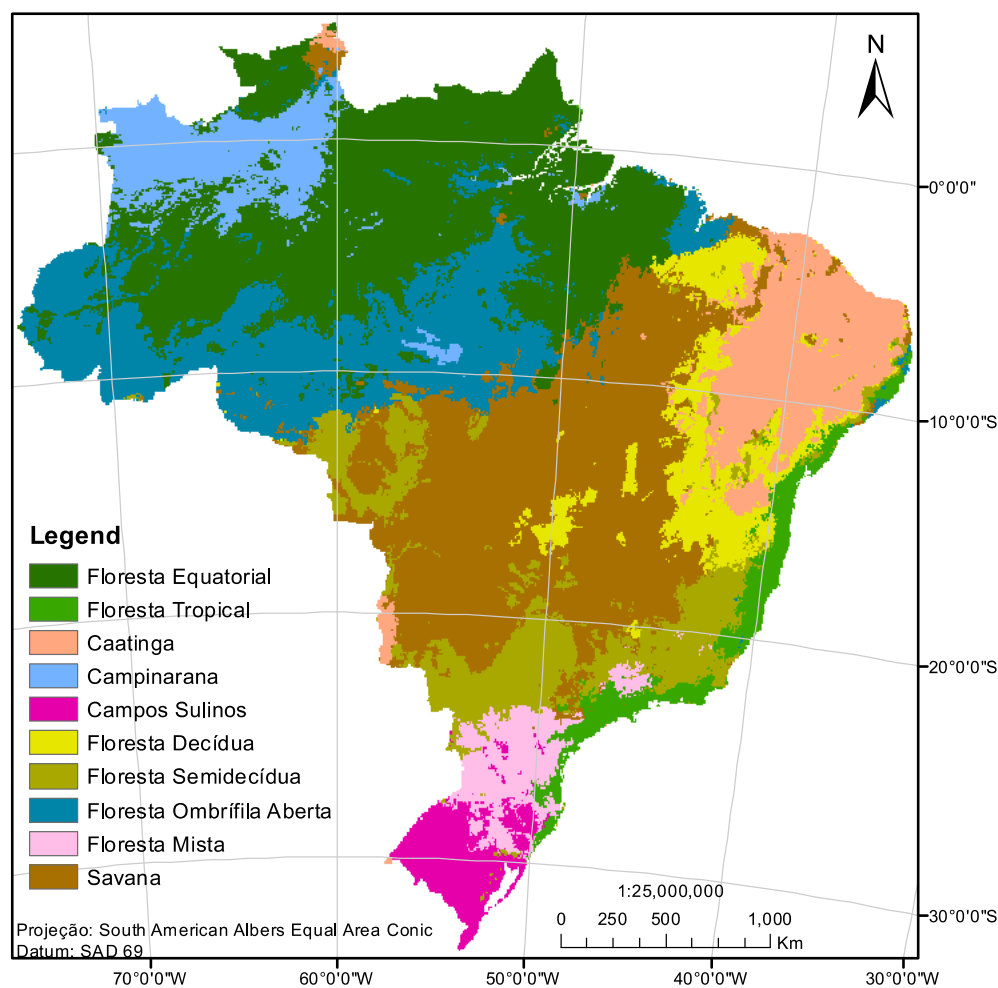


Figura 2. Distribuição dos biomas brasileiros segundo a predição do modelo solo-clima.

Em média, o nível de acerto dentro dos biomas foi de 88,23% (Tabela 1). Um alto nível de acerto foi encontrado mesmo para o bioma floresta semidecídua (80,95%), cuja amostragem para calibração foi de apenas 2% da sua cobertura. Os erros da predição ocorreram apenas sobre os biomas transicionais, como, a floresta equatorial errando sobre a floresta ombrófila aberta, ou a floresta semidecídua errando sobre os biomas savana, floresta decídua e floresta mista. Nenhum erro foi considerado muito grave, ou seja, substituição de biomas completamente distintos.

Efeito das variáveis climáticas e pedológicas sobre os biomas

A PERMANOVA comprovou a predição de que ambas as naturezas de variáveis (climáticas e pedológicas) (Tabela 2) são eficientes em registrar diferença entre os biomas ($p < 0,05$). Ainda, as diferenças de agrupamentos foram significativas em todas as combinações par-a-par ($p < 0,01$), e pode ser observada no diagrama de ordenação da PCA (Figura 3).

Tabela 1. Matriz de confusão do modelo de predição clima-solo, onde: na diagonal, observa-se o acerto do modelo para determinado bioma; total de amostras utilizadas para validação em cada bioma; porcentagem de acerto; e porcentagem de amostra para calibração.

| Biomias | FE | FT | Caa | Camp | CS | FD | FS | FOA | FM | Sav | amostras | % acertos | % amostras |
|---------------------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|----------|-----------|------------|
| Floresta Equatorial - FE | 19876 | 10 | 7 | 1737 | 0 | 66 | 16 | 2673 | 0 | 169 | 24554 | 80.95 | 2.04 |
| Floresta Tropical - FT | 0 | 2374 | 2 | 0 | 7 | 59 | 68 | 2 | 91 | 0 | 2603 | 91.20 | 19.21 |
| Caatinga -Caa | 11 | 4 | 6053 | 0 | 8 | 292 | 17 | 0 | 0 | 91 | 6476 | 93.47 | 7.72 |
| Campinarana -Camp | 142 | 0 | 0 | 3403 | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 3554 | 95.75 | 14.07 |
| Campos Sulinos - CS | 0 | 1 | 0 | 0 | 2149 | 0 | 1 | 0 | 161 | 0 | 2312 | 92.95 | 21.63 |
| Floresta Decídua - FD | 0 | 20 | 66 | 0 | 0 | 2210 | 21 | 1 | 0 | 73 | 2391 | 92.43 | 20.91 |
| Floresta Semidecídua - FS | 0 | 354 | 130 | 1 | 84 | 399 | 5339 | 29 | 256 | 526 | 7118 | 75.01 | 7.02 |
| Floresta Ombrófila Aberta - FOA | 1328 | 70 | 25 | 120 | 0 | 42 | 85 | 9684 | 0 | 128 | 11482 | 84.34 | 4.35 |
| Floresta Mista - FM | 0 | 47 | 0 | 0 | 134 | 0 | 39 | 0 | 2296 | 2 | 2518 | 91.18 | 19.86 |
| Savana -Sav | 126 | 54 | 125 | 25 | 0 | 778 | 1114 | 276 | 63 | 14524 | 17085 | 85.01 | 2.93 |

Tabela 2. Caracterização do nicho do biomas do Brasil. Média e erro padrão das variáveis pedológicas e climáticas utilizadas. Os códigos das variáveis correspondem a área ($\times 10^2$ km²), matéria orgânica (MO), potencial hidrogeniônico (pH), saturação por base (SB), sazonalidade da temperatura – Bio4, temperatura média do trimestre mais frio – Bio11 ($\times 10$ °C), precipitação anual – Bio12, e precipitação do trimestre mais seco – Bio17.

| Formação | Área | MO | pH | SB | Argila | Decliv | Al | Bio4 | Bio11 | Bio12 | Bio17 |
|---------------------------|-------|----------|--------|---------|---------|---------|--------|----------|----------|-----------|----------|
| Floresta Equatorial | 24088 | 4 ± 2.13 | 4.21 ± | 17.56 ± | 24.61 ± | 6.46 ± | 2.29 ± | 428.94 ± | 254.09 | 2274 ± | 219.47 ± |
| | | | 0.46 | 14.19 | 11.18 | 6.39 | 1.47 | 123.64 | ± 21.5 | 397.3 | 130.59 |
| Floresta Tropical | 3272 | 4.21 ± | 5.16 ± | 47.48 ± | 29.84 ± | 20.48 ± | 1.11 ± | 1962.34 | 186.62 | 1425.05 ± | 188.57 ± |
| | | | 4.52 | 0.77 | 25.15 | 11.12 | 17.22 | 1.36 | ± 628.24 | ± 33.79 | 316.63 |
| Caatinga | 8214 | 1.68 ± | 5.88 ± | 64.66 ± | 17.15 ± | 5.09 ± | 0.3 ± | 1150.46 | 232.1 ± | 724.46 ± | 22.34 ± |
| | | | 0.96 | 0.8 | 22.71 | 9.72 | 4.58 | 0.66 | ± 431.04 | 21.47 | 206.22 |
| Campinarana | 5720 | 4.77 ± | 4.2 ± | 11.16 ± | 18.43 ± | 4.62 ± | 2.2 ± | 389.15 ± | 257.98 | 2810.01 ± | 497.54 ± |
| | | | 2.84 | 0.39 | 9.83 | 12.02 | 4.02 | 1.33 | 56.95 | ± 6.69 | 527.89 |
| Campos Sulinos | 3167 | 3.41 ± | 5.2 ± | 42.25 ± | 34.56 ± | 2.98 ± | 1.85 ± | 3548.09 | 138.13 | 1551.13 ± | 340.2 ± |
| | | | 3.14 | 0.34 | 18.85 | 15.66 | 3.75 | 1.72 | ± 458.76 | ± 10.8 | 190.76 |
| Floresta Decídua | 5629 | 2.55 ± | 5.71 ± | 55.74 ± | 23.67 ± | 5.24 ± | 0.4 ± | 1188.18 | 224.79 | 1037.74 ± | 32.81 ± |
| | | | 1.23 | 0.57 | 20.15 | 9.53 | 5.75 | 0.5 | ± 323.26 | ± 25.21 | 305.46 |
| Floresta Semidecídua | 9029 | 2.84 ± | 5.42 ± | 45.87 ± | 29.82 ± | 11.76 ± | 0.69 ± | 1966.49 | 192.12 | 1331.23 ± | 109.85 ± |
| | | | 1.78 | 0.57 | 22.82 | 16.72 | 12.24 | 0.74 | ± 603.19 | ± 25.35 | 265 |
| Floresta Ombrófila Aberta | 15243 | 3.61 ± | 4.43 ± | 30.54 ± | 23.07 ± | 6.86 ± | 1.93 ± | 515.59 ± | 247.95 | 2096.49 ± | 127.73 ± |
| | | | 1.59 | 0.65 | 22.54 | 8.13 | 5.61 | 1.67 | 154.91 | ± 9.01 | 309.05 |
| Floresta Mista | 3222 | 4.55 ± | 5.07 ± | 32.51 ± | 49.38 ± | 10.96 ± | 2.63 ± | 2903.48 | 137.07 | 1657.81 ± | 317.23 ± |
| | | | 2.08 | 0.53 | 23.67 | 13.81 | 8.85 | 2.17 | ± 292.9 | ± 13.28 | 188.88 |
| Savana | 23830 | 2.75 ± | 5.26 ± | 33.81 ± | 25.49 ± | 3.18 ± | 0.66 ± | 1314.04 | 219.81 | 1453.16 ± | 51.3 ± |
| | | | 2.13 | 0.51 | 21.39 | 15.31 | 4.4 | 0.68 | ± 587.75 | ± 26.13 | 255.65 |

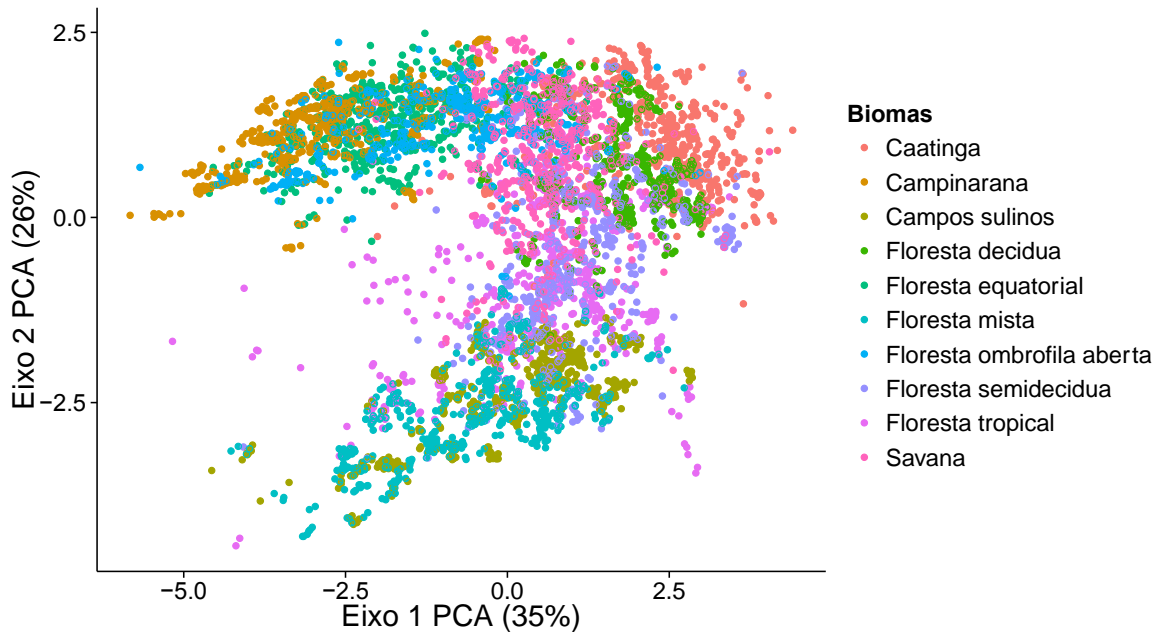


Figura 3. Diagrama de ordenação da Análise de Componentes Principais (PCA), representando a relação dos fatores climáticos e pedológicos entre os diferentes biomas brasileiros.

Considerável diferença no valor-F foi observada entre as duas PERMANOVAs. A PERMANOVA-clima apresentou valor-F superior (2818,9; $R^2 = 0,826$) quando comparado à PERMANOVA-solo ($F=284,21$; $R^2 = 0,344$), demonstrando maior diferenciação entre grupos ao utilizar preditores climáticos. Quanto a análise de dispersão das variáveis, a PERMDISP-clima indicou maior dispersão das variáveis que a PERMDISP-solo (Figura 4). Dessa forma, o uso dos preditores pedológicos permitiu a formação de grupos de amostras mais concisos, com menor variabilidade interna. Isso demonstra que as diferentes naturezas de preditores mostraram-se complementares, abrangendo variabilidade entre e dentro das amostras.

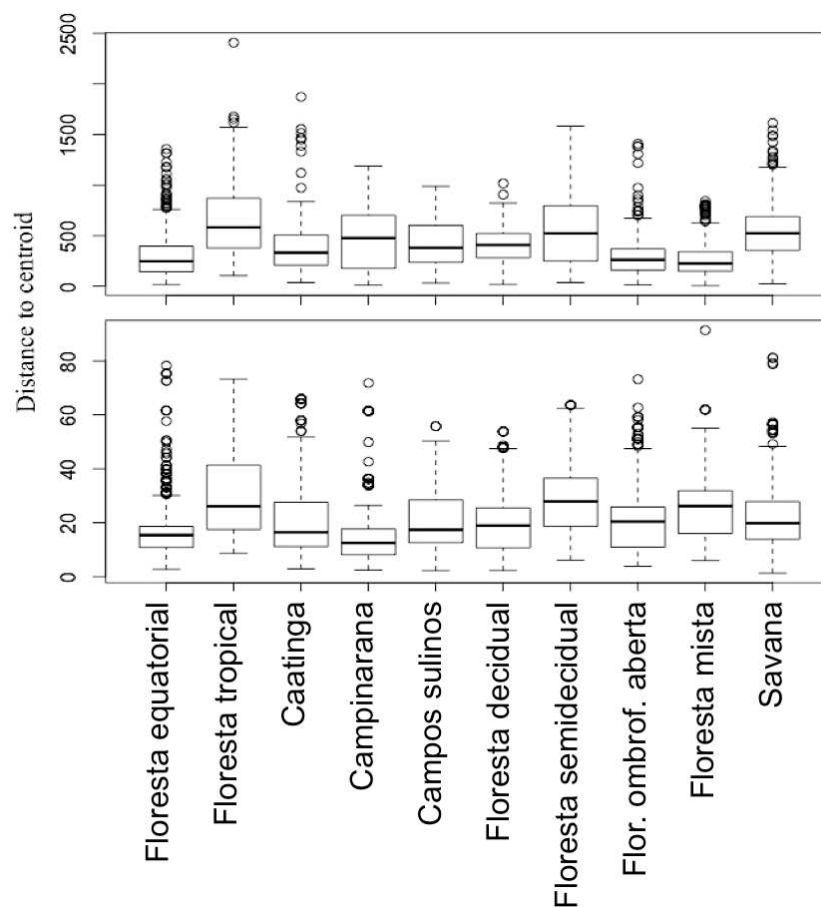


Figura 4. Boxplot da distância ao centroide para PERMDISP-clima (superior) e PERMDISP-solo (inferior).

Diferentes padrões de estabelecimento podem ser observados entre as duas naturezas de preditores. (Figura 4). Observamos que a floresta equatorial apresenta um grupo bem conciso, pouca variação ambiental entre sua área de ocorrência, para ambas as naturezas de preditores. Já a floresta tropical e floresta semidecídua mostraram padrão oposto. Outros biomas como floresta ombrófila aberta e floresta mista apresentaram um nicho climático mais conciso, enquanto o nicho pedológico foi mais amplo. Contrariamente, campinarana apresentou nicho climático mais amplo e o nicho pedológico conciso.

Discussão

Mostramos aqui que a diversidade de biomas existentes, marcadamente diferentes, não deve ser subestimada, e que, embora apresentem complexa relação de nicho, são passíveis de serem modelados com preditores climáticos e pedológicos. Tais preditores mostram-se complementares, pois abrangem partes distintas do nicho multidimensional. Assim, um mesmo bioma pode apresentar grande amplitude de nicho

climático, mas estreita amplitude pedológica, sendo sua predição melhor ajustada por variáveis pedológicas, ou vice-versa.

O nicho dos biomas

Os únicos biomas com predomínio de solos eutróficos (saturação por bases > 50%) no Brasil são a caatinga e a floresta decídua, em decorrência dos baixos índices pluviométricos e maior sazonalidade (com precipitação inferior a 33 mm no trimestre mais seco) (Tabela 1), o que impossibilita a perda de nutrientes por lixiviação. Conseqüentemente, apresentam alto pH e baixo teor de Al^{3+} disponível. Embora esses biomas se encontrem na região de maior déficit hídrico do Brasil, a floresta decídua se diferencia quanto a disponibilidade hídrica, com maior precipitação anual, inclusive no trimestre mais seco, e maior possibilidade de estoque de água no solo (maior teor de argila e matéria orgânica no solo). Isso possibilita uma maior biomassa para as floresta decídua, com folhas ricas em nitrogênio, fósforo e cálcio (Jaramillo & Sanford 1995; Rossatto et al. 2015; Miatto et al. 2016), o que proporciona um input de nutrientes no horizonte superficial do solo, balanceando suas perdas por lixiviação.

A campinarana encontra-se imersa em meio a floresta equatorial, porém, na região de maior precipitação do Brasil (bacia do Alto Rio Negro), o que a torna o bioma mais ácido e lixiviado, com baixos teores de bases e argila. Embora possua elevado teor de matéria orgânica, as campinarandas não são ambientes propensos para sequestro de carbono, e sim o contrário (Schaefer et al. 2008). O carbono orgânico e demais nutrientes de seus solos arenosos são constantemente perdidos por lixiviação e lançados no Rio Negro (Schaefer et al. 2008; Mendonça et al. 2014). Quanto a floresta equatorial, submetida a alta temperatura e precipitação, encontra-se sobre os solos mais profundos, bem drenados e lixiviados do Brasil (Schaefer 2013), o que causa grande distrofia, com acentuada acidez, sendo o segundo bioma com maior teor de alumínio.

A floresta tropical é o bioma com maior variabilidade ambiental (Figura 4). Compreende as florestas de tabuleiro costeiro, sobre solos profundos lixiviados e distróficos, e as florestas montanas dos acidentes orográficos do leste brasileiro, com distribuição do nordeste ao sul da costa brasileira. Sua distribuição possibilita grande sazonalidade térmica, e as barreiras orográficas possibilita o nível de precipitação necessário para seu estabelecimento, embora seja inferior às demais florestas ombrófilas do país.

A floresta ombrófila aberta e a floresta semidecídua são, na região interiorana tropical úmida, biomas transicionais com a savana. A primeira faz transição com a

floresta equatorial na bacia do Rio Amazonas e compreende uma grande região tampicante, impedindo que os frequentes incêndios da savana penetrem para a floresta equatorial. Apresenta também maior temperatura e precipitação que a floresta semidecídua, embora ambas possuam uma sazonalidade hídrica semelhante. Já a floresta semidecídua apresenta maior sazonalidade térmica devido a sua grande amplitude de ocorrência. Ocorre em maior extensão no sul e sudeste do Brasil, região denominada “mares de morros”, com relevo movimentado e solos profundos e lixiviados (Ab’Saber 2000).

Quanto as savanas, embora não seja o bioma de maior teor de Al, é o que mais sofre com esse elemento, pois apresenta baixos teores de matéria orgânica, diminuindo a sua complexação. Além disso, apresenta baixos teores de bases e pouca disponibilidade de nutrientes. Essa deficiência, somada a alta sazonalidade (baixa precipitação no trimestre mais seco), faz com que seja mais propício o estabelecimento de espécies escleromórficas.

Os biomas subtropicais de campos sulinos e floresta mista apresentam declividade da paisagem bem contrastantes, mas coincidem climaticamente. A principal diferença, está no pedoclima, com maior disponibilidade hídrica na FS, por esta possuir maior teor de argila e matéria orgânica no solo, embora com o maior teor de alumínio entre os biomas.

Os diferentes modelos de predição

Até o momento, os modelos que abordaram a região Neotropical apresentaram baixa acurácia e pouca adequabilidade com a cobertura da vegetação real. O bioma brasileiro de savana é o mais subestimado nos mapas de predição dos modelos de vegetação dinâmica. No pioneiro estudo de Prentice et al. (1992), o Brasil é considerado uma região com pouca floresta equatorial e savana, com baixo acerto em relação ao mapa de validação. Geralmente, a savana é substituída por floresta decidual (Kucharick et al. 2000) ou floresta equatorial/tropical úmida (Monserud & Leemans 1992; Sitch et al. 2003; Prentice et al. 2011). Porém, com um modelo de vegetação dinâmica bem simplificado, Salazar et al. (2007) apresentam maior coerência com a vegetação original. Certamente, a incoerência com a vegetação original inviabiliza os resultados de reconstrução ou projeção de cobertura de biomas. Além disso, devido a baixa resolução desses modelos, suas estimativas de estado de vegetação e pool de carbono no solo projetados têm se mostrado contraditório com o estado atual das vegetações (Pappas et al. 2015).

Sobre a abordagem dos modelos de nicho ecológico, outras inconsistências têm sido observadas. Ao modelar floresta tropical, Carnaval e Moritz (2008) obtêm boa acurácia com a distribuição real, quando considera uma definição mais estreita do bioma. No entanto, além das áreas de real ocorrência, o mapa predito para esse bioma ocupa outras regiões, como boa parte dos estados de São Paulo, Paraná e Mato Grosso do Sul, originalmente ocupado por floresta semidecidual e savana. Esse viés da semelhança climática é evitado quando se utiliza preditores pedológicos associados aos preditores climáticos (Fig. A.4), uma vez que os diferentes biomas que ocupam essa região são pedologicamente contrastantes.

Outro viés, associado ao sistema de classificação da vegetação, ocorre na modelagem de bioma. Werneck et al. (2011) considera um grande conjunto de diferentes biomas como “seasonally dry tropical forest”, mesmo em sua definição estreita (SDTF narrower definition). Tal conceito vem da proposta de Pennington et al. (2000) e Prado (2000) em agrupar toda vegetação Neotropical com algum nível de deciduidade foliar. Assim, diversos biomas diferentes são agrupados, tais como caatinga, floresta semidecídua, misiones (Argentina), e não somente as floresta decídua. Isso faz com que os preditores do “bioma” SDTF sensu lato apresentem elevada amplitude, proporcionando uma má calibração do modelo. Tal fato também pode inviabilizar os resultados de reconstrução e predição, se o foco de estudo é um bioma específico.

Similarmente, ao modelar a distribuição de um conjunto de espécies que ocorrem nas florestas decíduas, entre outros biomas, Collevatti et al. (2013) observam grande variação nos mapas de predições entre as espécies, além de diferença entre modelos climáticos e classificadores utilizados para predições. Ao fazer um consenso dos mapas de predição para o Último Máximo Glacial, os autores observam maior probabilidade de distribuição das espécies para a região central do Brasil, atualmente ocupada por savanas. Acreditamos que, com a associação de preditores pedológicos, essa reconstrução do bioma poderia ter tido outra espacialização, uma vez que os biomas floresta decídua e savana são bem contrastantes (Tabela 2) (Furley & Ratter 1988).

É frequente o uso da modelagem de um conjunto de espécies para estimar a ocorrência de um bioma (Cawsey et al., 2002; Elith et al., 2002; Särkinen et al. 2011; Collevatti et al. 2013; Rodrigues et al. 2015; Bueno et al. 2016). No entanto, escolher errado a espécie a ser modelada pode proporcionar estimativas também enviesadas, uma vez que espécies podem ser plásticas o suficiente para ocorrerem em outros biomas

distintos. Além disso, em um mesmo bioma, espécies podem apresentar preferências climáticas e pedológicas bem distintas (Swaine 1996; Condit et al. 2013). Tais fatores proporcionam a ampliação da variância dos preditores e, conseqüentemente, superestimação do nicho do bioma. Uma forma de evitar esse viés pode ser com o uso de espécies indicadoras (e.g. Bueno et al 2016).

Nosso modelo mostrou grande acurácia com a condição atual, a qual representam uma gama de biomas, até então não considerada em outros estudos de modelagem. Essa diversidade de biomas é mais uma riqueza existente nos trópicos e não deve ser subestimada. A transição entre esses biomas, embora complexa, pode ser melhor definida se associada aos preditores pedológicos (Fig. A.4). Assim, o uso de preditores de diferentes naturezas nos modelos de nicho ecológico, além de proporcionar uma maior acurácia, possibilita novos rumos para discussões, uma vez que a multidimensionalidade do nicho fundamental pode ser melhor acessada.

Referências

- Ab'Saber, A.N., 2000. The natural organization of Brazilian inter- an subtropical landscapes. *R. Inst. Geo.* 21, 57-70.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32-46.
- Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics.* 62, 245-253.
- Anderson, M.J., Walsh, D.C., 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing?. *Ecol. Monogr.* 83, 557-574.
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42-47.
- Arruda, D.M., Schaefer, C.E., Corrêa, G.R., Rodrigues, P.M., Duque-Brasil, R., Ferreira-JR, W.G., Oliveira-Filho, A.T. 2015. Landforms and soil attributes determine the vegetation structure in the Brazilian semiarid. *Folia Geobot.* 50, 175-184.
- Breiman, L., 2001. Random forests. *Mach. Learn.* 45, 5-32.
- Bueno, M., Pennington, R. T., Dexter K. G., Kamino, L. H. Y., Pontara, L. Neves, D. R. M., Ratter, J. A., Oliveira-Filho, A. T., 2016. Effects of Quaternary Climatic Fluctuations on the Distribution of Neotropical Savanna Tree Species. *Ecography*, doi: 10.1111/ecog.01860
- Carnaval, A.C., Moritz, C., 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *J. Biogeogr.* 35, 1187– 1201.
- Cawsey, E.M., Austin, M.P. & Baker, B.L. (2002) Regional vegetation mapping in Australia: a case study in the practical use of statistical modelling. *Biodiv. Conserv.* 11, 2239–2274.
- Clapham, W.B., 1973. *Natural Ecosystems*. McMillan, New York.

- Clark, D.B., Clark, D.A., Read, J.M., 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *J. Ecol.* 86, 101-112.
- Collevatti, R.G., Terribile, L.C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M.S., Nabout, J.C., Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., 2013. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *J. Biogeogr.* 40, 345-358.
- Condit, R., Engelbrecht, B.M.J., Pino, P., Pérez, R., Turner, B., 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 110, 5064-5068.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *J. Biogeogr.* 33, 1750-1763.
- Coudun, C., Gégout, J. C. (2007). Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *J. Veg. Sci.* 18, 517-524.
- Coutinho, L.M., 2006. O Conceito de bioma. *Acta Bot. Bras.* 20, 13-23.
- Elith, J., Burgman, M.A. & Regan, H.M. (2002) Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecol. Model.* 157, 313–329.
- Ellenberg, H., Mueller-Dombois, D., 1967. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the Earth. *Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule Stiftung Rübel, Zurich*, pp. 21-55.
- ESRI 2012. ArcGIS Desktop: Release 10.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- Field, R., O'Brien, E.M., Whittaker, R.J., 2005. Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation. *Ecology* 86, 2263–2277.
- FontQuer, P., 2001. *Diccionario de Botánica*. Ediciones Península, Barcelona.
- Furley P.A., Ratter J.A., 1988. Soil resources and plant communities of central Brazilian cerrado and their development. *J. Biogeogr.* 15, 97-108.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed. Porto Alegre.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000 Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R., 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105-3117.
- Hawkins, B.A., Montoya, D., Rodríguez, M.Á.; Olalla-Tárraga, M.Á., Zavala, M.Á., 2007. Global models for predicting woody plant richness from climate: comment. *Ecology* 88, 255-259.
- Harrison, S.P., Prentice, I.C., Barboni, D., Kohfeld, K.E., Ni, J., Sutra, J.P., 2010. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *J. Veg. Sci.* 21: 300-317.
- Heubes, J., Kühn, I., König, K., Wittig, R., Zizka, G., Hahn, K., 2011. Modelling biome shifts and tree cover change for 2050 in West Africa. *J. Biogeogr.* 38, 2248-2258.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965-1978.
- Holdridge, L.R., 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center, San Jose.
- Holt, R.D., 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 106, 19659–19665, suppl.2.

- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2001. Mapa de Solos do Brasil. Escala 1:5.000.000. Brasília.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de Vegetação do Brasil. Escala 1:5.000.000. 3. ed., Brasília.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. IBGE, Rio de Janeiro.
- Jaramillo, V.J., Sanford, R., 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, editors. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 346-361.
- Kucharik, C.J., Foley, J.A., Delire, C., Fisher, V.A., Coe, M.T., Lenters, J.D., Young-Molling, C., Ramankutty, N., Norman, J.M., Gower, S.T., 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Glob. Biogeochem. Cycles*. 14, 795-825.
- Lawler, J.J., White, D., Neilson, R.P., Blaustein, A.R., 2006. Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Glob. Chang Biol*. 12, 1568-1584.
- Mendonça, B.A.F., Simas, F.N.B., Schaefer, C.E.G.R., Fernandes-Filho, E.I., Vale-Júnior, J.F., Mendonça, J.G.F. 2014. Podzolized soils and paleoenvironmental implications of white-sand vegetation (Campinarana) in the Viruá National Park, Brazil. *Geoderma Regional* , v. 2-3, 9-20.
- Miatto, R.C., Wright, I.J., Batalha, M.A. 2016. Relationships between soil nutrient status and nutrient-related leaf traits in Brazilian cerrado and seasonal forest communities. *Plant and Soil*, 1-21. DOI 10.1007/s11104-016-2796-2
- Monserud, R.A., Leemans, R., 1992. Comparing global vegetations maps with the Kappa statistic. *Ecol. Model*. 62, 275-293.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 2003. *Aims and methods of vegetation ecology*. Blackburn Press, Caldwell.
- Oliveira-Filho, A.T., Shepherd, G.J., Martins, F.R., Stubblebine, W.H., 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *J. Trop. Ecol*. 5, 413-431.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51, 933-938.
- Pappas, C., Fatichi, S., Rimkus, S., Burlando, P., Huber, M.O., 2015. The role of local-scale heterogeneities in terrestrial ecosystem modeling. *J. Geophys. Res.: Biogeosci.* 120, 341-360.
- Pennington, T.R., Prado, D.E., Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27, 261-273.
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor*, 103, 599-605.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B., 2011. *Ecological niche and geographical distribution*. Princeton University Press. Princeton.
- Prado, D.E., 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.* 57, 437-461.
- Prasad, A.M., Iverson, L.R., Liaw, A., 2006. Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9, 181-199.

- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A.M., 1992. Special paper: a global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.* 19, 117-134.
- Prentice, I.C., Harrison, S.P., Bartlein, P.J., 2011. Global vegetation and terrestrial carbon cycle changes after the last ice age. *New Phytol.* 189, 988-998.
- Queiroz, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: Phytogeographical Pattern Inferred from Distribution Data of the Leguminosae. in: Pennington, R.T., Lewis, G.P., Ratter, J.A. (Eds), *Neotropical Savannas and Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Taylor & Francis CRC Press, Oxford, pp. 113-149.
- R Development Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G., Gifford, D.R. 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition area. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 449-492.
- Roberts, D.R., Hamann, A., 2012. Predicting potential climate change impacts with bioclimate envelope models: a palaeoecological perspective. *Global Ecol. Biogeogr.* 21, 121–133.
- Rodrigues, P. M. S., Silva, J.O., Eisenlohr, P.V., Schaefer, C.E.G.R., 2015. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. *Braz. J. Biol.* 75, 679-684.
- Rossatto, D.R., Carvalho, F.A., Haridasan, M., 2015. Soil and leaf nutrient content of tree species support deciduous forests on limestone outcrops as a eutrophic ecosystem. *Acta Bot. Bras.* 29, 231-238.
- Salazar, L.F., Nobre, C.A., Oyama, M.D. 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophys. Res. Lett.* 34, doi:10.1029/2007GL029695
- Santos, R.M., Oliveira-Filho, A.T., Eisenlohr, P.V., Queiroz, L.P., Cardoso, D.B.O.S., Rodal, M.J.N., 2012. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecol. Evol.* 2, 409-428.
- Särkinen, T., Iganci, J.R.V., Linares-Palomino, R., Simon, M.F., Prado, D., 2011. Forgotten Forests – issues and prospects in biome mapping using seasonally dry tropical forests as a case study. *BMC Ecol.* 11, 27.
- Schaefer, C.E.G.R., Amaral, E.F. Mendonca, B.A.F., Oliveira, H., Lani, J.L., Costa, L.M., Fernandes-Filho, E.I., 2008. Soil and vegetation carbon stocks in Brazilian Western Amazonia: relationships and ecological implications for natural landscapes. *Environ. Monit. Assess.* 140, 279–289.
- Schaefer, C.E.G.R., 2013. Bases físicas da paisagem brasileira: estrutura geológica, relevo e solos. in: Araújo, A.P., Alves, B.J.R. (Eds.), *Tópicos em ciência do solo*. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa, pp 1–69.
- Schaefer, C.E.G.R., Nunes, J.A., Neri, A.V., Mendonca, B.A.F., Ferreira-Junior, W.G., Arruda, D.M., Duque-Brasil, R. 2015. Relação solo-vegetação em formações vegetacionais brasileiras: metodologia e estudos de caso. in: Eisenlohr, P.V., Fagg, C.W., Melo, M.M.R.F., Andrade, L.A., Meira-Neto, J.A.A.. (Eds.), *Fitossociologia no Brasil: Métodos e Estudos de Casos - Volume II*. 1ed., Editora UFV, Viçosa, pp. 1-15.
- Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J.O., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M.T., Thonicke, K., Venevsky, S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Glob. Chang. Biol.* 9, 161-185.

- Svenning, J.C., Fløjgaard, C., Marske, K.A., Nógues-Bravo, D., Normand, S., 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quat. Sci. Rev.* 30: 2930-2947.
- Swaine, M.D., 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.* **84**, 419–428.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M. B., 2009. BIOMOD—a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*. 32, 369-373.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites Jr, J.W., 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecol. Biogeogr.* 20, 272-288.
- Whittaker, R.H., 1971. *Communities and Ecosystems*. 4^o Ed., The Macmillan co, New York.

CAPÍTULO 2

Manuscrito a ser submetido para Global Ecology and Biogeography

A cobertura da vegetação brasileira dos últimos 21 ka: mudanças nas hipóteses do refugio amazônico e arco pleistocênico

Objetivo: O número de estudos sobre a paleovegetação Neotropical tem crescido nos últimos 50 anos, porém, grande divergência é observada quanto às duas principais hipóteses de dinâmica de vegetações, os refúgios amazônicos de Haffer e o arco pleistocênico de Prado & Gibbs. A partir de uma abordagem de modelagem de nicho ecológico, objetivamos testar ambas as hipóteses e reconstruir a cobertura da paleovegetação do Último Máximo Glacial (UMG – 21 ka) e Holoceno médio (H-med - 6 ka).

Local: Brasil

Método: Estimamos o nicho fundamental (climático e pedológico) dos dez biomas mais representativos e executamos uma modelagem a partir do classificador RandomForest, utilizando preditores climáticos de três modelos de circulação geral (CCSM4, MPI-ESM-P e MIROC-ESM). Utilizamos o consenso entre os modelos para reconstruir a cobertura da paleovegetação para o UMG e H-med. Para validação das reconstruções, utilizamos sítios de fosseis polínicos para uma comparação direta.

Resultados: O clima pretérito foi mais frio e úmido em quase todo território, porém, a bacia Amazonica foi a região mais afetada pelas alterações climáticas dos últimos 21 ka. Isso fez com que a dinâmica de vegetações fosse mais intensa nesse local, fazendo que a floresta equatorial se refugiasse em determinados locais, enquanto o bioma de floresta tropical (com preferencias climáticas distintas) expandia sua cobertura. Na região sul, a floresta subtropical se desloca para menores latitudes, enquanto os campos sulinos se expandiam. Para a maioria dos biomas, as maiores alterações foram restritas às porções ecotonais, corroborados pelos fosseis polínicos.

Principais conclusões: Como predito pela hipótese de Haffer, as florestas de terras baixas amazônicas ficaram refugiadas, porém, a condição mais fria da bacia possibilitou a abertura de um nicho favorável para outro tipo de floresta úmida. A presença de espécies de florestas andinas e da floresta atlântica deve ser considerada. O avanço das florestas secas sensu lato (caatinga, florestas sazonais) foi restrito as condições ecotonais, principalmente por fatores pedológicos, não permitindo a formação do arco contínuo, predito por Prado e Gibbs.

Palavras chave: paleovegetação, dinâmica de vegetações, biogeografia, refúgios, arco pleistocênico, modelos de nicho ecológico, macroecologia

Introdução

Estudos que abordam a cobertura ocupada pela paleovegetação neotropical vem crescendo consideravelmente nos últimos 50 anos. Embora seja consenso que períodos frios e secos favorecem vegetações sazonais (e.g. florestas decíduas, caatingas e savanas) e que períodos úmidos e quentes favorecem florestais úmidas, conclusões propostas por métodos como distribuição de espécies endêmicas (Haffer, 1969; Prance, 1982; Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000), palinologia (Colinvaux et al., 1996; Ledru et al., 1996; Haberle & Maslin, 1999; Mayle, 2004; Marchant et al., 2009), modelagem de nicho ecológico (Carnaval et al., 2009; Werneck et al., 2011; 2012; Collevati et al., 2013; Bueno et al., 2016) e modelo de vegetação dinâmica global (Harrison & Prentice, 2003; Prentice et al., 2011) têm gerado quantidades consideráveis de consensos e controvérsias quanto à cobertura das paleovegetações do Último Máximo Glacial – UMG (21-18 Ka) e do Holoceno médio – H-med (6 Ka).

Considerando o passado climático do UMG generalizadamente mais seco e frio, Haffer (1969) propõe que habitats florestais amazônicos ficaram ilhados em uma matriz savânica. Sua proposta deu origem à hipótese dos refúgios amazônicos, servindo de gatilho para outras hipóteses sobre dinâmica de vegetações frente às mudanças climáticas. Complementar a hipótese de Haffer, Prado & Gibbs (1993) propõem a hipótese do “Arco Pleistocênico” ou “Arco das formações secas”. Segundo esta, a distribuição fragmentada de populações em diversos habitats sazonais é reflexo da expansão dos biomas sazonais durante o clima seco e frio do passado glacial. Posteriormente, Pennington et al. (2000) defendem que espécies tolerantes a seca (florestas secas) expandiram-se sobre os ricos solos de várzeas dos principais afluentes amazônicos durante esse período, e que a especiação de alguns gêneros Neotropicais de ampla ocorrência foi resultante de eventos de vicariância pós-glaciação. Posteriormente, outros estudos demonstraram que a divergência dessas espécies foi anterior às grandes mudanças climáticas do Pleistoceno (Pennington et al., 2004; Lavin, 2006; Pennington et al., 2009; Hoorn et al., 2010) e que a ruptura do hipotético “Arco Pleistocênico” das formações sazonais durante o clima interglacial não foi um direcionador da especiação (Pennington et al., 2004).

Diversos autores têm utilizado hipóteses de Haffer (1969) ou Prado & Gibbs (1993) como a mais parcimoniosa explicação para seus resultados (e.g. Prance, 1973; Absy et al., 1991; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009; Collevati et al., 2013; Garzón-Orduña et al., 2014). Paralelamente, diversos outros têm argumentado contra essas hipóteses. O argumento alternativo é de que o clima amazônico não permitiu a expansão de vegetações sazonais no UMG, sendo sempre floresta úmida (Colinvaux et al., 1996; 2000; Haberle & Maslin, 1999; Bush et al., 2002; Mayle & Beerling, 2004; Mayle et al., 2004; Bush & De Oliveira, 2006; Mayle & Power, 2008; Maslin et al., 2012) e que a maior distribuição das vegetações sazonais ocorreu no Holoceno, impulsionada por condições climáticas recentes e não no UMG (Mayle, 2004; Whitney et al., 2011; Werneck et al., 2011).

Embora haja um consenso a respeito do passado mais frio no UMG, o padrão da precipitação ainda é debatido (Sylvestre, 2009). A complexidade da precipitação na bacia amazônica tem sido associada à anti-fase (efeito gangorra) entre o oeste amazônico e o leste amazônico/nordeste brasileiro durante o verão austral (Cruz et al., 2009; Cheng et al., 2013). Diferentes proxies e modelos climáticos têm demonstrado que o clima amazônico do UMG foi, de fato, complexo ao longo da bacia, embora generalizadamente mais úmido que hoje, em resposta às forçantes orbitais e posição da Zona de Convergência Intertropical (Baker et al., 2001; Bush et al., 2002; van Breukelen et al., 2008; Sylvestre, 2009). Acreditamos que essa condicionante mais úmida pode ser determinante para recriar uma cobertura da paleovegetação distinta das propostas pioneiras.

Embora o clima, principal preditor utilizado, seja importante em estabelecer padrões para distribuição das vegetações em grandes escalas (Oliveira-Filho et al., 2006; Harrison et al., 2010; Neves et al., 2015), os atributos pedológicos têm mostrado grande eficiência na determinação de biomas ou mesmo comunidades (Ratter et al., 1973; Oliveira-Filho & Ratter 2002; Arruda et al., 2015a,b; Neves et al., 2015; Schaefer et al., 2015). No entanto, é notável que poucos modelos utilizaram atributos pedológicos para a reconstrução dos quadros paleoecológicos (e.g., Coudun et al., 2006; Coudun & Gegout, 2007; Arruda, Capítulo 1). A associação desses atributos aos preditores climáticos pode aumentar a acurácia do modelo e propiciar melhor reconstrução dos espaços ocupados pela paleovegetação (Arruda, Capítulo 1).

Considerando o clima generalizadamente mais frio e úmido no passado, esperamos que a configuração da paleovegetação brasileira para os últimos 21 Ka não

seja favorável para expansão das vegetações sazonais dentro e fora da bacia amazônica. Assim, nosso objetivo principal é testar as hipóteses dos refúgios amazônicos e arco pleistocênico. Com isso, apresentamos a reconstrução da cobertura da vegetação do Brasil para o UMG e H-med e indicamos áreas de refúgios (estabilidade) para cada bioma.

Métodos

Modelo climático-pedológico

As unidades amostrais foram obtidas a partir de um grid com células de 10 km (resolução aproximada de 0,1°) sobre o Mapa de Vegetações do Brasil, 1:5.000.000 (IBGE, 2004). Com isso, foram obtidas unidades amostrais independentes (500 células aleatoriamente amostradas) nos dez biomas mais representativos. Os biomas considerados foram: floresta equatorial superúmida, floresta tropical úmida, caatinga, campinarana, campos sulinos, floresta decídua, floresta semidecídua, floresta ombrófila aberta, floresta subtropical mista e savana (Tabela 1). As vegetações transicionais foram desconsideradas. As características do nicho fundamental (resumo do espaço ambiental) de cada bioma são descritas em Arruda (Capítulo 1).

Tabela 1. Descrição dos biomas, segundo Arruda et al. (Cap1).

| Bioma | Descrição |
|------------------------------------|--|
| Floresta equatorial/tropical úmida | Caracterizam-se pelo alto dossel (25-30 m) quando em terras baixas, bastante estratificada, abundante em epífitas lianas; possuem elevadas temperaturas e precipitação, com ausência de período biologicamente seco. A primeira se diferencia da segunda por apresentar maiores valores de sazonalidade da temperatura, temperatura do trimestre mais frio e precipitação anual. |
| Caatinga | Fisionomia bush/woodland, geralmente ausente de estrato gramíneo; possui substrato raso ou pedregoso; período biologicamente seco superior a oito meses. |
| Campinarana | Fisionomia variada (de campestre à florestal), com árvores finas; restrito a bacia do Amazonas, ocorrem em relevos planos e alagadiços; associado a solos arenosos, com elevadas taxas de eluviação (Espodosolos). |
| Campo sulino | Fisionomia campestre, sobre relevo plano a suave ondulado; caracterizada por apresentar grandes amplitudes térmicas, com geadas no inverno e verão muito quente. |
| Floresta decídua | Fisionomia florestal, pouco estratificada; com 5-7 meses de período biologicamente seco, com deciduidade foliar da copa superior a 50%. |
| Floresta semidecídua | Fisionomia florestal, estratificada; com 3-4 meses de período biologicamente seco, com deciduidade foliar da copa entre 25-50%. |
| Floresta ombrófila aberta | Fisionomia florestal, bem estratificada; com muitas lianas, epífitas, bambu e palmeiras; com 2-3 meses de período biologicamente seco; com pequena deciduidade foliar. |
| Floresta mista | Fisionomia florestal; estratificada; sem período biologicamente seco; com presença marcante de Araucaria angustifolia sobressaindo no dossel. |
| Savana | Fisionomia predominantemente savânica (embora também campestre e florestal); com denso estrato gramíneo; com períodos secos entre 4-7 meses e com incêndios frequentes. |

A seleção dos preditores do modelo foi efetuada a partir de um prévio modelo de treinamento (Arruda Capítulo 1), onde variáveis autocorrelacionadas e de baixa importância para o modelo foram desconsideradas. Assim, para o modelo definitivo, foram utilizadas quatro variáveis bioclimáticas (sazonalidade da temperatura, temperatura do trimestre mais frio, precipitação anual e precipitação do trimestre mais seco) (Hijmans et al., 2005) e seis pedológicas (teor de matéria orgânica, alumínio trocável, argila, pH, saturação por bases e declividade do terreno), todas com resolução de 1 km. Embora o solo seja um produto do processo de intemperização da rocha matriz ao longo do tempo, o comportamento dos atributos físico-químicos mediante as alterações climáticas ainda é desconhecido para maior parte dos solos tropicais. Assim, baseando na estabilidade da rocha matriz, consideramos que os períodos avaliados não são suficientes para proporcionar grandes alterações nos atributos físico-químicos.

Para calibração do modelo, utilizamos o método Random Forest (Breiman, 2001) na função “train” do pacote caret (200 amostras para calibrar e 300 para teste). Detalhes sobre a obtenção dos preditores pedológicos, seleção dos preditores do modelo, calibração e validação do modelo são descritos em Arruda (Capítulo 1). O modelo predito para o momento atual ($Kappa = 0.82$) é representado na Figura 1.

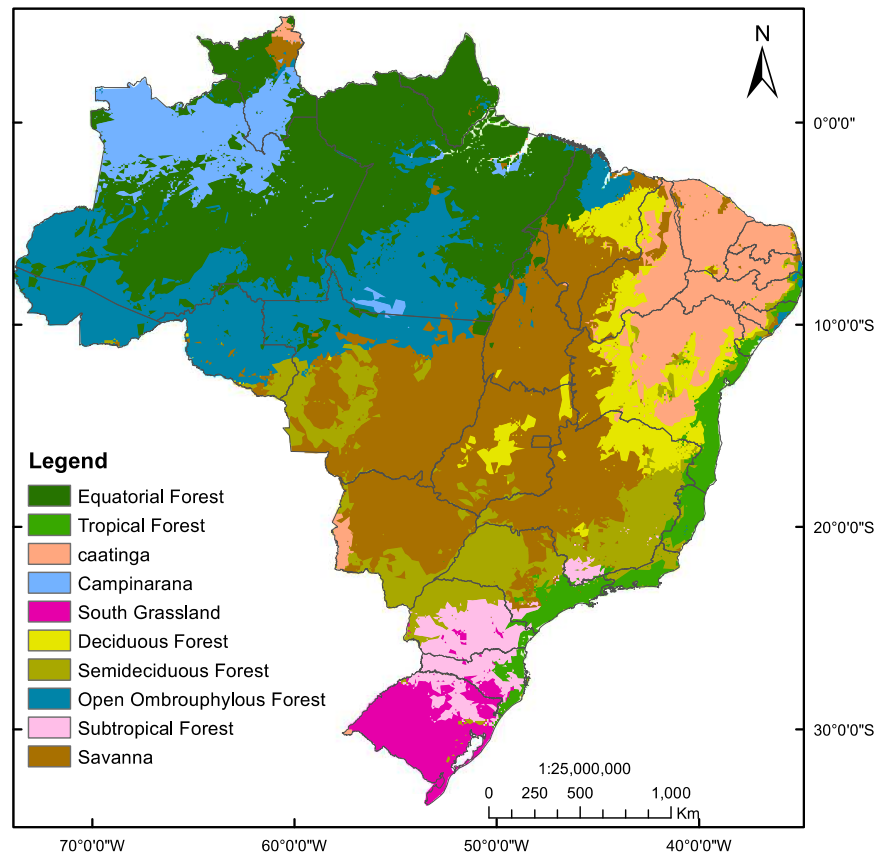


Figura 1. Distribuição atual dos biomas brasileiros, segundo a predição do modelo solo-clima de Arruda et al. (Capítulo 1)

Projeções para os cenários passados

A partir do modelo de predição atual, fizemos as projeções para os cenários de UMG (21 ka) e H-med (6 ka) utilizando três modelos de circulação geral: CCSM4 (resolução de $0,9^\circ \times 1,25^\circ$), MPI-ESM-P ($1,9^\circ \times 1,9^\circ$) e MIROC-ESM ($2,8^\circ \times 2,8^\circ$), todos derivados do Coupled Model Intercomparison Project Phase 5 (disponíveis em <http://www.worldclim.org/>). Esses modelos climáticos podem associar alterações da concentração de CO_2 atmosférico, temperatura da superfície terrestre e oceânica, ciclos hidrológicos, forçantes externas e interações de retroalimentação (Flato et al., 2013). No entanto, frequentemente apresentam particularidades em suas condições iniciais, o que proporcionam divergências nas projeções, principalmente em relação à precipitação tropical (Apêndice S1 e S2 na Informação Suplementar) (Sylvestre, 2009; Collevati et al., 2013; Flato et al., 2013; Varela et al., 2015). Para minimizar esse problema, as projeções dos diferentes modelos de circulação geral foram acopladas (e.g., Collevati et al., 2013). A diferença entre o consenso dos modelos de circulação geral com o clima atual é destacada na Figura 2.

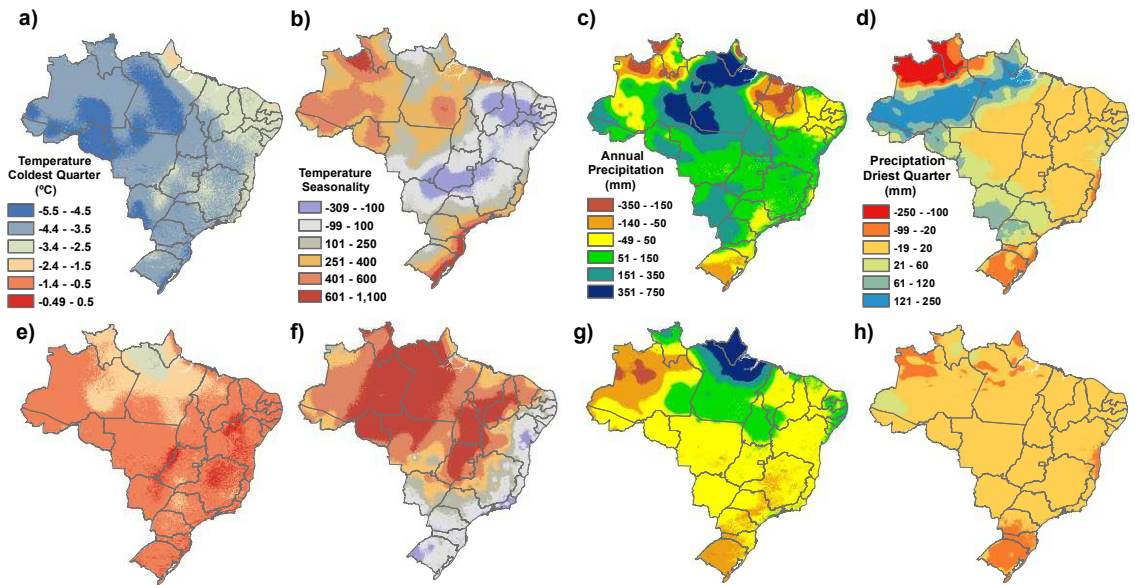


Figura 2. Distribuição espacial da diferença entre o consenso dos modelos de circulação geral e o clima atual (passado - atual) nos cenários Último Máximo Glacial (a, b, c e d) e Holoceno médio (e, f, g e h).

Áreas de estabilidade para os diferentes biomas foram estimadas com a sobreposição dos mapas de predição dos diferentes cenários com o mapa atual. Validamos nossos modelos através de uma comparação direta com 40 sítios de fósseis polínicos compilados da literatura (Apêndice S3 e S4)

Resultados

Projeção para o Último Máximo Glacial

No UMG, a temperatura do trimestre mais frio foi entre 3,5 e 4,5 °C mais baixa que o período atual em quase todo Brasil. A região amazônica apresentou temperaturas ainda mais baixas, sendo até 5.5 °C mais fria que hoje (Fig. 2a). Já a região nordeste apresentou menor variação térmica em relação ao restante do país (Fig. 2b). Quanto à precipitação, a região leste e centro-sul amazônica apresentou um aumento de 350 a 750 mm sobre o período atual (Fig.2c) e redução da estação seca (Fig.2d). Já no noroeste amazônico, região do alto Rio Negro, a precipitação foi bem inferior ao clima atual, principalmente, durante a estação seca. Redução considerável da precipitação também foi observada para o Estado do Maranhão (nordeste do Brasil).

A região amazônica foi a mais afetada pela alteração climática do UMG. A diminuição da temperatura e aumento da precipitação na Amazônia possibilitou grande reconfiguração da cobertura vegetal. Parte da floresta equatorial e quase toda a floresta

ombrófila aberta, que atualmente representa o contato entre a floresta equatorial e a savana, foi dominada por floresta tropical (Fig. 3a). Ou seja, a abertura desse novo nicho na bacia foi mais propícia para o estabelecimento da floresta tropical que para outras formações vegetais, mantendo a fisionomia florestal na bacia. Já a diminuição da precipitação, principalmente na estação seca, no extremo norte do país proporcionou uma expansão da isolada mancha de savana. Essa alteração climática também fez com que o bioma campinarana do Alto Rio Negro fosse quase totalmente substituído por floresta tropical. A savana core também se expandiu para a Amazônia, mas restringindo-se ao sul do estado do Pará. O clima mais frio também promoveu a retração da floresta tropical costeira das latitudes superiores a 25°.

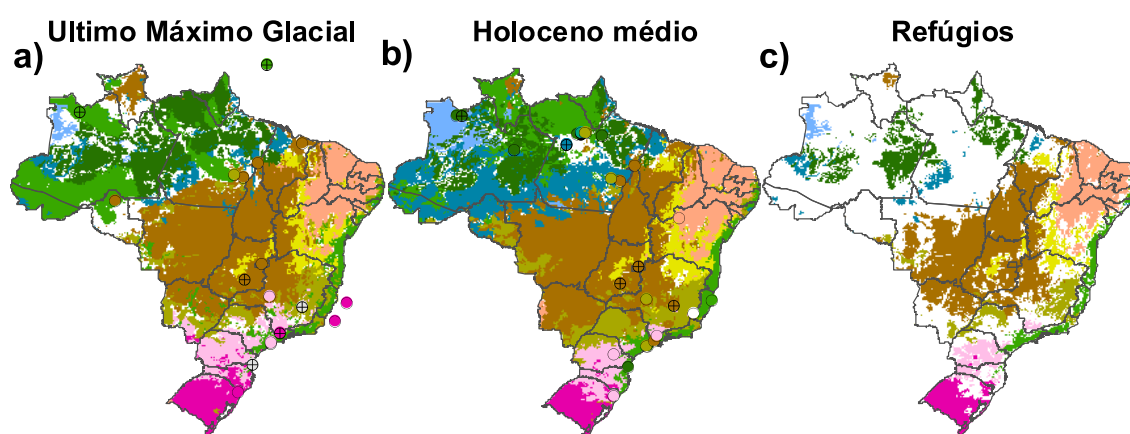


Figura 3. Distribuição espacial dos biomas para diferentes momentos pretéritos. (a) Distribuição dos biomas para o Último Máximo Glacial e (b) Holoceno Médio. (c) Áreas de estabilidade/refúgio dos biomas referentes ao consenso entre os dois cenários de distribuição e a distribuição atual (Fig. 1). As regiões brancas dos mapas indicam áreas de conflito entre os diferentes modelos de circulação geral. Os círculos nos mapas a e b representam os registros polínicos, cujas cores são referentes ao bioma no correspondente período. Os círculos com cruz no centro indicam observações importantes nos sítios. No círculo verde, polens de floresta úmida com presença de espécies andinas no Último Máximo Glacial (Colinvaux et al., 1996; Haberle & Maslin, 1999) e polens de ervas em meio à floresta durante o Holoceno médio (Mayle & Power, 2008). Círculo marrom, polens de savana com indícios de alagamento, similar a veredas (Salgado-Labouriau et al., 1998). Círculo branco, campo com entorno florestado no sudeste (Behling & Lichte 1997) e campo sem presença de araucária no sul (Behling & Negrelli, 2001). Círculo azul, floresta ombrófila aberta ou semidecidual (Irion et al., 2008).

Devido ao um aumento generalizado da precipitação no UMG, as florestas sazonais (decídua e semidecídua) apresentaram ligeira redução (Fig. 4). A caatinga também apresentou ligeira redução, embora a maior estabilidade climática tenha sido observada para a região nordeste do Brasil. Contrariamente, os campos sulinos

expandiram aproximadamente 250 Km no sentido norte, sobre a floresta subtropical. Esta se deslocou para o norte, sobre a floresta semidecidual, passando a ocupar parte do estado do Mato Grosso do Sul, atingindo as menores latitudes na região do Alto Paranaíba, oeste de Minas Gerais.

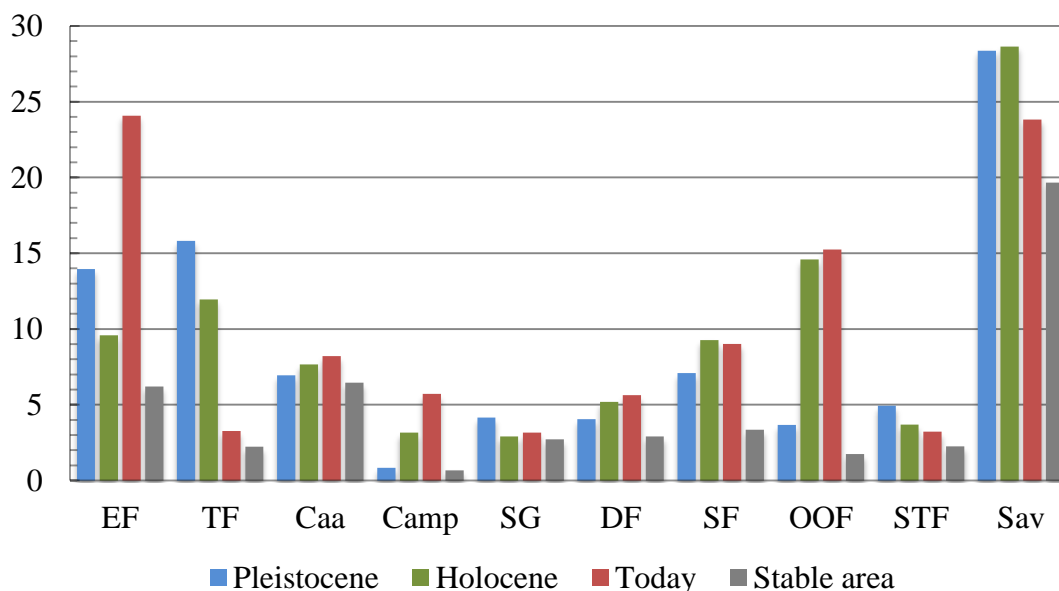


Figura 4. Área dos biomas ($\times 10^5$ km²) brasileiros para os diferentes cenários de predição e área de estabilidade ao longo dos últimos 21 ka.

Projeção para o Holoceno médio

Durante o H-med, a temperatura do trimestre mais frio foi ligeiramente mais baixa que o período atual em quase todo o Brasil, com uma redução de 0,5 a 1,5 °C (Fig. 2e). A maior diferença da temperatura foi observada no leste da Amazônia, sendo até 3,5 °C inferiores ao atual. Regiões significativamente mais quentes que o atual não foram indicada pelo consenso dos modelos de circulação geral. Quanto à precipitação, o leste da Amazônia foi mais úmido, principalmente no Estado do Amapá e norte do Pará, com até 350 mm de chuvas a mais que o período atual (Fig. 2g). No entanto, a porção oeste da Amazônia e o extremo sul do Brasil foram ligeiramente mais secos e sazonais (Fig. 2h), indicando uma diminuição da precipitação desde o UMG. As demais regiões do Brasil não apresentaram mudanças significativas no montante de chuvas.

Tal como no cenário do UMG, a região amazônica foi a mais afetada pela diferença climática do H-med (Fig. 3b). Devido à redução dos níveis de precipitação, a cobertura da campinarana foi reduzida pela metade (Fig. 4), em relação ao período atual, e a floresta ombrófila aberta apresentou uma retração na região sul da Amazônia, sendo substituída por savana, principalmente no norte do estado do Mato Grosso. Já as

alterações climáticas ocorridas na porção norte amazônica possibilitaram a substituição da floresta equatorial pela tropical. No sul do Brasil, por outro lado, as alterações climáticas do H-med não foram significativas para alterar a configuração espacial dos biomas para o restante do Brasil.

Áreas de estabilidade/refúgios vegetacionais

Devido à grande dependência dos biomas em relação aos solos, os preditores pedológicos funcionam como “freios” para a dinâmica das vegetações sobre as fortes mudanças climáticas. Assim, os ambientes de refúgios são áreas de maior estabilidade climática sobre um contexto pedológico inalterado ao longo dos últimos 21 ka.

As alterações climáticas pretéritas possibilitaram a expansão ou retração das vegetações, cujas maiores dinâmicas são observadas nas áreas limítrofes dos biomas na maior parte do Brasil. No entanto, a região amazônica apresentou pouca continuidade de área dos biomas existentes, pois as fortes mudanças ultrapassaram suas bordas. Isso fez com que os refúgios de floresta equatorial e ombrófila aberta se apresentassem como manchas espalhadas pela bacia amazônica (Fig. 3c).

Discussão

Dentre os períodos avaliados, as alterações climáticas do UMG foram as mais propensas para reconfigurar a cobertura vegetal do Brasil. No entanto, na maior parte do país, a dinâmica de retração e expansão dos biomas foi restrita às porções limítrofes, fazendo com que a maior parte de suas áreas core fossem configuradas como potencial área de refúgio. Uma exceção a esse padrão ocorreu na região amazônica, revelada como uma área de grande instabilidade climática no UMG e no H-med, por isso, foi a região de maior dinâmica de vegetações dos últimos 21 ka.

O resfriamento na bacia amazônica de até 5 °C é condizente com diversas estimativas para o UMG (Colinvaux et al., 2000; Pennington et al., 2000; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Bush & Silman, 2004). Essa condição fria, associada ao aumento da precipitação (anual e na estação seca) na maior parte da bacia, fez com que na região amazônica ocorresse grandes alterações na cobertura vegetal. No entanto, diante das discussões sobre validação ou não da hipótese dos refúgios, nossos resultados indicam que o cenário mais provável de ocupação da bacia possa estar no meio termo entre os antagônicos argumentos.

Como previamente defendido por diversos autores (Haffer, 1969; 2008; Prance, 1973; Ab'Saber, 1977; van der Hammen & Hooghiemstra, 2000), o estabelecimento do novo espaço ambiental em boa parte da bacia amazônica nos últimos 21 ka fez com que a atual floresta equatorial superúmida se refugiasse para as regiões de maior adequabilidade ambiental (entre as bacias dos rios Madeira e Tapajós, manchas dispersas na bacia do Rio Juruá e nordeste do estado do Pará, tal como proposto por Haffer, 1969). No entanto, a modificação climática ocorrida na bacia não possibilitou alteração do caráter florestal, como originalmente proposto, ou ocupação por florestas sazonais (e.g. Pennington et al., 2000; Mayle, 2004). Assim, o espaço manteve-se ocupado por florestas úmidas, mas com preferências ambientais distintas da floresta equatorial. Possivelmente, os táxons que ocupavam essas diferentes florestas úmidas também foram diferentes. Segundo registros palinológicos (Colinvaux et al., 1996; Behling, 1996; Hoorn, 1997; Harbele & Maslin, 1999; Mayle et al., 2004; 2009), alterações climáticas na bacia amazônica permitiram a colonização de táxons de florestas andinas durante o UMG. Para Oliveira-Filho e Ratter (1995), a extensa rede de florestas aluviais do Brasil Central possibilitaram também a colonização de táxons da floresta tropical atlântica.

Segundo van der Hammen & Hooghiemstra (2000), uma redução de 35-55 % da precipitação teria proporcionado a ocupação das savanas na bacia amazônica. No entanto, essas estimativas são inconsistentes com os diferentes modelos de circulação gerado analisados aqui (Apêndices S1 e S2). Além disso, os autores propõem que a presença de grandes campos de dunas na Amazônia central corroboram a premissa da seca na Amazônia. Porém, os campos de dunas na região do Alto Rio Negro são condizentes com o bioma campinarana, local de maior precipitação do Brasil, onde o solo é massivamente lixiviado, restando extensas áreas de Espodosolo (Mendonça et al., 2014).

Nossos resultados indicam que o estabelecimento de uma vegetação não florestal, ou mesmo floresta sazonal, não seria possível nem mesmo na porção de maior diminuição da precipitação (oeste do estado do Amazonas – Fig. 2c, tendência retratada por Mayle et al., 2000 e Bush, 2005), uma vez que ainda se mantiveram altos índices de precipitação, superiores aos níveis de tolerância das formações sazonais (ver Arruda Capítulo 1). A redução de 350 mm na região onde a precipitação atual é próxima de 3000 mm não é suficiente para alterar significativamente a cobertura da vegetação, como poderia ser se acontecesse em outros biomas (como caatinga, savana, ou florestas estacionais). Além disso, se considerássemos o feedback solo-floresta-clima, como a

reciclagem de água pela floresta durante a estação seca (Nobre et al., 1991), seria ainda menos provável tal alteração da cobertura vegetal na bacia. Assim, é mais provável que o avanço da savana sobre a bacia amazônica no UMG tenha se limitado às regiões ecotonais sul (Absy, 1991; Mayle et al., 2000; 2004; 2009; Burnbridge et al., 2004; Hermanowski et al., 2012a,b), tais como Carajás (Pará), Katira, Porto Velho (Rondônia), Bella Vista (Bolívia) e, como demonstrado aqui, do alto Rio Xingu até o sul do Pará.

Quanto à floresta tropical da costa atlântica, diferente do consenso dos modelos propostos por Carnaval & Moritz (2008) (embora similar ao resultado do Maxent), permaneceu com cobertura quase inalterada nos dois cenários. Esse bioma se retrai na região de latitude superior a 25° no UMG, poderem manter-se praticamente inalterado durante todo Holoceno (Behling & Negrelle, 2001; Pessenda et al., 2009). Acreditamos que os principais fatores determinantes desse bioma, as forçantes orográficas do leste brasileiro, não foram significativamente alterados pelas mudanças climáticas pretéritas. No entanto, considerando que o nível do mar esteve em média cerca de 120 km mais baixo que o atual (Mayle et al., 2009), é possível que a área da floresta tropical atlântica esteja subestimada para o UMG. Já com o avanço da linha da costa no H-med, parte dessa floresta pode ter sido substituídas por vegetação de influência marinha (e.g. Buso-Junior et al., 2013), apresentando uma área ligeiramente menor.

O clima úmido e frio do UMG também foi favorável para a floresta mista se desloca aproximadamente 400 km ao norte de sua atual distribuição, sobre as floresta semidecídua. A menor latitude ocupada por esse bioma foi 19° S, na região do Salitre (Minas Gerais), onde Ledru et al. (1996) amostraram pólen de Araucária (gimnosperma típica do bioma) para períodos anteriores ao UMG (32 ka) e para o holoceno inicial (12-8 ka). Porém, houve um hiato de sedimentação no período entre 28-16 Ka que impossibilitou a inferência da composição para o UMG. No entanto, como demonstrado no nosso modelo, é provável que esse bioma também tenha ocupado essa região no UMG.

No momento em que a floresta mista se desloca para o norte, o campo sulino expande sua cobertura no sul (como demonstrado por Behling & Hooghiemstra, 2001; Behling, 2002; Behling et al., 2004), porém, impulsionado pelo aumento do déficit hídrico no extremo sul do país (Cruz et al., 2006a,b; Wang et al., 2006). Essa situação se inverte no H-med. O aquecimento pós glacial fez com que a floresta mista se deslocasse para sul, sendo substituída por floresta semidecídua ao norte, como destacado por Ledru et al. (1996) na região do Salitre e em Colônia (São Paulo) (Ledru

et al., 2009). O novo clima instaurado no sul do Brasil, a partir do estado de Santa Catarina, permite a retomada da floresta mista sobre o campo sulino (como observado por Behling, 2002 e Behling et al., 2004), até ocupar uma configuração semelhante a atual. Em geral, o clima atual ainda é favorável para esse avanço, no entanto, a influência antrópica sobre o campo freia esse processo natural (Behling & Pillar, 2007).

Quanto aos biomas sazonais caatinga, floresta decídua e semidecídua (considerados a porção brasileira do bioma sensu lato Neotropical Seasonally Dry Forests – Pennington et al. 2000; Prado 2000), diferente do que se propunha previamente (Ab'Saber, 1977; Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000; Collevati et al., 2013), apresentaram menor distribuição no UMG, devido a maior precipitação e menor temperatura desse período. Com a diminuição da precipitação e o aquecimento pós glacial, esses biomas expandem sua cobertura (e.g. Mayle, 2004; Werneck et al., 2011; Whitney et al., 2011). No entanto, a caatinga e a floresta decidual restringiram sua dinâmica às condições ecotonais em pequenas escalas (e.g. De Oliveira et al., 1999). Suas preferências pedológicas, exigentes de solos com pH elevado e ricos em nutrientes (Arruda et al., 2015b; Cap1), restringem sua dinâmica às poucas áreas favoráveis de um país geologicamente antigo e pedologicamente lixiviado. Já a floresta semidecidual, menos exigentes pedologicamente (Arruda et al., 2015b), expande seu território durante o H-med, acompanhando o aumento do déficit hídrico nas latitudes superiores à 20° S. Em suma, o aumento da temperatura (e não a diminuição) e do stress hídrico proporciona a expansão dessas vegetações, caso o solo seja favorável.

Já a savana se destaca por ter tido maior extensão no UMG (diferente do proposto por Bueno et al., 2016) e H-med, em relação a atualidade. Sua expansão essencialmente sobre o bioma ecotonal de floresta ombrófila aberta, foi favorecida pelo aumento da amplitude térmica na bacia e compatibilidade com a paisagem lixiviada. No entanto, após o aquecimento pós glacial, começa a perder espaço para a floresta ombrófila aberta, um bioma ecotonal da borda amazônica (e.g. Mayle et al., 2000).

Por fim, se maiores alterações climáticas reconfiguraram a paisagem Neotropical, essas ocorreram em períodos anteriores à 21 ka (e.g. Bueno et al., 2016; Werneck et al., 2012). Quanto a outras alterações climáticas de curtas durações, como Younger Dryas (12.5–11Ka) ou eventos de 8.2 Ka., embora não tenhamos avaliado, conjecturamos que foram suficientes para surtir efeito apenas em pequenas escalas espaciais, restrita às bordas dos biomas ou a condições singulares da paisagem (e.g. De oliveira *et al.*, 1999; Whitney *et al.*, 2011). Muito embora, grande parte das mudanças climáticas pode não ser suficientes para exceder a capacidade de resposta das espécies

(Urrego et al., 2009) ou exceder os limites de tolerância ambiental dos biomas. De toda forma, há necessidade de mais sítios polínicos para uma melhor validação de modelos, os quais, em sua maioria, estão localizados em regiões ecotonais (ver Flantua et al., 2015), o que impossibilita validar maiores alterações no core dos biomas. No entanto, os sítios disponíveis foram condizentes com os modelos propostos aqui, o que nos possibilitou contribuir com discussões sobre hipóteses biogeográficas, tais como a hipótese dos refúgios que, diferente do clamado por Colinvaux et al. (2000) e Bush & De Oliveira (2006), ainda não está encerrada.

Considerações finais

O presente estudo nos possibilitou contribuir com clássicas hipóteses biogeográficas. Sobre os refúgios amazônicos, o avanço de vegetações sazonais, como savana ou florestas decíduais na bacia amazônica não foi possível devido as restrições pedológicas (grande distrofia pedológica da bacia, prejudicial para floresta decídua ou caatinga) e climáticas do passado (maior disponibilidade hídrica que o presente). No entanto, a condição mais fria da bacia possibilitou a abertura de um novo nicho favorável para outro tipo de floresta úmida, ficando a floresta equatorial refugiada em áreas de maior estabilidade climática. Em relação ao arco Pleistocênico, as florestas sazonais (decídua e semidecídua) e a caatinga só vieram a se expandir após o aquecimento e diminuição da disponibilidade hídrica pós glacial, no entanto, restritas aos ambientes pedologicamente favoráveis, nunca formando um arco contínuo nesses períodos.

Bibliografia

- Ab'Saber, A.N. (1977) Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* (Instituto de Geografia – USP), 3, 1-19.
- Absy, M.L., Cleef, A., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Sifeddine, A., Ferreira da Silva, M., Soubiès, F., Suguio, K., Turcq, B. & Van Der Hammen, T.H. (1991) Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 312, 673-678.
- Arruda, D.M., Schaefer, C.E., Corrêa, G.R., Rodrigues, P.M., Duque-Brasil, R., Ferreira-JR, W.G. & Oliveira-Filho, A.T. (2015a) Landforms and soil attributes

- determine the vegetation structure in the Brazilian semiarid. *Folia Geobotanica*, 50, 175-184.
- Arruda, D.M., Schaefer, C.E.G.R. & Moraes, M.L.B. (2015b) Relações entre atributos do solo e vegetações da região ecotonal do Médio Rio São Francisco, Brasil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 39, 1524-1532.
- Arruda et al. Cap1. Um modelo ecológico de nicho baseado em clima e solo. Em processo.
- Baker, P.A., Seltzer, G.O., Fritz, S.C., Dunbar, R.B., Grove, M.J., Tapia, P.M., Cross, S.L., Rowe, H.D. & Broda, J.P. (2001) The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science*, 291, 640-643.
- Behling, H. (1996) First report on new evidence for the occurrence of *Podocarpus* and possible human presence at the mouth of the Amazon during the Late-glacial. *Vegetation History and Archaeobotany*, 5, 241-246.
- Behling, H. (2002) South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177, 19–27.
- Behling H & Lichte M. (1997) Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical Southeastern Brazil. *Quaternary Research*, 48, 348–58.
- Behling, H. & Hooghiemstra, H. (2001) Neotropical savanna environments in space and time: Late Quaternary interhemispheric comparisons. *Interhemispheric Climate Linkages* (ed. by V. Markgraf), pp. 307-323. Academic Press, San Diego.
- Behling, H. & Negrelle, R.R.B. (2001) Tropical rain forest and climate dynamics of the atlantic lowland, southern Brazil, during the late quaternary. *Quaternary Research*, 56, 383-389.
- Behling, H. & Pillar, V.D. (2007) Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362, 243-251.
- Behling, H., Pillar, V.P., Orlóci, L. & Bauermann, S.G. (2004) Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 277-297.
- Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine Learning*, 45, 5-32.
- Bueno, M., Pennington, R.T., Dexter K.G., Kamino, L.H.Y., Pontara, L. Neves, D.R.M., Ratter, J.A. & Oliveira-Filho, A.T. (2016) Effects of Quaternary Climatic Fluctuations on the Distribution of Neotropical Savanna Tree Species. *Ecography*, doi: 10.1111/ecog.01860
- Burbridge, R.E., Mayle, F.E. & Killeen, T.J. (2004) Fifty-thousand-year vegetation and climate history of Noel Kempff Mercado National Park, Bolivian Amazon. *Quaternary Research*, 61, 215–230.
- Bush, M.B. (2005) Holocene climates of the lowland tropical forests. *Global Change in the Holocene* (ed. by A. Mackay, R. Battarbee, J. Birks and F. Oldfield), pp 293–306. Academic Press, New York.
- Bush, M.B. & Silman, M.R. (2004) Observations on Late Pleistocene cooling and precipitation in the lowland Neotropics. *Journal of Quaternary Science*, 19, 677–684.
- Bush, M.B. & De Oliveira, P.E. (2006) The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, 6, <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?point-of-view+bn00106012006>

- Bush, M.B., Miller, M.C., De Oliveira, P.E. & Colinvaux, P.A. (2002) Orbital forcing signal in sediments of two Amazonian lakes. *Journal of Paleolimnology*, 27, 341-352.
- Buso-Junior, A.A., Pessenda, L.C.R., de Oliveira, P.E., Giannini, P.C.F., Cohen, M.C.L., Volkmer-Ribeiro, C., de Oliveira, S.M.B., de Fátima Rossetti, D., Lorente, F.L., Borotti-Filho, M.A. & Schiavo, J.A. (2013) Late Pleistocene and Holocene vegetation, climate dynamics, and Amazonian taxa in the Atlantic Forest, Linhares, SE Brazil. *Radiocarbon*, 55, 1747-1762.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323, 785-789.
- Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F.W., Wang, X., Edwards, R.L., d'Horta, F.M., Ribas, C.C., Vuille, M., Stott, L.D. & Auler, A.S. (2013) Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications*, 4, p.1411.
- Collevatti, R.G., Terribile, L.C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M.S., Nabout, J.C., Rangel, T.F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2013) Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography*, 40, 345-358.
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Moreno, J.E., Miller, M.C. & Bush, M.B. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science*, 274, 85-88.
- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E. & Bush, M. B. (2000) Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19, 141-169.
- Cook, K.H. & Vizy, E.K. (2006) South American climate during the Last Glacial Maximum: Delayed onset of the South American monsoon. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111, article dD02110.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C. & Rameau, J.C. (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33, 1750-1763.
- Coudun, C. & Gégout, J.C. (2007) Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science*, 18, 517-524.
- Cruz, F.W., Burns, S.J., Karmann, I., Sharp, W.D., Vuille, M. & Ferrari, J.A. (2006a) A stalagmite record of changes in atmospheric circulation and soil processes in the Brazilian subtropics during the Late Pleistocene. *Quaternary Science Review*, 25, 2749-2761
- Cruz, F.W., Burns, S.J., Karmann, I., Sharp, W.D. & Vuille, M. (2006b) Reconstruction of regional atmospheric circulation features during the late Pleistocene in subtropical Brazil from oxygen isotope composition of speleothems. *Earth Planet Science Letters*, 248:494-506
- Cruz, F. W., Vuille, M., Burns, S.J., Wang, X., Cheng, H., Werner, M., Edwards, L., Karmann, I., Auler, A.S. & Nguyen, H. (2009) Orbitally driven east-west antiphasing of South American precipitation. *Nature Geoscience*, 2, 210-214.
- De Oliveira, P.E., Barreto, A.M.F. & Suguio, K. (1999) Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle Sao Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152, 319-337.
- Flantua, S.G., Hooghiemstra, H., Grimm, E.C., Behling, H., Bush, M.B., González-Arango, C., Gosling, W.D., Ledru, M.P., Lozano-García, S., Maldonado, A. &

- Prieto, A.R. (2015) Updated site compilation of the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 223, 104-115.
- Flato, G., J. Marotzke, B. Abiodun, P. Braconnot, S.C. Chou, W. Collins, P. Cox, F. Driouech, S. Emori, V. Eyring, C. Forest, P. Gleckler, E. Guilyardi, C. Jakob, V. Kattsov, C. Reason & Rummukainen, M. (2013) Evaluation of Climate Models. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (ed. by T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley), pp. 741-866. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York.
- Garzón-Orduña, I.J., Benetti-Longhini, J.E. & Brower, A.V. (2014) Timing the diversification of the Amazonian biota: butterfly divergences are consistent with Pleistocene refugia. *Journal of Biogeography*, 41, 1631-1638.
- Haberle, S.G., Maslin, M.A. (1999) Late Quaternary vegetation and climate change in the Amazon Basin based on a 50,000 year pollen record from the Amazon Fan, ODP Site 932. *Quaternary Research*, 51, 27-38.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 131-137.
- Haffer, J. (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 917-947.
- Harrison, S.P. & Prentice, C.I. (2003) Climate and CO₂ controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: analysis based on palaeovegetation data, biome modelling and palaeoclimate simulations. *Global Change Biology*, 9, 983-1004.
- Harrison, S.P., Prentice, I.C., Barboni, D., Kohfeld, K.E., Ni, J. & Sutra, J.P. (2010) Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science*, 21, 300-317.
- Hermanowski, B., da Costa, M.L. & Behling, H. (2012a) Environmental changes in southeastern Amazonia during the last 25,000 yr revealed from a paleoecological record. *Quaternary Research*, 77, 138-148.
- Hermanowski, B., Da Costa, M.L., Carvalho, A.T. & Behling, H. (2012b) Palaeoenvironmental dynamics and underlying climatic changes in southeast Amazonia (Serra Sul dos Carajás, Brazil) during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 365, 227-246.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hoorn C (1997) Palynology of the Pleistocene glacial/interglacial cycles of the Amazon Fan (Holes 940A, 944A, and 946A). *Proc ODP Scientific Results* 155:397-409. College Station, TX (Ocean Drilling Program)
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean Uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity, *Science*, 330, 927-931.
- Huguen, K.A., Overpeck, J.T., Peterson, L.C. & Trumbore, S. (1996) Rapid climate changes in the tropical Atlantic region during the last deglaciation. *Nature* 380, 51-54.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de Vegetação do Brasil. Escala 1:5.000.000. 3th edn., Brasília, DF.
- Irion, G., Bush, M.B., Mello, J.A.N., Stüben, D., Neumann, T., Müller, G., de Morais, J.O. & Junk, J.W. (2006) A multiproxy palaeoecological record of Holocene lake

- sediments from the Rio Tapajós, eastern Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240, 523–535.
- Lavin, M. (2006) Floristic and Geographical Stability of Discontinuous Seasonally Dry Tropical Forests Explains Patterns of Plant Phylogeny and Endemism. *Neotropical Savannas and Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation* (ed by R.T. Pennington, J. A. Ratter & G. P. Lewis), pp. 425-440. CRC Press, Florida.
- Ledru, M.P., Braga, P.I.S., Soubiès, F., Fournier, M., Martin, L., Suguio, K., Turcq, B. (1996) The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123, 239-257.
- Ledru, M.P., Mourguiart, P. & Riccomini, C. (2009) Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271, 140-152.
- Marchant, R., Cleef, A., Harrison, S. P., Hooghiemstra, H., Markgraf, V., van Boxel, J., Ager, T., Almeida, L., Anderson, R., Baied, C., Behling, H., Berrio, J. C., Burbridge, R., Björck, S., Byrne, R., Bush, M., Duivenvoorden, J., Flenley, J., De Oliveira, P., van Geel, B., Graf, K., Gosling, W. D., Harbele, S., van der Hammen, T., Hansen, B., Horn, S., Kuhry, P., Ledru, M.-P., Mayle, F., Leyden, B., Lozano-García, S., Melief, A. M., Moreno, P., Moar, N. T., Prieto, A., van Reenen, G., Salgado-Labouriau, M., Schäbitz, F., Schreve-Brinkman, E. J., and Wille, M.: Pollen-based biome reconstructions for Latin America at 0, 6000 and 18 000 radiocarbon years ago. *Climate of the Past*, 5, 725-767.
- Maslin, M.A., Ettwein, V.J., Boot, C.S., Bendle, J., Pancost, R.D. (2012) Amazon Fan biomarker evidence against the Pleistocene rainforest refuge hypothesis? *Journal Quaternary Science*, 27, 451–460.
- Mayle, F.E., Burbridge, R. & Killeen, T.J. (2000) Millennial- scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science*, 290, 2291–2294.
- Mayle, F.E., 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*, 19, 713-720.
- Mayle, F.E. & Beerling, D.J. (2004) Late Quaternary changes in Amazonian ecosystems and their implications for global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214, 11-25.
- Mayle, F.E., Beerling, D.J., Gosling, W.D. & Bush, M.B. (2004) Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 499-514.
- Mayle, F.E., Burn, M.J., Power, M. & Urrego, D.H. (2009) Vegetation and fire at the Last Glacial Maximum in tropical South America. *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions* (ed by F. Vimeux, F. Sylvestre and M. Khodri), pp. 89-112. Springer Netherlands.
- Mayle, F.E. & Power, M.J. (2008) Impact of a drier Early–Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 1829-1838.
- Mendonça, B.A.F., Simas, F.N.B., Schaefer, C.E.G.R., Fernandes-Filho, E.I., Vale-Júnior, J.F. & Mendonça, J.G.F. (2014) Podzolized soils and paleoenvironmental implications of white-sand vegetation (Campinarana) in the Viruá National Park, Brazil. *Geoderma Regional* , v. 2-3, 9-20.
- Neves, D.M., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Bueno, M.L. & Oliveira Filho, A.T. (2015) Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42, 1566–1576.

- Nobre, C.A., Sellers, P.J. & Shukla, J. (1991) Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate*, 4, 957-988
- Oliveira-Filho, A.T & Ratter, J.A. (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 52, 141-194.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. by P.S. Oliveira and R.J. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press.
- Oliveira-Filho, A.T., Jarenkow, J.A. & Rodal, M.J.N. (2006) Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. *Neotropical Savannas and Dry Forests: Diversity, Biogeography, and Conservation* (ed by R.T. Pennington, J. A. Ratter & G. P. Lewis), pp. 59-192. CRC Press, Florida.
- Pennington, R.T, Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261-273.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., Pell, S.K. & Butterworth, C.A. (2004) Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 515-538.
- Pennington, R.T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A. (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.
- Pessenda, L.C.R., De Oliveira, P.E., Mofatto, M., Medeiros, V.B., Garcia, R.J.F., Aravena, R., Bendassoli, J.A., Leite, A.Z., Saad, A.R. & Etchebehere, M.L. (2009) The evolution of a tropical rainforest/grassland mosaic in southeastern Brazil since 28,000 14C yr BP based on carbon isotopes and pollen records. *Quaternary Research*, 71, 437-452
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 902-927.
- Prado, D.E. (2000) Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57, 437-461.
- 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 Amazônica*, 3, 5-28.
- Peterson, L.C., Haug, G.H., Hughen, K.A. & Rohl, U. (2000) Rapid changes in the hydrologic cycle of the tropical Atlantic during the Last Glacial. *Science*, 290, 1947-1951
- Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G. & Gifford, D.R. (1973) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition area. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 880, 449-492.
- Salgado-Labouriau, M. L., Barberi, M., Vicentini, K. R.F. & Parizzi, M.G. (1998) A dry climatic event during the late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 115 – 129.
- Schaefer, C.E.G.R, Nunes, J.A., Neri, A.V., Mendça, B.A.F., Ferreira-Junior, W.G., Arruda, D.M. & Duque-Brasil, R. (2015) Relação solo-vegetação em formações vegetacionais brasileiras: metodologia e estudos de caso. *Fitossociologia no*

- Brasil: Métodos e estudos de casos (ed. by P.V. Eisenlohr, J.M. Felfili, M.M.R.F. Melo, L.A. Andrade, J.A.A. Meira-Neto), pp. 322-343. Ed. UFV, Viçosa.
- Sifeddine, A., Fröhlich, F., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Soubiès, F., Turcq, B., Suguio, K. & Volkmer-Ribeiro, C. (1994) La sédimentation lacustre indicateur de changements des paléoenvironnements au cours des 30000 dernières années (Carajas, Amazonie, Brésil). *Comptes Rendus Académie des Sciences Paris*, 318, 1645–1652.
- Sifeddine, A., Albuquerque, A.L.S., Ledru, M.P., Turcq, B., Knoppers, B., Martin, L., Mello, W.Z., Passenau, H., Dominguez, J.M.L., Cordeiro, R.C., Abrão, J.J. & Bittencourt, A.C.S.P. (2003) A 21 000 cal years paleoclimatic record from Caçó Lake, northern Brazil: evidence from sedimentary and pollen analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 189, 25–34.
- Sylvestre, F. (2009) Moisture pattern during the last glacial maximum in south America. *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions* (ed by F. Vimeux, F. Sylvestre and M. Khodri), pp. 3-27. Springer Netherlands.
- Urrego, D.H., Bush, M.B., Silman, M.R., Correa-Metrio, A., Ledru, M.P., Mayle, F.E., Paduano, G. & Valencia, B.G. (2009) Millennial-Scale Ecological Changes. *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions* (ed by F. Vimeux, F. Sylvestre and M. Khodri), pp. 283-300. Springer Netherlands.
- Van Breukelen, M.R., Vonhof, H.B., Hellstrom, J.C., Wester, W.C.G. & Kroon, D. (2008) Fossil dripwater in stalagmites reveals Holocene temperature and rainfall variation in Amazonia. *Earth and Planetary Science Letters*, 275, 54-60.
- Van der Hammen, T. & Hooghiemstra, H. (2000) Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Review*, 19, 725–742.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M.S. & Terribile, L.C. (2015) A short guide to the climatic variables of the Last Glacial Maximum for biogeographers. *PloS one*, 10, p.e0129037.
- Wang, X., Auler, A.S., Edwards, R., Cheng, H., Cristalli, P.S., Smart, P.L., Richards, D.A. & Shen, C.C. (2006) Interhemispheric anti-phasing of rainfall during the last glacial period. *Quaternary Science Review*, 25, 3391–3403.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E. & Sites Jr, J.W. (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 272-288.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites Jr, J.W. & Costa, G.C. 2012. Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, 39, 1695–1706.
- Whitney, B.S., Mayle, F.E., Punyasena, S.W., Fitzpatrick, K.A., Burn, M.J., Guillen, R., Chavez, E., Mann, D., Pennington, R.T. & Metcalfe, S.E. (2011) A 45kyr palaeoclimate record from the lowland interior of tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307, 177-192.

CONCLUSÃO GERAL

O modelo baseado em clima e solo mostrou grande acurácia com a condição atual, a qual representam uma gama de biomas, até então não considerada em outros estudos de modelagem. Essa diversidade de biomas é mais uma riqueza existente nos trópicos e não deve ser subestimada. A transição entre esses biomas, embora complexa, pode ser melhor definida se associada aos preditores pedológicos. Assim, o uso de preditores de diferentes naturezas nos modelos de nicho ecológico, além de proporcionar uma maior acurácia, possibilita novos rumos para discussões, uma vez que a multidimensionalidade do nicho fundamental pode ser melhor acessada. As reconstruções derivadas desse modelo possibilitou contribuir com clássicas hipóteses biogeográficas. Sobre os refúgios amazônicos de Haffer, o avanço de vegetações sazonais, como savana ou florestas decíduais na bacia amazônica não foi possível devido as restrições pedológicas (grande distrofia pedológica da bacia, restritivas para florestas secas) e climáticas do passado (maior disponibilidade hídrica que o presente). No entanto, a condição mais fria da bacia possibilitou a abertura de um novo nicho favorável para outro tipo de floresta úmida, ficando a floresta equatorial refugiada em áreas de maior estabilidade climática. Em relação ao arco Pleistocênico de Prado & Gibbs, as florestas sazonais (decídua e semidecídua) e a caatinga só vieram a se expandir após o aquecimento e diminuição da disponibilidade hídrica no pós glacial. Contudo, ficaram restritas aos ambientes pedologicamente favoráveis, sem formar um arco contínuo durante o período glacial. Por fim, se maiores alterações climáticas reconfiguraram a paisagem Neotropical, essas ocorreram em períodos anteriores à 21 ka. Grande parte das mudanças climáticas pode não ser suficiente para exceder a capacidade de resposta das espécies ou exceder os limites de tolerância ambiental dos biomas.

ANEXO - CAPÍTULO 1

Um modelo ecológico de nicho de biomas brasileiros baseado em clima e solo

Tabela A.1. Formações vegetais sensu IBGE utilizadas para a delimitação dos biomas analisados e a associação destes com as ecorregiões da WWF (Olson et al. 2001).

| Biome | Descrição | Vegetation Forms (IBGE 2012) | WWF Ecoregions (Olson et al. 2001) |
|---|--|--|-------------------------------------|
| Equatorial/ Tropical Rain Forest* | Fisionomia florestal caracterizada pelo alto dossel (25-30 m) quando em terras baixas; bastante estratificada, abundante em epífitas e lianas; possui elevadas temperaturas e precipitação, com ausência de período biologicamente seco. | Floresta Ombrófila Densa | Uatuma-Trombetas moist forests |
| | | Floresta Ombrófila Densa Aluvial | Japurá-Solimoes-Negro moist forests |
| | | Floresta Ombrófila Densa Montana | Juruá-Purus moist forests |
| | | Floresta Ombrófila Densa Submontana | Madeira-Tapajós moist forests |
| | | Floresta Ombrófila Densa Terras Baixas | Marajó varzeá |
| | | | Monte Alegre varzeá |
| | | | Purus varzeá |
| | | | Purus-Madeira moist forests |
| | | | Solimões-Japurá moist forests |
| | | | Tapajós-Xingu moist forests |
| Caatinga | Fisionomia bush/ woodland, geralmente ausente de estrato | Savana-Estépica | Caatinga |
| | | Savana-Estépica Arborizada | |
| | | Savana-Estépica Florestada | |
| | | | |

| | | | |
|----------------------|---|--|---|
| | graminoso; possui substrato raso ou pedregoso; período biologicamente seca superior a oito meses. | | |
| Campinarana | Fisionomia variada (de campestre à florestal), com árvores finas; restrito a bacia do Amazonas; ocorrem em relevos planos e alagadiços, associado a solos arenosos com elevadas taxas de eluviação (Espodosolos). | Campinarana Arborizada Campinarana Arbustiva Campinarana Florestada Campinarana Gramíneo-Lenhosa Campinarana/Floresta Ombrófila | Rio Negro campinarana Negro-Branco moist forests Japurá-Solimões-Negro moist forests |
| South Grassland | Fisionomia campestre, sobre relevo plano a suave ondulado; caracterizada por apresentar grandes amplitudes térmicas, com geadas no inverno e verão muito quente. | Estepe Estepe Arborizada Estepe Gramíneo-Lenhosa Estepe Parque | Uruguayan savanna |
| Deciduous Forest | Fisionomia florestal, pouco estratificada; com 5-7 meses de período biologicamente seco, com decíduidade foliar da copa superior a 50%. | Floresta Estacional Decidual Floresta Estacional Decidual Montana Floresta Estacional Decidual Submontana | Atlantic dry forests Mato Grosso seasonal forests Bahia interior forests Maranhão Babaçu forests |
| Semideciduous Forest | Fisionomia florestal, estratificada; com 3-4 meses de período biologicamente seco, | Floresta Estacional Semidecidual Floresta Estacional Semidecidual Aluvial Floresta Estacional Semidecidual Montana Floresta Estacional Semidecidual | Pernambuco interior forests Pantanal Chiquitano dry forests Bahia interior forests |

| | | | |
|--------------------------|--|--|---|
| | com deciduidade foliar da copa entre 25-50%. | Submontana Floresta Estacional Semidecidual Terras Baixas | Alto Paraná Atlantic forests |
| Open Ombrophylous Forest | Fisionomia florestal, bem estratificada; com muitas lianas, epífitas, bambu e palmeiras; com 2-3 meses de período biologicamente seco; com pequena deciduidade foliar. | Vegetação Ombrófila Aberta Vegetação Ombrófila Aberta Aluvial Vegetação Ombrófila Aberta Submontana Vegetação Ombrófila Aberta Terras Baixas | Southwest Amazon moist forests Madeira-Tapajós moist forests Tapajós-Xingu moist forests Purus-Madeira moist forests Tocantins/Pindare moist forests Maranhão Babaçu forests Xingu-Tocantins-Araguaia moist forests |
| Subtropical Forest | Fisionomia florestal; estratificada; sem período biologicamente seco; com presença marcante de Araucaria angustifolia sobressaindo no dossel | Estepe/Floresta Ombrófila Mista Floresta Ombrófila Mista Savana/Floresta Ombrófila Mista Floresta Ombrófila Mista Montana Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana Floresta Estacional/Floresta Ombrófila Mista Floresta Ombrófila Densa/Floresta Ombrófila Mista | Araucaria moist forests |
| Savanna | Fisionomia predominantente savânica (embora também campestre e florestal); com denso estrato graminoso; com períodos secos entre 4-7 meses e com incêndios frequentes. | Savana Savana Arborizada Savana Florestada Savana Gramíneo-Lenhosa | Pantanal Cerrado Guianan savanna Mato Grosso seasonal forests Campos Rupestres montane savanna |

* Equatorial e Tropical Rain Forest não são distinguidas em IBGE (2012). A separação foi feita diante da premissa de que compõe distintas províncias florísticas, as quais são Amazonian Forest (equatorial rain forest) e Atlantic Forest (tropical rain forest).

** Ecorregiões específicas do bioma tropical rain forest.

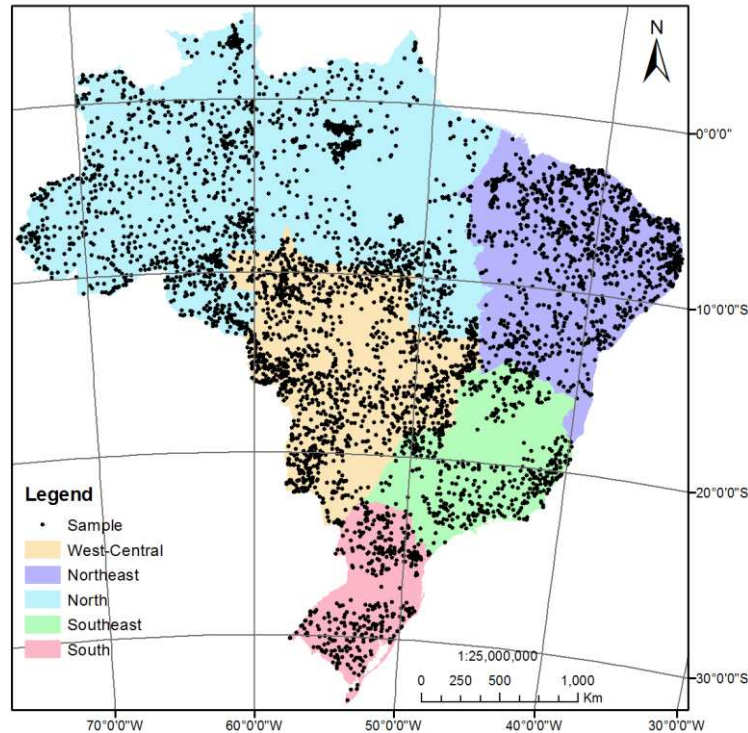


Fig. A.1. Locais de amostra dos perfis (horizonte A), provenientes dos levantamentos exploratórios de solos da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Solos (EMBRAP - SOLOS, anteriormente chamada Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos - SNLCS) e do Projeto RADAMBRASIL. Os dados estão publicados na série de livros técnicos disponíveis em IBGE SITE, cujas referências são descritas abaixo. As 19 variáveis utilizadas foram: matéria orgânica, carbono orgânica, pH em água e em KCl, nitrogênio, sódio, magnésio, cálcio, potássio, alumínio e hidrogênio trocáveis, saturação por alumínio, soma de bases, saturação por bases, capacidade de troca catiônica, argila, silte, areia e declividade. **Referência da base de dados:**

- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos do Estado de Alagoas. Recife: EMBRAPA-CPP/SUDENE-DRN, 1975. 532p. (EMBRAPA-CPP. Boletim Técnico, 35)
- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos da margem esquerda do Rio São Francisco Estado da Bahia. Rio de Janeiro: EMBRAPA-SNLCS; Recife: SUDENE-DRN, 1976. 404 p. (EMBRAPA-SNLCS. Boletim técnico, n. 38)
- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos do Estado de Sergipe. Recife: EMBRAPA. Centro de Pesquisas Pedológicas, 1975. 506p. Brasil. EMBRAPA. Centro de Pesquisas Pedológicas. (Boletim Técnico, 36)
- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos do norte de Minas Gerais (área de atuação da SUDENE). Rio de Janeiro: EMBRAPA-SNLCS; Recife: SUDENE-DRN, 1979. 407 p. (EMBRAPA-SNLCS. Boletim técnico, n. 60)
- EMBRAPA. Estudo expedito de solos nas partes central e oeste do estado da Bahia para fins de classificação e correlação (outubro de 1971). Recife, PE: Ministério da Agricultura - Divisão de Pesquisa Pedológica; SUDENE - Divisão de Agrologia, 1972. 73 p. (Ministério da Agricultura. Divisão de Pesquisa Pedológica. (Boletim Técnico, 24)
- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos da margem direita do rio São Francisco, Estado da Bahia. Recife, 1977. 2v. il. (EMBRAPA-SNLCS. Boletim Técnico, 052).
- EMBRAPA. Mapa esquemático dos solos das regiões Norte, Meio-Norte e Centro-Oeste do Brasil: texto explicativo. Rio de Janeiro: Embrapa-CPP, 1975. 553 p. (Embrapa-CPP. Boletim Técnico, 17)
- EMBRAPA. Levantamento de reconhecimento dos solos do estado do Paraná: Tomo II. Londrina, PR: EMBRAPA-SNLCS/SUDESUL/IAPAR, 1984. 414 p. (EMBRAPA. SNLCS. Boletim de Pesquisa, 27/ IAPAR. Boletim Técnico, 16)
- EMBRAPA. Aptidão agrícola dos solos do Noroeste do Estado do Paraná. Curitiba: EMBRAPA-CPP, 1975. 42 p. (EMBRAPA-CPP. Boletim técnico, n. 32)
- EMBRAPA. Levantamento de reconhecimento dos solos do noroeste do estado do Paraná. Rio de Janeiro, RJ: Ministério da Agricultura - Escritório de Pesquisas e Experimentação - Equipe de Pedologia e Fertilidade do Solo, 1970. 102 p. (Ministério da Agricultura. Escritório de Pesquisas e Experimentação. Equipe de Pedologia e Fertilidade do

- Solo. Boletim Técnico, 14).
- EMBRAPA. Levantamento de reconhecimento dos solos do Sul do Estado de Mato Grosso. Rio de Janeiro, 1971. 839p. (Brasil. Ministerio da Agricultura-DNPEA-CPP. Boletim Técnico, 18).
- EMBRAPA. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos (Rio de Janeiro, RJ). Levantamento de reconhecimento dos solos do estado do Espírito Santo. Rio de Janeiro, 1978. bt.45. 461p. 1 mapa escala 1:400.000 - Levantamento de reconhecimento dos solos do estado do Espírito Santo. (EMBRAPA-SNLCS.Boletim Técnico, 45)
- EMBRAPA. Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Paraná. Londrina: IAPAR: Rio de Janeiro: EMBRAPA-SNLCS, 1984. 2 t. il. color. (IAPAR-Projeto Especial Levantamento de Solos.Boletim técnico, n. 16; EMBRAPA-SNLCS. Boletim técnico, n. 27).
- EMBRAPA. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação do Solo (Rio de Janeiro, RJ) Levantamento exploratório - reconhecimento de solos do Estado da Paraíba: interpretação para uso agrícola dos solos do Estado da Paraíba. Rio de Janeiro, 1972. 683p. (EMBRAPA-SNLCS. Boletim Técnico,15)
- EMBRAPA. Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras de 21.000 hectares no Município de Tefé, Amazonas. Rio de Janeiro: EMBRAPA-SNLCS, 1983. 117 p. (EMBRAPA-SNLCS. Boletim técnico, n. 19).
- EMBRAPA. Levantamento de reconhecimento de media intensidade dos solos e avaliacao da aptidao agricola das terras da area do Polo Roraima. Rio de Janeiro:EMBRAPA-SNLCS, 1983. 368p. il. (EMBRAPA-SNLCS. Boletim Técnico, 018).
- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos do estado de Pernambuco - volume I. Recife, PE: Ministério da Agricultura - Divisão de Pesquisa Pedológica/SUDENE - Divisão de Agrologia, 1973.
- EMBRAPA. Levantamento exploratorio - reconhecimento de solos do Estado da Paraíba. II. Interpretacao para uso agricola dos solos do Estado da Paraíba. Rio de Janeiro: MA-Euipe de Pedologia e Fertilidade do Solo, 1972. 670p. (Brasil. Ministerio da Agricultura-EPE-EPFS. Boletim Técnico, 15)
- EMBRAPA. Levantamento exploratório - reconhecimento de solos do Estado do Ceará. Recife: SUDENE-DRN; Brasília, DF: MA-Divisão de Pesquisa Pedológica, 1973. 2 v. (MA-DNPEA. Boletim técnico, n. 28)
- EMBRAPA. Estudo expedito de solos no trecho Itaituba-Estreito da rodovia Transamazonica para fins de classificacao e correlacao: (Agosto de 1972). Rio de Janeiro: MA-DNPEA-DPP, 1973. 96p. (Brasil. Ministerio da Agricultura-DNPEA-DPP. Boletim Técnico, 31)
- EMBRAPA. Estudo expedito de solos no Estado do Ceará para fins de classificação, correlação e verificação de mapeamento (Novembro 1969). Recife: SUDENE/DNPEA, 1972. 47 p. (SUDENE. Pedologia, 11. DNPEA. Boletim Técnico, 23)
- EMBRAPA. Estudo expedito de solos nas partes central e sul do estado da Bahia para fins de classificação, correlação e legenda preliminar (janeiro de 1973). Recife, PE: Ministério da Agricultura - Divisão de Pesquisa Pedológica; SUDENE - Divisão de Agrologia, 1973. 110 p. (Ministério da Agricultura. Divisão de Pesquisa Pedológica. Boletim Técnico, 29;
- EMBRAPA. Estudo expedito de solos no estado do Espírito Santo, Norte do Paraná e Sul de Mato Grosso para fins de classificação e correlação (executado em julho de 1968). Recife, PE: Ministério da Agricultura - Departamento Nacional de Pesquisa Agropecuária - Divisão de Pesquisa Pedológica, 1972. 63 p. (Boletim Técnico, 20).
- RADAMBRASIL. Parte das Folhas SC.23 Rio São Francisco e SC.24 Aracaju; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1973. (Levantamento de recursos naturais, v. 01)
- RADAMBRASIL. Folha SB.23 Teresina e parte da Folha SB.24 Jaguaribe; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1973. (Levantamento de recursos naturais, v. 02)
- RADAMBRASIL. Folha SA.23 São Luís e parte da Folha SA.24 Fortaleza; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1973. (Levantamento de recursos naturais, v. 03)
- RADAMBRASIL. Folha SB.22 Araguaia e parte da Folha SC.22 Tocantins; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1974. (Levantamento de recursos naturais, v. 04)
- RADAMBRASIL. Folha SA.22 Belém; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1974. (Levantamento de recursos naturais, v. 05)
- RADAMBRASIL. Folha NA/NB.22 Macapá; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1974. (Levantamento de recursos naturais, v. 06)
- RADAMBRASIL. Folha SB.21 Tapajós; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1974. (Levantamento de recursos naturais, v. 07).
- RADAMBRASIL. Folha NA20 Boa Vista e parte das Folhas NA.21 Tumucumaque, NB.20 Roraima e NB.21: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1975. (Levantamento de recursos naturais, v. 08).
- RADAMBRASIL. Folha NA.21 Tumucumaque e parte da Folha NB.21: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1975. (Levantamento de recursos naturais, v. 09).
- RADAMBRASIL. Folha SA.21 Santarém; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1976. (Levantamento de recursos naturais, v. 10).
- RADAMBRASIL. Folha NA.19 Pico da Neblina; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1976. (Levantamento de recursos naturais, v. 11).
- RADAMBRASIL. Folha SC.19 Rio Branco; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1976. (Levantamento de recursos naturais, v. 12).
- RADAMBRASIL. Folha Folhas SB/SC.18 Javari/Contamana; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1977. (Levantamento de recursos naturais, v. 13).
- RADAMBRASIL. Folha SA.19 Iça; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1977. (Levantamento de recursos naturais, v. 14).
- RADAMBRASIL. Folha SB.19 Juruá; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1977. (Levantamento de recursos naturais, v. 15).
- RADAMBRASIL. Folha SC.20 Porto Velho; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1978. (Levantamento de recursos naturais, v. 16).
- RADAMBRASIL. Folha SB.20 Purus; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1978. (Levantamento de recursos naturais, v. 17).
- RADAMBRASIL. Folha SA.20 Manaus; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1978. (Levantamento de recursos naturais, v. 18).
- RADAMBRASIL. Folha SD.20 Guaporé; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1979. (Levantamento de recursos naturais, v. 19).
- RADAMBRASIL. Folha SC.21 Juruena; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1980. (Levantamento de recursos naturais, v. 20).
- RADAMBRASIL. Folha SA.24 Fortaleza; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1981. (Levantamento de recursos naturais, v. 21).

- RADAMBRASIL. Folha SC.22 Tocantins: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1980. (Levantamento de recursos naturais, v. 22).
- RADAMBRASIL. Folhas SB.24/25 Jaguaribe/Natal: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1981. (Levantamento de recursos naturais, v. 23).
- RADAMBRASIL. Folha SD.24 Salvador: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1981. (Levantamento de recursos naturais, v. 24).
- RADAMBRASIL. Folha SD.22 Goiás: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1981. (Levantamento de recursos naturais, v. 25).
- RADAMBRASIL. Folha SD.21 Cuiabá: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1982. (Levantamento de recursos naturais, v. 26)
- RADAMBRASIL. Folha SE.21 Corumbá e parte da Folha SE.20: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1982. (Levantamento de recursos naturais, v. 27).
- RADAMBRASIL. Folha SF.21 Campo Grande: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1982. (Levantamento de recursos naturais, v. 28).
- RADAMBRASIL. Folha SD.23 Brasília: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1982. (Levantamento de recursos naturais, v. 29).
- RADAMBRASIL. Folhas SC.24/25 Aracaju/Sergipe: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1983. (Levantamento de recursos naturais, v. 30).
- RADAMBRASIL. Folha SE.22 Goiânia: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1983. (Levantamento de recursos naturais, v. 31).
- RADAMBRASIL. Folhas SF.23/24 Rio de Janeiro/Vitória: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1983. (Levantamento de recursos naturais, v. 32).
- RADAMBRASIL. Folha SH.22 Porto Alegre e parte das Folhas SH.21 Uruguiana e SI.22 Lagoa Mirim: geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1983. (Levantamento de recursos naturais, v. 33).

Tabela A.2. Acurácia dos modelos cheios (valor Kappa) para os diferentes métodos de classificação.

| | Método | Kappa | Package |
|-----------|----------------------------|--------|---------|
| rf | Random Forest | 0.8337 | caret |
| svmRadial | Support Vector Machines | 0.825 | kernlab |
| ctree2 | Conditional Inference Tree | 0.7509 | caret |
| nnet | Neural Network | 0.7342 | NNET |

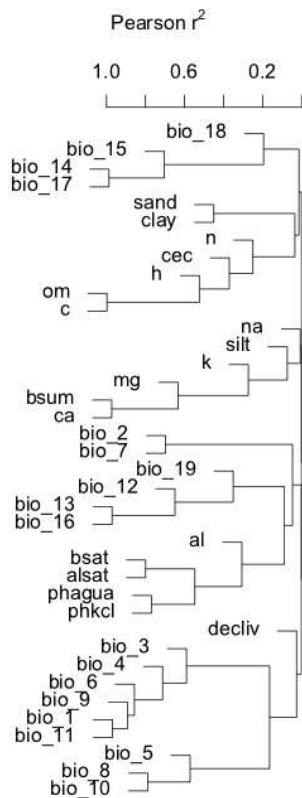


Fig. A.2. Correlação hierárquica dos 38 preditores utilizados no modelo cheio. Destaca-se na figura a ausência de correlação das variáveis climáticas com as pedológicas. Os códigos correspondem à: BIO1 = temperatura média anual, BIO2 = amplitude termal diurna média (média mensal (temp max - temp min)), BIO3 = Isotermalidade (BIO2/BIO7) (* 100) BIO4 = Sazonalidade da temperatura (desvio padrão *100), BIO5 = temperatura máxima do mês mais quente, BIO6 = temperatura mínima do mês mais frio, BIO7 = amplitude termal anual (BIO5-BIO6), BIO8 = média da temperatura no trimestre mais chuvoso, BIO9 = média da temperatura no trimestre mais seco, BIO10 = média da temperatura no trimestre mais quente, BIO11 = média da temperatura no trimestre mais frio, BIO12 = precipitação anual, BIO13 = precipitação do mês mais úmido, BIO14 = precipitação do mês mais seco, BIO15 = sazonalidade da precipitação (coeficiente de variação), BIO16 = precipitação do trimestre mais úmido, BIO17 = precipitação do trimestre mais seco, BIO18 = precipitação do trimestre mais quente, BIO19 = precipitação do trimestre mais frio, OM = matéria orgânica, C = carbono orgânica, pH em água e em KCl, N = nitrogênio, Na = sódio, Mg = magnésio, Ca = cálcio, K = potássio, Al = alumínio, H = hidrogênio, AlSat = saturação por alumínio, BS = soma de bases, BSat = saturação por bases, CEC = capacidade de troca catiônica.

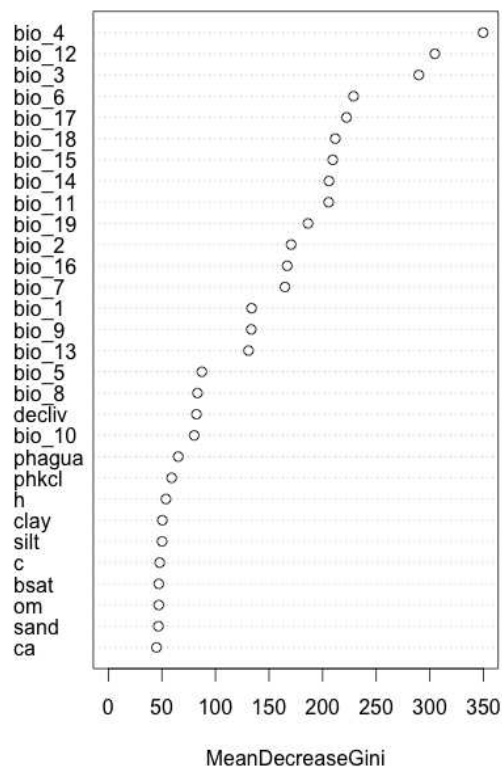


Fig. A.3. Relação de importância dos 38 preditores para o modelo, com base no índice Gini.

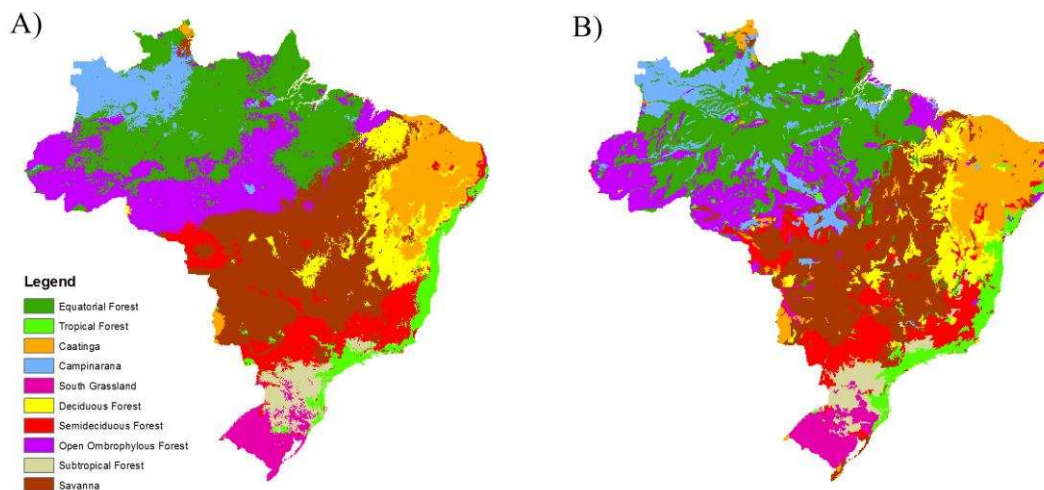
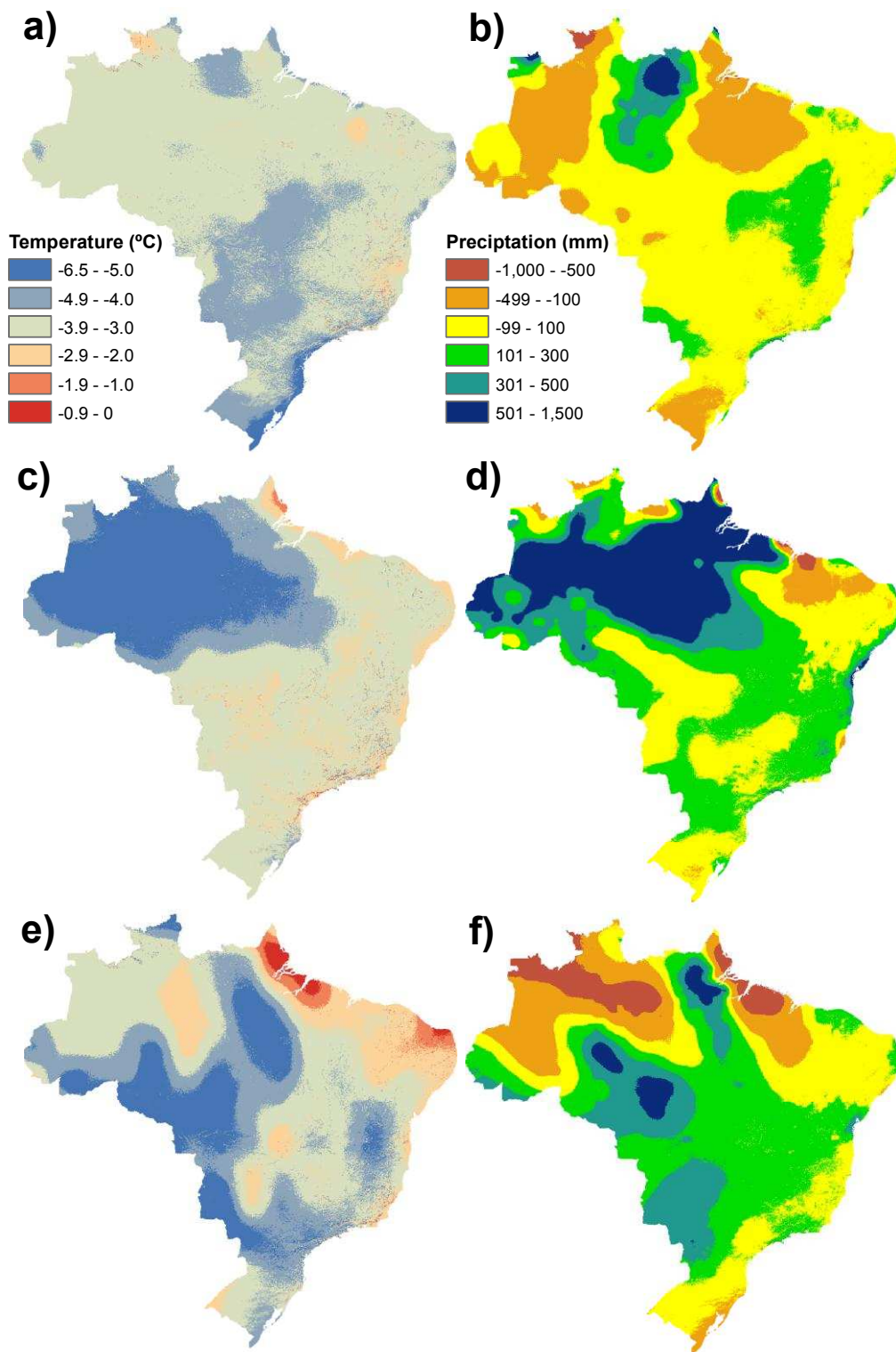


Fig. A.4. Mapa de predição com base em preditores climáticos (A) e pedológicos (B). Embora os preditores pedológicos forneçam um modelo com menor acurácia (valor K de 0,72, contra valor K de 0,81 para o modelo climático), possibilita um melhor delineamento dos limites dos biomas. Como descrito no texto, ao predizer a distribuição da floresta atlântica costeira, o modelo de Carnaval & Moritz 2008 baseado em clima indica essa vegetação para a região do Alto Rio Paraná (oeste de São Paulo,

norte do Pananá e leste do Mato Grosso do Sul), originalmente coberta por cerrado e floresta semidecídua. Esse viés é mostrado em (A), embora com menores proporções, é completamente corrigido no modelo pedológico. Assim, a associação de ambas variáveis mostra-se promissora em possibilitar modelos com maior adequabilidade com a vegetação real.

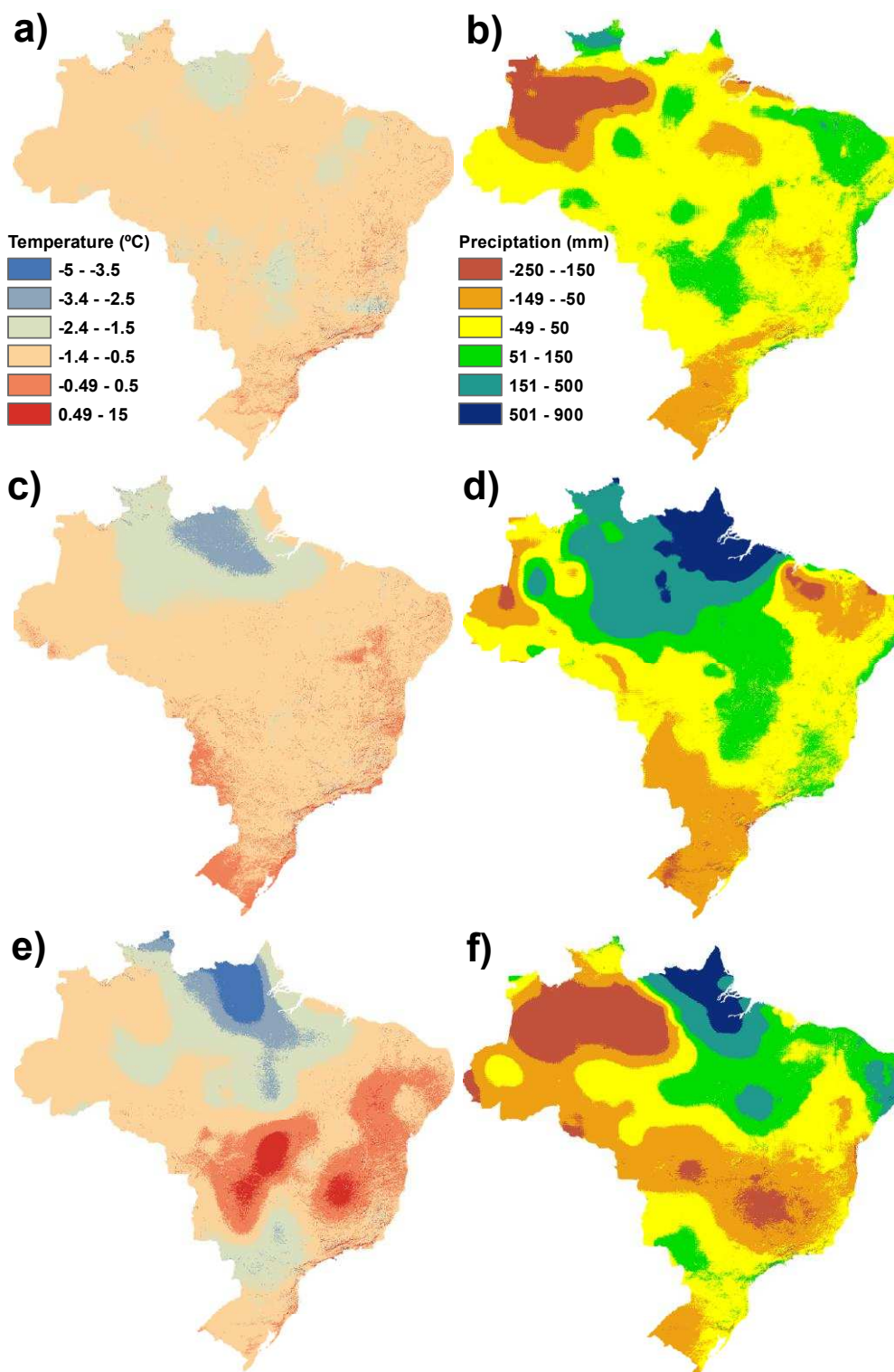
ANEXO - CAPÍTULO 2

A cobertura da vegetação brasileira dos últimos 21 ka: mudanças nas hipóteses do refugio amazônico e arco pleistocênico

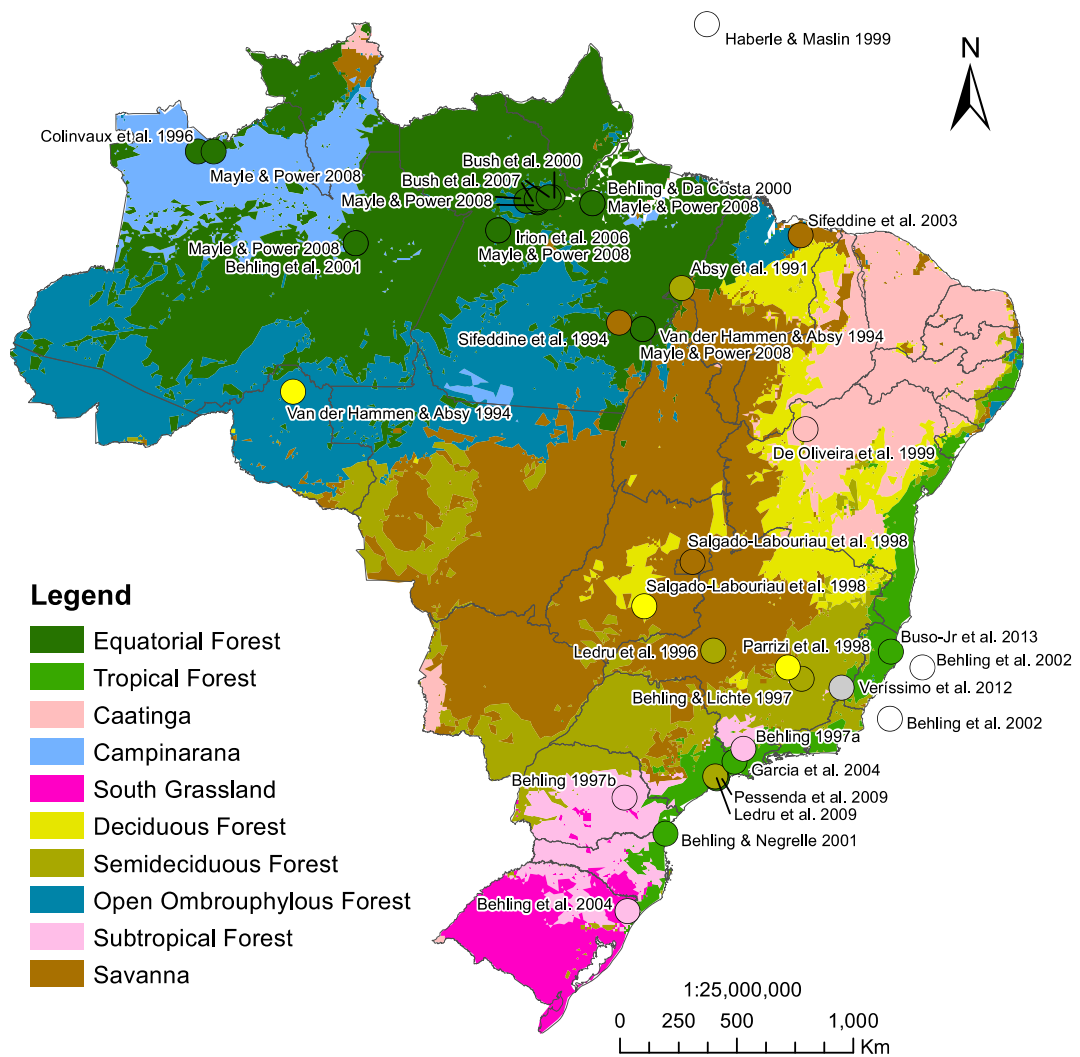


Apêndice S1: Diferença entre clima modelado para o UMG e o período atual de três modelos de circulação geral. Os mapas de a) e b) são referentes ao CCSM4; c) e d) ao MPI-ESM-P; e e) e f) ao MIROC-ESM. Devido às particularidades dos estados iniciais

dos diferentes modelos de circulação geral, são observadas divergências entre os resultados. Dentre os modelos de circulação geral utilizados, o MIROC-ESM foi o que mais divergiu, indicando precipitações inferiores a atual na bacia Amazônica. Já o CCSM4 é o menos mutável, com pouca variação da precipitação para a maior parte do país.



Apêndice S2: Idem ao Apêndice S1, porém, clima modelado para o Holoceno médio.



Apêndice S3: Distribuição dos sítios de fósseis polínicos no Brasil, com suas respectivas descrições de cobertura de vegetação atual.

Apêndice S4: Tabela dos sítios de fósseis polínicos utilizados para validação para os diferentes cenários modelados.

| Sítio | Lat. | Long. | Atual | Holoceno médio | Último Máximo Glacial | Referência* |
|---------------------|----------|----------|---|--|--|-------------------------------|
| Cambara do Sul | -29.0525 | -50.1011 | Floresta Subtropical Mista | Campo Sulino (com Araucária) | Campo Sulino | Behling et al. 2004 |
| Itapoá | -26.0667 | -48.6333 | Floresta Tropical | Floresta Tropical | Campo Sulino (com manchas de floresta) | Behling & Negrelle 2001 |
| Serra Campos Gerais | -24.6600 | -50.2100 | Floresta Subtropical Mista | Campo Sulino (com Araucária) | não avaliou | Behling 1997b |
| Curucutu | -23.9333 | -46.6500 | Floresta Tropical | Floresta Tropical | Floresta Subtropical Mista | Pessenda et al. 2009 |
| Colônia | -23.8600 | -46.7000 | Floresta Semidecidual | Floresta Semidecidual | Floresta Subtropical Mista | Ledru et al. 2009 |
| Jacareí | -23.2833 | -45.9667 | Floresta Tropical | Savana | não avaliou | Garcia et al. 2004 |
| Morro de Itapeva | -22.7800 | -45.6300 | Floresta Subtropical Mista | Campo Sulino (com Araucária) | Campo Sulino | Behling 1997a |
| GeoB 3202-1 | -21.6167 | -39.9686 | Bacia Rio Paraíba do Sul | não avaliou | Campos com araucaria | Behling et al. 2002 |
| Serra do Caparaó | -20.4139 | -41.8261 | Campo de altitude | Campo de altitude | não avaliou | Verissimo et al. 2012 |
| Catas Altas | -20.0833 | -43.3667 | Floresta Semidecidual (e campo) | não avaliou | Campo (com manchas de floresta) | Behling & Lichte 1997 |
| GeoB 3229-2 | -19.6347 | -38.7167 | Bacia Rio Doce | não avaliou | Campo | Behling et al. 2002 |
| Lagoa Santa | -19.6333 | -43.9000 | Floresta Decidual | Savana (vereda) | ? | Parrizi et al. 1998 |
| Sooretama | -19.03 | -39.93 | Floresta Tropical | Floresta Tropical (com espécies de mangue) | não avaliou | Buso-Jr et al. 2013 |
| Salitre | -19.0000 | -46.7800 | Floresta Semidecidual | Floresta Semidecidual | FOM | Ledru et al. 1996 |
| Crominia | -17.2800 | -49.4500 | Floresta Decidual | Savana (vereda) | Savana (vereda) | Salgado-Labouriau et al. 1998 |
| Aguas Emendadas | -15.5600 | -47.5800 | Savana | Savana (vereda) | Savana | Salgado-Labouriau et al. 1998 |
| Saquinho | -10.4400 | -43.2300 | Caatinga (em mosaico de savana e floresta decidual) | Caatinga (em mosaico de savana e floresta decidual) | Floresta úmida (semidecidual?) | De Oliveira et al. 1999 |
| Katira | -9.0000 | -63.0000 | Floresta Decidual | não avaliou | Savana | Van der Hammen & Absy 1994 |
| Carajás | -6.5833 | -49.5000 | Floresta Equatorial (transição para savana) | Savana | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Carajás | -6.5833 | -49.5000 | Floresta Equatorial (transição para savana) | não avaliou | Savana | van der Hammen & Absy 1994 |
| Carajás | -6.3333 | -50.4167 | Savana | Floresta Semidecidual | Floresta? | Sifeddine et al. 1994 |
| Carajás | -5.0000 | -48.0000 | Floresta Semidecidual | Savana | Savana | Absy et al. 1991 |
| Calado | -3.2667 | -60.5833 | Floresta Equatorial | Floresta Equatorial (Floresta ciliar) | não avaliou | Behling et al. 2001 |
| Calado | -3.2667 | -60.5833 | Floresta Equatorial (Floresta ciliar) | Floresta Equatorial | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Lago Caço | -2.9667 | -43.4167 | Savana | ? | Savana | Sifeddine et al. 2003 |
| Tapajos | -2.7758 | -55.0828 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Irion et al. 2006 |
| Tapajos | -2.7758 | -55.0828 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Rio Curuá | -1.7347 | -51.4549 | Floresta Equatorial | Floresta Equatorial (Floresta ciliar) | não avaliou | Behling & da Costa 2000 |

| | | | | | | |
|--------------|---------|----------|---------------------------------------|--|--|------------------------|
| Rio Curua | -1.7347 | -51.4549 | Floresta Equatorial (Floresta ciliar) | Floresta Equatorial (Floresta ciliar) | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Saracuri | -1.6788 | -53.5703 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Bush et al. 2007 |
| Sarucuri | -1.6788 | -53.5703 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Geral | -1.6469 | -53.5955 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Comprida | -1.6249 | -53.9996 | Floresta Equatorial | Floresta Equatorial | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Santa Maria | -1.5786 | -53.6054 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| Santa Maria | -1.5783 | -53.6054 | Floresta Equatorial | FOA galeria | não avaliou | Bush et al. 2007 |
| Comprida | -1.5000 | -53.1500 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | ? | Bush et al. 2000; |
| Geral | -1.5000 | -53.0000 | Floresta Equatorial | Floresta Mesófila (semidecidual ou ombrófila aberta) | não avaliou | Bush et al. 2000; 2007 |
| Lago Pata | 0.2667 | -66.6833 | Floresta Equatorial | Floresta Equatorial | Floresta Equatorial (com espécies andinas) | Colinvaux et al. 1996 |
| Lago Pata | 0.2667 | -66.0667 | Floresta Equatorial | Floresta Equatorial (com curto período com herbácea - Floresta aberta) | não avaliou | Mayle & Power 2008 |
| ODP site 932 | 5.1800 | -47.0300 | Bacia Rio Amazonas | não avaliou | Floresta Equatorial (com espécies andinas) | Haberle & Maslin 1999 |

* As referencias que não contam no texto principal são:

- Behling, H. (1997a) Late Quaternary vegetation, climate and fire history from the tropical mountain region of Morro de Itapeva, SE Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 129, 407–422.
- Behling, H. (1997b) Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil), *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97, 109–121.
- Behling, H. & da Costa, M.L. (2000) Holocene environmental changes from the Rio Curuá record in the Caxiuanã region, eastern Amazon Basin. *Quaternary Research*, 53, 369–377.
- Behling, H., Keim, G., Irion, G., Junk, W. & Nunes de Mello, J. (2001) Holocene changes in the Central Amazon Basin inferred from Lago Calado (Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 173, 87–101.
- Behling, H., Arz, H.W., Pätzold, J. & Wefer, G. (2002) Late Quaternary vegetational and climate dynamics in south-eastern Brazil, inferences from marine cores GeoB 3229-2 and GeoB 3202-1. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 179, 227–43.
- Bush, M.B., Miller, M., de Oliveira, P. E. & Colinvaux, P. (2000) Two histories of environmental change and human disturbance in eastern lowland Amazonia. *The Holocene*, 10, 543–553.
- Bush, M.B., Silman, M.R., de Toledo, M.B., Listopad, C., Gosling, W.D., Williams, C., de Oliveira, P.E. & Krisel, C. (2007) Holocene fire and occupation in Amazonia: records from two lake districts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362, 209–218.
- Garcia, M.J., De Oliveira, P.E., Siqueira, E. & Fernandes, R.S. (2004) A Holocene vegetational and climatic record from the Atlantic rainforest belt of coastal State of São Paulo, SE Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 131, 181–99.
- Parizzi, M. G., Salgado-labouriau, M. L. & Kohler, H.C. (1998) Genesis and Environmental History of Lagoa Santa, Southeastern Brazil. *The Holocene*, 8, 311–321.
- Van der Hammen, T. & Absy, M. (1994) Amazonia during the last glacial *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109, 247–261.