



Artigo de Revisão / Review Paper

Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais

Characterization and biogeographic history of neotropical dry ecosystems

Natácia Evangelista de Lima^{1,5}, Alexandre Assis Carvalho², Matheus Souza Lima-Ribeiro³ & Maura Helena Manfrin^{1,4}

Resumo

A região Neotropical, detentora da maior riqueza de espécies no globo, ocorre do México Central ao sul do Brasil. Neste trabalho, buscamos sumarizar as principais informações disponíveis na literatura que caracterizam os biomas neotropicais de Florestas Sazonalmente Seca (FTSS), Chaco e Savanas. Revisamos hipóteses biogeográficas concernentes a esses ambientes que buscam explicar sua dinâmica histórica. Nosso objetivo é oferecer uma caracterização desses biomas como etapa principal para o entendimento das principais hipóteses biogeográficas a eles associadas. Ainda que comporte como um cenário atraente para pesquisa, as espécies neotropicais são pouco estudadas, sendo questões referentes a seus aspectos ecológicos, origem, história evolutiva e manutenção da elevada biodiversidade desconhecidas ou, ainda, pouco compreendidas. Embora, nossa revisão apresente pesquisas com diferentes pontos de vista quanto à dinâmica biogeográfica das formações vegetais, há consenso de que é produto de complexa interação entre os processos históricos, ecológicos e biológicos. Os estudos em biodiversidade de regiões ameaçadas, como os Neotrópicos, são norteadores para simulações e previsões de impactos, planos e estratégias de pesquisa.

Palavras-chave: América do Sul, Cerrado, Chaco, Floresta Sazonalmente Seca, Savana.

Abstract

The Neotropical region holds the largest species richness in the globe, occurring from Central Mexico to southern of Brazil. In this paper, we aim to summarize the main information available in the literature that characterizes the Neotropical biomes of Seasonally Dry Forests (SDF), Chaco and Savannas. Here we surveyed and reviewed biogeographic hypotheses concerning these environments that seek to explain their historical dynamics. Our goal is to offer a characterization of these biomes as a major step towards the understanding of the main hypotheses biogeographical associated with them. Although it supports an attractive scenario for research, Neotropical species are poorly studied, and questions concerning their ecological aspects, origin, evolutionary history and maintenance of the high biodiversity are unknown or even little understood. Although our review presents researches with different points of view regarding the biogeographic dynamics of vegetation formations, there is a consensus of being the product of a complex interaction between the historical, ecological and biological processes. Biodiversity studies of threatened regions, such as the Neotropic, are guidance for simulations and impacts predictions, for plans and research strategies.

Key words: South America, Cerrado, Chaco, Seasonally dry forest, Savannah.

Introdução

O Neotrópico ocorre do México Central ao sul do Brasil, incluindo a América Central, as ilhas do Caribe e quase toda a América do Sul (Murphy

& Lugo 1986; Conservancy 2005; Antonelli & Sanmartin 2011) (Fig. 1). Destaca-se por possuir o maior número de plantas e animais no mundo (Tundisi & Tundisi 2008), incluindo sete dos 35

¹ Universidade de São Paulo (USP), Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Depto. Genética, Prog. Pós-graduação em Genética, Ave. Bandeirantes 3900, 14040-900, Ribeirão Preto, SP, Brasil. natevlima@gmail.com

² Universidade de Brasília (UnB), Faculdade de Tecnologia, Depto. Engenharia Florestal, Campus Universitário Darcy Ribeiro, 70910-900, Brasília, DF, Brasil. alexandreassis.1@gmail.com

³ Universidade Federal de Goiás (UFG), Regional Jataí, Inst. Biociências, BR 364, km 192, Zona Rural, 75801-615, Jataí, GO, Brasil. mslima.ribeiro@gmail.com

⁴ Universidade de São Paulo (USP), Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Depto. Biologia, Av. Bandeirantes 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brasil. maura.manfrin@usp.br

⁵ Autor para correspondência: natevlima@gmail.com

hotspots de biodiversidade (Williams *et al.* 2011). O cenário é atraente para pesquisa, no entanto as espécies neotropicais são pouco estudadas, sendo ainda desconhecidas ou pouco compreendidas acerca de seus aspectos ecológicos, origem, história evolutiva e manutenção dessa elevada biodiversidade (Antonelli & Sanmartin 2011; Turchetto-Zolet *et al.* 2013; Tinoco *et al.* 2015).

Definir a origem de tão rica e elevada biodiversidade ainda confere caráter desafiador,

e não pode ser atribuída a eventos pontuais na escala do tempo. O direcionamento dado por eventos tectônicos iniciados no Neogeno (23,03–5,33 Ma) e a reorganização paleogeográfica mantida pelas alterações climáticas durante o Pleistoceno (2,58–0,0117 Ma), no Quaternário, são algumas das hipóteses para explicar isso. Os estudos filogenéticos sugerem que os padrões de diversificação verificados para a escala Neotropical estão mais estruturados em termos ecológicos que

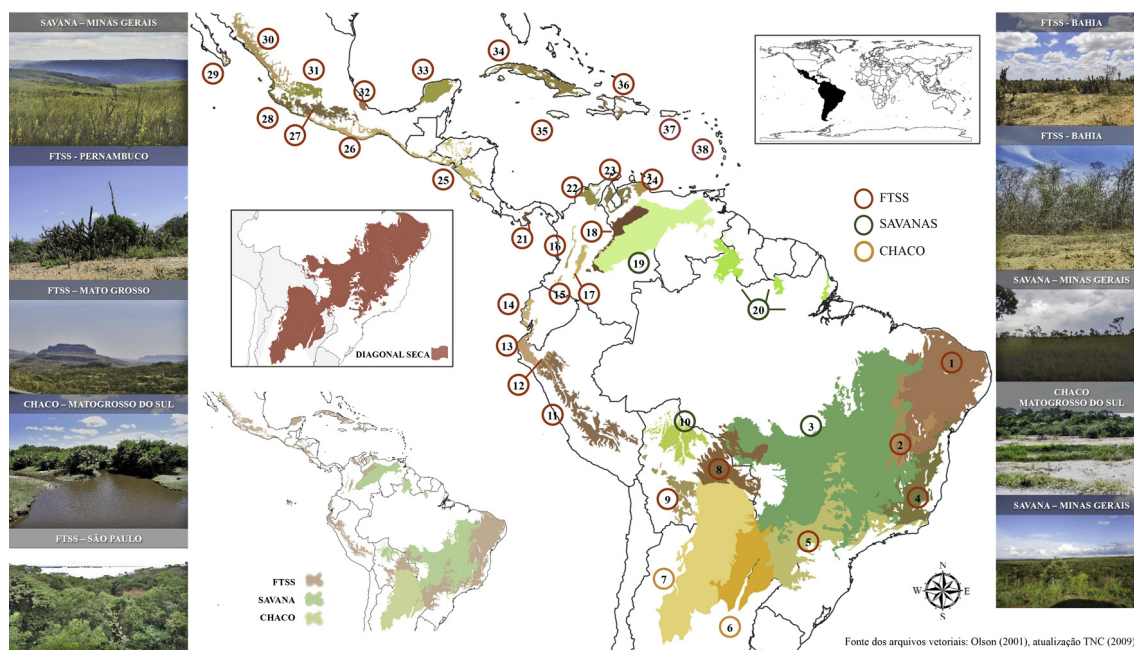


Figura 1 – Distribuição geográfica da Região Neotropical com enfoque nas áreas de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSSs) (1, 2, 4, 5, 8, 9, 11-18, 21-38), Savanas (3, 10, 19, 20) e o Gran Chaco (6, 7). FTSSs: 1. Caatinga, 2. Floresta Atlântica Seca, 4. Floresta do Interior da Bahia, 5. Floresta Atlântica do Alto do Paraná, 8. Floresta Seca de Chiquitano, 9. Floresta Seca Montana da Bolívia, 11. Yunga peruana, 12. Floresta Seca de Marañón, 13. Floresta Seca de Tumbes-Piura, 14. Floresta Seca Equatoriana, 15. Floresta Seca do Vale do Patia, 16. Floresta Seca do Vale do Cauca, 17. Floresta Seca do Vale de Magdalena, 18. Floresta Seca Apure-Villavicencio, 21. Floresta Seca do Panamá, 22. Floresta Seca do Valé de Sinú, 23. Floresta Seca de Maracaibo, 24. Floresta Seca Lara-Falcón, 25. Floresta Seca da América Central, 26. Floresta Seca do Pacífico Meridional, 27. Floresta Seca de Balsas, 28. Floresta Seca de Jalisco, 29. Floresta Seca de Sierra de la Laguna, 30. Floresta Seca de Sinaloan, 31. Floresta Seca de Bajío, 32. Floresta Seca de Veracruz, 33. Floresta Seca de Yucatán, 34. Floresta Seca Cubana, 35. Floresta Seca da Jamaica, 36. Floresta Seca Hispaniola, 37. Floresta Seca de Porto Rico e 38. Floresta Seca das Anilhas Menores. Savanas: 3. Cerrado, 10. Savana de Beni, 19. Llanos e 20. Savana Guianense. Chaco: 6. Chaco Úmido e 7. Chaco Seco. (Fonte dos arquivos vetoriais: Olson (2001) e Conservancy (2009).)

Figure 1 – Geographic distribution of the Neotropical Region focusing on Seasonally Dry Forests (SDFs) (1, 2, 4, 5, 8, 9, 11-18, 21-38), Savannahs (3, 10, 19, 20) and the Gran Chaco (6, 7). SDFs: 1. Caatinga, 2. Atlantic dry forests, 4. Bahia interior forests, 5. Alto do Paraná Atlantic forest, 8. Chiquitano dry forest, 9. Bolivian montane dry forests, 11. Peruvian Yungas, 12. Marañón dry forest, 13. Tumbes-Piura dry forest, 14. Ecuadorian dry forests, 15. Patia Valley dry forest, 16. Cauca Valley dry forests, 17. Magdalena Valley dry forests, 18. Apure-Villavicencio dry forest, 21. Panamanian dry forests, 22. Sinú Valley dry forests, 23. Maracaibo dry forest, 24. Lara-Falcón dry forest, 25. Central America dry forest, 26. Southern Pacific dry forests, 27. Balsas dry forest, 28. Jalisco dry forest, 29. Sierra de la Laguna dry forest, 30. Sinaloan dry forest, 31. Bajío dry forest, 32. Veracruz dry forest, 33. Yucatán dry forest, 34. Cuban dry forest, 35. Jamaican dry forest, 36. Hispaniolan dry forests, 37. Puerto Rico dry forests and 38. Lesser Antillean dry forests. Savannah: 3. Cerrado, 10. Beni Savanna, 19. Llanos and 20. Guianan Savanna. Chaco: 6. Humid Chaco and 7. Dry Chaco. (Source of vector files: Olson (2001) and Conservancy (2009).)

geográficos, sendo esse aspecto de importante papel para a conservação de nicho ecológico (Hughes *et al.* 2013).

Uma gama de ecossistemas, desde ambientes desérticos a florestas úmidas caracteriza a região neotropical. São os biomas neotropicais: as florestas tropicais Amazônica e Atlântica, prados de alta altitude andinos – páramos, puna e jalca –, Pampas, florestas sazonalmente secas, savanas e campos rupestres (Hughes *et al.* 2013; Pennington & Lavin 2016), Chaco (Prado 1993), desertos (Roig *et al.* 2009) e Pantanal (Pott *et al.* 2011). Outros autores apresentam para o neotrópico ecorregiões, definidas como unidades de terra que incluem um conjunto distinto de comunidades naturais e espécies (Olson *et al.* 2001). Embora haja divergências quanto aos conceitos a serem adotados para as regiões que compartilham elementos bióticos e abióticos, não adentraremos na discussão por não crermos que incongruências terminológicas sejam pertinentes à compreensão e entendimento sobre a temática proposta.

O Neotrópico possui vasta área de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) e savanas. As “Florestas Sazonalmente Secas são encontradas em áreas espalhadas, com a maior riqueza de espécies no México, mas níveis similares de diversidade podem ser encontrados em outros lugares (ex. Peru, Bolívia). Os níveis de similaridade florística entre as áreas são geralmente baixos, e em algumas (ex. Caatinga brasileira, Vales inter-Andinos peruanos, e a Costa Pacífica do México) são ricas em espécies endêmicas, enquanto outras (ex. Chiquitano Boliviano) não o são. De longe, as maiores savanas são os cerrados do Brasil Central e os Llanos da Venezuela e Colômbia. Os cerrados têm a maior riqueza de espécies e endemismo, e a flora lenhosa de outras áreas é muitas vezes apenas um subconjunto das espécies do Cerrado” (Pennington *et al.* 2006, p. 2). O Chaco possui uma biota com elementos presentes em diversos outros biomas, e é dividido em áreas secas – chaco seco – e úmidas – chaco úmido – que representam composições florísticas definidas (Spichiger *et al.* 2004) (Fig. 1).

Em relação à vegetação seca no Neotrópico, é importante definir e fazer a distinção entre FTSS e savanas, embora a relação entre essas formações seja complexa. As FTSS constituem um ecossistema dominado por árvores com dossel contínuo ou quase contínuo e as gramíneas são elementos pouco presentes, enquanto uma cobertura xeromórfica e tolerante ao fogo é um

importante componente das savanas (Pennington *et al.* 2006). Com menos características bióticas e abióticas compartilhadas com a FTSS e as savanas, o Chaco apresenta o clima semiárido, fortemente sazonal com verões de temperatura elevada e ocorrência de geadas no inverno (Prado 1993) (Tab. 1).

Nesta revisão objetivamos fornecer uma visão geral e uma síntese da literatura a respeito dos biomas secos da região neotropical: as florestas sazonalmente secas, o Chaco e as savanas – particularmente em referência ao Cerrado brasileiro. Compilamos informações ecológicas, fitogeográficas, palinológicas e as hipóteses biogeográficas que buscam explicar a dinâmica histórica desses ambientes.

Florestas Sazonalmente Secas e Chaco

A definição de FTSS seguida por Pennington *et al.* (2006), embasada na definição dos estudos desenvolvidos por Murphy & Lugo (1986), assume uma ampla interpretação com a inclusão de formações abrangendo florestas de copa elevada em regiões úmidas, até florestas de cactos nas áreas mais secas. Prado & Gibbs (1993) e Pennington *et al.* (2000) compararam a atual distribuição das FTSS na América do Sul, mostrando que mais de 100 espécies não relacionadas filogeneticamente possuem um padrão similar de distribuição, formando quatro núcleos disjuntos de FTSS organizados diagonalmente ao sul da Amazônia. São eles: Andino, da Caatinga, Chiquitano, de Misiones e o Piedmont Andino (Fig. 1).

Pennington *et al.* (2006) avaliam que, embora com grandes contribuições para o entendimento das FTSS, alguns estudos sobre a composição e a biogeografia de espécies pertencentes a essa formação (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000) podem ter superestimado as similaridades florísticas entre as áreas separadas de FTSS do Neotrópico. Outros dados apontam que há uma elevada heterogeneidade entre essas áreas (Pennington *et al.* 2006; Banda-R *et al.* 2016). É sabido que a comparação de estudos de inventário florístico das regiões em voga pode ser enviesada, pois as informações ainda são incipientes para muitas delas.

Os táxons variam entre as diferentes áreas e a similaridade florística entre tais regiões pode ser baixa (Pennington *et al.* 2006; Banda-R *et al.* 2016). Conquanto, embora essas diferenças existam, há fatores comuns que devem ser fortemente apontados: a família Leguminosae possui maior

Tabela 1 – Características abióticas para o Chaco, Florestas Sazonalmente Secas e Savanas
Table 1 – Abiotic factors for Chaco, Seasonally Dry Forests and Savannas

Características	Chaco	Floresta Sazonalmente Seca	Savana
Precipitação	450–1.200 mm/ano	Inferior 1.100 mm/ano	800–2.200 mm/ano
Vegetação	Floresta de dossel aberto a fechado, intercaladas com Savanas ocasionais	Floresta de dossel aberto a fechado	Savana aberta a arborizada
Adaptações	Ao salinidade e geada	À seca, escassez de gramíneas perenes	Ao fogo
Solo	Salino, às vezes, muito alcalino na profundidade, pH 8–9	Rasos, férteis e bem drenados, pH 6–7	Profundos pobres, rico em Al, bem drenados, pH ácido (~ 5)
Ciclo natural de fogo	Ocasionalmente	Ausente	Presente
Geada	Regular	Ausente	Ausente

Fonte: Pennington *et al.* 2006

riqueza de espécies em todas as áreas, com exceção do Caribe (Lugo *et al.* 2006) onde Myrtaceae é predominante; é habitual encontrar as espécies da família Cactaceae, uma das famílias com maior riqueza de espécies; há poucas famílias de espécies lenhosas que são mais abundantes em FTSS do que em qualquer outro lugar (Pennington *et al.* 2006; Banda-R *et al.* 2016).

As FTSS ocorrem em locais onde a precipitação anual é menor que 1.600 mm, com períodos de pelo menos 5 a 6 meses recebendo menos que 100 mm (Pennington *et al.* 2006). A vegetação é predominantemente decídua durante a estação seca e essa queda das folhas aumenta de intensidade com a redução das chuvas. Entretanto, é verificado um aumento de espécies suculentas e de árvores que sempre se mantêm verdes (Pennington *et al.* 2009). Desenvolvem-se, geralmente, em solos férteis associados a rochas calcárias, com moderado a elevado valores de pH e nutrientes, e baixos níveis de alumínio, sendo adequados a agricultura e pecuária (Pennington *et al.* 2006).

O maior e mais isolado núcleo de FTSS da América do Sul é a Caatinga (Prado 2003), compreendendo quase 10% do território brasileiro e ocupando uma área de cerca de 845.000 km² (IBGE 2004). Ocorre em clima semiárido com um elevado potencial de evapotranspiração (1.500–2.000 mm/ano), baixa precipitação (300–1.000 mm/ano) e estação seca de 6 a 11 meses (Queiroz 2006; Moro *et al.* 2016). É caracterizada por uma floresta

baixa composta de pequenas árvores e arbustos, frequentemente com troncos retorcidos e espinhos, com folhas muito pequenas que são decíduas na estação seca. As plantas suculentas da família Cactaceae são comuns e há presença de herbáceas no solo na estação curta chuvosa (Queiroz 2006).

Vários tipos de solo são encontrados na região, formando um mosaico retalhado, com mudanças de um tipo de solo para outro, frequentemente ocorrendo com poucos metros de distância. Verifica-se desde solos rasos e pedregosos, associados à imagem típica do sertão seco coberto por cactáceas, a solos arenosos e profundos que dão lugar às caatingas de areia (Velloso *et al.* 2002). Em termos geológicos, a Caatinga é separada em dois ambientes: o cristalino – de maior abrangência – e o sedimentar. Há ainda, espalhados pela região, terrenos cárticos, geralmente constituídos de rocha calcária (Moro *et al.* 2016).

Foi proposta por Velloso *et al.* (2002) a subdivisão da Caatinga em oito ecorregiões, com base na similaridade da biodiversidade e fatores abióticos. São elas: 1 - Complexo de Campo Maior; 2 - Complexo Ibiapaba; 3 - Depressão Sertaneja Setentrional; 4 - Planalto da Borborema; 5 - Depressão Sertaneja Meridional; 6 - Dunas do São Francisco; 7 - Complexo da Chapada Diamantina; e 8 - Raso da Catarina.

De acordo com Queiroz (2006), à exceção da Chapada Diamantina, a flora da Caatinga divide-se em duas grandes unidades florísticas: uma associada às áreas de escudo cristalino, majoritariamente de

predomínio na Caatinga e possuidora de relações florísticas com as FTSS; outra relacionada às regiões sedimentares arenosas, mesmo que em áreas geomorfológicamente distintas. Esta proposta considera que as plantas de regiões arenosas compõem a maior parte da flora original das áreas secas do nordeste brasileiro. A vegetação seca, de Caatinga foi substituída ao final do Neogeno e início do Quaternário, quando os processos de pediplanação expuseram o rochedo cristalino pré-cambriano, levando ao estabelecimento de espécies típicas FTSS.

A origem da vegetação da Caatinga e sua conexão histórica com outras formações vegetais possui duas vertentes que buscam explicações para o cenário. Em uma, é proposta a ausência de uma flora autóctone, e que talvez a maior parte de seus elementos sejam derivados do Chaco e Mata Atlântica (Rizzini 1963; Andrade-Lima 1981). Em outra, Prado & Gibbs (1993) rejeitam a hipótese de que houve uma conexão antiga entre a Caatinga e o Chaco, baseado nas análises que fizeram de padrão de distribuição de espécies florestais e similaridade florística.

A FTSS é, ainda, explorada com a extração de madeira, o que resulta em uma devastação de grandes áreas de florestas, que se intensificaram com o aumento de áreas destinadas ao plantio de soja (Fajardo *et al.* 2005; Grau *et al.* 2005; Portillo-Quintero & Sanchez-Azofeifa 2010). Portillo-Quintero e Sánchez-Azofeifa (2010), verificaram que 66% das FTSS já foram convertidas em terras de uso, tendo desaparecido 72% nas Américas Central e do Norte, 66% nas ilhas do Caribe, e 60% na América do Sul.

O Chaco é um bioma de vegetação aberta distribuído na Argentina, Bolívia Paraguai e na região sudoeste do estado de Mato Grosso do Sul, no Brasil, com uma extensão de 840.000 km² (Prado 1993). Alguns autores consideram a vegetação chaquenha como integrante das FTSS (Eva *et al.* 2004; Gasparri & Grau 2009), ou com elevada similaridade florística entre as duas áreas (Neves *et al.* 2015). Entretanto, o Chaco se difere das demais regiões por possuir geadas regulares (Spichiger *et al.* 2006). Para Prado & Gibbs (1993), o Chaco possui maior similaridade florística com as formações temperadas secas sugerindo, por isso, a exclusão desse ecossistema da definição de FTSS. A vegetação do Chaco é xeromórfica, determinada pelo regime de chuvas regional, com aumento da riqueza de espécies em áreas mais úmidas (Spichiger *et al.* 2006).

O Chaco possui poucos gêneros vegetais, no entanto diversas espécies são endêmicas (Prado 1993), com elementos de gramíneas, Cactaceae e Bromeliaceae (Cabrera & Willink 1973). Está incluso no Gran Chaco, que abrange também outras formações vegetacionais (Spichiger *et al.* 2004). O Gran Chaco contempla as zonas tropicais e subtropicais e possui um gradiente climático que define as sub-regiões que o compõem, sendo elas o chaco seco, o chaco úmido e o chaco montano (Conservancy 2005).

Savanas e o Cerrado Brasileiro

No Neotrópico, as Savanas abrangem uma área de aproximadamente 3 milhões de km² distribuída de forma contínua ou disjunta, incluindo diversas fitofisionomias e unidades florísticas (Huber 1987) presentes no Cerrado brasileiro, nos llanos da Venezuela e da Colômbia e em algumas pequenas áreas no noroeste do Paraguai, leste da Bolívia, Guiana, Cuba, Belize, Guatemala, México e Nicarágua (Huber 1987; Oliveira-Filho & Ratter 1995; Pennington *et al.* 2006).

As savanas são definidas pela riqueza de gramíneas cobrindo seu solo, possuem condições climáticas similares, com áreas um pouco mais úmidas e os solos menos férteis do que o observado para as FTSS (Ratter *et al.* 1997). No entanto, apesar da aparente uniformidade, formam agrupamentos florísticos heterogêneos, que compreendem florestas abertas, pastagens arbóreas, pastagens abertas, e constituem um mosaico de mudanças em grande parte da América Central e do Sul (Furley 1999).

As áreas mais extensas de savana no Neotrópico são encontradas no bioma brasileiro Cerrado, representando 23% da área do país com aproximadamente 2 milhões de km² (Fig. 1). Tem por vizinhos os ecossistemas da Amazônia, Caatinga, Mata Atlântica e Chaco. Possui áreas de distribuição disjunta que ocorrem dentro da Floresta Amazônica brasileira, ao norte (estados do Amapá e Roraima) e ao sul do rio Amazonas (estado do Amazonas), bem como próximo ao próprio rio Amazonas na região de Alter do Chão, no Pará (Eiten 1972).

A estimativa é que o Cerrado tenha 10.000 espécies de plantas vasculares (Conservancy 2016) das quais 44% são endêmicas (Mendonça *et al.* 2008). A composição vegetacional varia de densos maciços de gramíneas com arbustos e pequenas árvores esparsas até uma floresta quase fechada conhecida por cerradão (Oliveira-Filho & Ratter 1995)

Essas diferenças no panorama da estrutura de vegetação são relacionadas ao gradiente de fertilidade do solo (Goodland & Pollard 1973) e a frequência de ocorrência de fogo (Durigan & Ratter 2016). O fogo é um fator ecológico e evolutivo importante no ecossistema e a flora lenhosa mostra adaptações, tais como: a espessura da casca do tronco; a cortiça; o xilopódio e o crescimento de gemas laterais, quando a gema apical é danificada ou destruída pelas chamas. Durigan e Ratter (2016), alertaram sobre a dependência histórica que o Cerrado possui com o regime de fogo para manutenção de sua estrutura, e que a supressão do fogo natural tem levado a transformação de algumas áreas de vegetação savânica em florestas. A frequência da prevalência do fogo e a interação com herbívoros são sugeridas como eventos direcionadores de perturbação que moldam os mosaicos vegetacionais das savanas Afro e Neotropicais (Dantas *et al.* 2016). Por outro lado, a ação moduladora do fogo na vegetação de Cerrado é também descrita como similar às alterações no passado por parte da megafauna extinta. Há evidências de que o efeito do fogo sobre o Cerrado se tornou importante após a amenização da herbivoria com a extinção dos grandes mamíferos (Galetti 2004).

A vegetação do Cerrado se desenvolve em solos antigos, intemperizados, ácidos e distróficos (baixa fertilidade), com baixas concentrações de cálcio e magnésio e, geralmente, elevados níveis de alumínio. São solos bem drenados e a vegetação é intolerante a solos encharcados (Eiten 1972; Ratter *et al.* 1997). Essa constituição não foi impedimento para a ocupação das terras pela agricultura e pecuária, especialmente a cultura da soja, que para torná-los produtivos aplicam-se fertilizantes e calcário aos solos (Klink & Machado 2005). As áreas com maior riqueza de espécies coincidem com as regiões de elevado tamanho populacional humano, alto custo da terra e com diversos níveis de boa vontade e disposição política para ações prioritárias de conservação (Faleiro & Loyola 2013).

Esse conjunto de fatores provoca impactos ambientais como fragmentação de *habitat*, erosão de solos, alterações nos ciclos naturais de queimadas, envenenamentos dos aquíferos – o Cerrado é considerado o berço das águas por alimentar as bacias Amazônicas, Paraná-Paraguai, São Francisco e Tocantins-Araguaia –, redução e extinção da biodiversidade, invasão de espécies exóticas (as gramíneas africanas, por exemplo) (Klink & Machado 2005). Há elevadas perdas de *habitat* projetadas para 2050, principalmente nas regiões

central e sul do Cerrado, além do desaparecimento de algumas espécies de mamíferos (Faleiro *et al.* 2013).

Furley (2006) sugere que o Cerrado apresentaria uma alta resiliência e que haveria a possibilidade de algumas áreas degradadas serem colonizadas por espécies arbustivas e, mais tarde, por espécies arbóreas. No entanto, tal consideração não justificaria as perdas expressivas de vegetação. Mendonça *et al.* (2008) revelam a listagem de 13.171 táxons e 12.356 espécies vegetais que ocorrem espontaneamente no bioma, o que mostra um número superior ao levantado por Furley (1999). Isso evidencia que novas espécies ainda podem ser descobertas nos próximos anos. Nesse sentido, Mendonça *et al.* (2008) ressaltam que o “Cerrado mostra-se, cada vez mais, muito mais rico do que se supunha, e muitas das suas tipologias, com flora específica, são endêmicas da América do Sul e do Brasil” (p. 432).

Por sua importância, é considerado um *hotspot*, e mesmo ante sua notória consideração global entre as áreas prioritárias para a conservação ambiental, a Constituição Federal Brasileira de 1988 não o enquadrado como patrimônio nacional (BRASIL 1988). Os patrimônios nacionais considerados na Carta Magna são: Floresta Amazônica, Mata Atlântica, Serra do Mar, Pantanal Mato-Grossense e Zona Costeira (art. 225, § 4º).

História Biogeográfica dos Ecossistemas Secos

Existem múltiplas hipóteses biogeográficas – algumas em consenso, outras, não – propostas para a diversificação dessas regiões. Diferentes abordagens foram usadas entre os estudos para a elaboração dessas hipóteses, baseadas em: (1) ocorrência e similaridade florísticas de espécies, (2) registro fóssil de pólen, (3) modelagem de paleodistribuição de espécie e (4) estudos filogeográficos e biogeográficos, acoplados ou não a modelagem de nicho ecológico.

A Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos busca explicar o que há por trás da existência de relictos e/ou enclaves ecossistêmicos (Haffer 1969; Vanzolini & Williams 1970; Brown *et al.* 1974; Prance 1974, 1982), ou ainda conhecida por Teorias dos Redutos de Vegetação e dos Refúgios de Fauna (Ab’Sáber 2003). Para explicar as ilhas de vegetação, as terminologias como relictos, refúgios, redutos e enclaves são frequentemente utilizadas e, embora tenham um denominador comum, há sutilezas que diferenciam seus

conceitos. O relicto é qualquer espécie vegetal encontrada em uma região específica circundadas por trechos de outro ecossistema. Os enclaves são manchas de ecossistemas característicos de outros domínios, mas encontra-se inseridas no interior de um bioma diferente, sendo frequentemente utilizado como enclave fitogeográfico, como por exemplo as manchas de Mata Atlântica no interior da caatinga (brejos de altitude) (Ab'Sáber 2003).

De acordo com essa hipótese, durante as alterações ambientais ocasionadas pelas últimas glaciações, caracterizadas por gelos nos polos e redução do nível dos oceanos em todo o planeta, as caatingas se estenderam em áreas litorâneas da porção atlântica do Brasil e os Cerrados passaram a ocupar as áreas de vegetação tropical da floresta úmida que se contraía nas planícies amazônicas.

Essa redução das florestas ocorreu concomitantemente a eventos de refúgios progressivos por parte da fauna de ocorrência nas áreas ombrófilas – florestas compostas principalmente de árvores verdes com pouca tolerância ao frio ou à seca, que podem ficar sem folhas por algumas semanas, no entanto não concomitante e diversas de espécies com gotejamento nas pontas das folhas (Ellenberg & Mueller-Dombois 1967) –, com um aumento populacional nesse espaço restrito (Haffer & Prance 2002). A elevada biodiversidade atual teria surgido no final da glaciação, quando as áreas de redutos teriam voltado a se expandir (Haffer 1969; Vanzolini & Williams 1970; Haffer & Prance 2002).

Entretanto, há autores que sugerem cuidado quando na interpretação dos padrões de distribuição das espécies atuais, como resposta à luz da “Hipótese dos Refúgios” durante o Pleistoceno (Nelson *et al.* 1990). Outros argumentam que a hipótese não possui suporte de dados paleobotânicos, palinológicos, paleoecológicos, paleoclimáticos, moleculares e de genética de populações (Connor 1986; Bush & De Oliveira 2006), bem como apresentam dados que não a corroboram (Colinvaux *et al.* 1996; Bush & De Oliveira 2006).

A maior área de FTSS ocorre ao sul da floresta tropical Amazônica, formando uma distribuição disjunta, conectadas pelo Cerrado e Chaco, que juntos formam uma “Diagonal Seca” de floresta entre a Caatinga e as FTSS do Piedmont Andino (Mayle 2006). Assim, o Cerrado, a Caatinga, o Chaco e as FTSS formam a chamada “Diagonal de formações abertas”, ou “Diagonal Seca” (Vanzolini 1963; Prado & Gibbs 1993) (Fig. 1).

Essa “diagonal” forma um corredor que separa geograficamente os ecossistemas Amazônia, a noroeste, e a Mata Atlântica, a leste e sudeste (Oliveira-Filho & Ratter 1995). Várias questões biológicas de associação entre essas áreas e a fauna e flora foram levantadas (Prado & Gibbs 1993). A “Diagonal Seca” foi considerada por diversos autores como uma barreira de impedimento a migração de espécies entre esses dois ecossistemas, o que justificaria as diferenças florísticas entre eles. Entretanto, há padrões de distribuição disjunta de algumas espécies que ocorrem na Floresta Amazônica e no domínio Atlântico, sugerindo a ocorrência de ligações florestais no passado (Oliveira-Filho & Ratter 1995; Ledo & Colli 2017).

Inicialmente, os mapas de distribuição de espécies florestais para a Caatinga (Andrade-Lima 1981) nortearam a percepção de que diversas delas compartilhavam um padrão de distribuição comum. Tais espécies frequentemente estavam ausentes no Cerrado e Chaco. Em muitos casos, algumas espécies margeavam os solos pobres do Cerrado e outras estavam presentes em ilhas restritas de afloramentos de solo calcário presentes no interior do Cerrado (Prado & Gibbs 1993). Nos mapas de distribuição gerados por Prado & Gibbs (1993), essas espécies estendiam sua ocorrência para a região sul e sudeste do Brasil e, em muitas situações, em áreas bem definidas no Paraguai, Argentina e Bolívia. Para o cenário de distribuição disjunta de espécies nas FTSS, os autores elencaram duas possíveis explicações para esse padrão: a separação de uma distribuição contínua de vegetação (eventos de vicariância), ou múltiplos eventos de dispersão entre diferentes áreas.

Nesse contexto, Prado & Gibbs (1993) assumiram para tal cenário a ocorrência de um único evento de vicariância, por ser uma escolha mais parcimoniosa do que a hipótese de vários eventos independentes de dispersão. Assim, propuseram que o padrão de distribuição atual das FTSS e das espécies a elas associadas, fragmentado e disjunto, é um vestígio de uma anterior formação florestal sazonal grande e contínua, que possivelmente atingiu máxima extensão de ocorrência durante os períodos secos e frios do Último Máximo Glacial – UMG (18.000–12.000 anos antes do presente (A.P.) para esses autores) –, coincidindo com a contração das florestas úmidas.

Prado & Gibbs (1993) intitularam esse cenário como “Hipótese de Arco Pleistocênico”, na qual sugerem, portanto, a conexão das FTSS em um arco de diagonal seca, englobando o núcleo

da Caatinga e os fragmentos do centro, sudeste e sudoeste do Brasil, o núcleo de *Misiones* e outras áreas disjuntas da América do Sul. Para os autores, a elevação das temperaturas e precipitação durante a transição do UMG e o Holoceno, levou à contração e fragmentação do arco de FTSS em sua atual formação disjunta.

O modelo de Floresta Sazonalmente Seca Residual do Pleistoceno (FSSRP) foi proposto por Pennington *et al.* (2000). Como Prado & Gibbs (1993), esses autores concordam que as FTSS possuíam anteriormente uma formação extensa e contínua, entretanto, durante o UGM não se resumiram ao Arco Pleistocênico, mas podem ter expandido também sobre grande parte das planícies Amazônicas.

Pennington *et al.* (2000) sugeriram um tipo vegetacional desconhecido na Amazônia, não caracterizado como Cerrado ou um tipo de floresta úmida adaptada ao frio, mas constituído de uma floresta fechada com elementos tolerantes à seca, e com muitas espécies hoje restritas às FTSS. No limite entre o Pleistoceno e o Holoceno, o surgimento de condições pluviométricas permitiram a rápida difusão das espécies dividindo a extensão da área de ocorrência, agora espalhada e isolada em manchas (Pennington *et al.* 2000).

A fragmentação histórica e a limitação na dispersão são evocadas como explicação para os atuais padrões florísticos das FTSS (Pennington *et al.* 2006; Pennington *et al.* 2009). Por outro lado, análises recentes (Neves *et al.* 2015), mostram que as variáveis ambientais, particularmente relacionadas ao regime de temperatura, são os fatores mais significativos a afetar a variação na composição de espécies das FTSS. Portanto, a fragmentação histórica e isolamento não são suficientes para explicar a heterogeneidade entre os núcleos disjuntos, mas fatores de composição e ambiente devem ser considerados para entender a distribuição passada das FTSS.

Collevatti *et al.* (2013a,b) geraram modelos de paleodistribuição para 16 espécies florestais pertencentes a diferentes famílias. Tais espécies foram escolhidas com base naquelas utilizadas nos trabalhos de Prado & Gibbs (1993) e Pennington *et al.* (2000). Os autores verificaram que a ocorrência das FTSS durante o UMG (~21.000) era similar ao padrão atual, com áreas de alta adequabilidade para o sudoeste do Brasil e com uma pequena retração nas regiões Nordeste, leste e nas bordas do Sudeste, além de uma expansão em direção a Bacia Amazônica. A área core do Cerrado (mais central)

e o Núcleo de *Misiones* foram verificadas como as áreas climaticamente estáveis comuns para os três tempos modelados: passado, presente e futuro.

Mayle (2004) questiona a validade das hipóteses propostas por Prado & Gibbs (1993) e Pennington, *et al.* (2000). O autor considera que uma explicação mais parcimoniosa para o atual padrão biogeográfico das FTSS é a migração, possivelmente dispersão a longa distância desde o UMG, do que a vicariância (nomeada aqui como “Hipótese de Migração”).

A “Hipótese de Migração” sugere um modelo alternativo de dispersão e migração populacional, com base no registro fóssil polínico de *Anadenanthera*, e modelo de simulação de dinâmica vegetacional. As espécies de floresta seca estariam restritas às regiões da Amazônia no UMG e, posteriormente, espalharam-se durante o UMG e o Holoceno, ocupando a atual distribuição disjunta, por migração à longa distância. Tal padrão disjunta das espécies poderia ser o produto de clima e/ou exigências de solo da comunidade florestal. Mesmo durante o Holoceno os efeitos de alterações climáticas teriam influenciado os padrões de espécies das FTSS (Mayle 2004; Mayle 2006; Power *et al.* 2016).

Werneck *et al.* (2011), por modelagem de nicho ecológico, propuseram que o UMG (~21.000 A. P.) foi provavelmente muito seco e frio para que houvessem grandes extensões de FTSS e, portanto, eram restritas a áreas climaticamente favoráveis. A distribuição das FTSS estaria mais restrita ao sul da Amazônia sob os climas áridos do UMG, com um possível corredor estreito na região central do Brasil, conectando as áreas de distribuição extrema de FTSS, previstas pelo trabalho. Nesse cenário, a expansão das FTSS seria mais antiga, seja no Pleistoceno Tardio ou no Neogeno, seguida de uma fragmentação no UMG e uma expansão gradual no Holoceno Tardio, levando a uma grande lacuna na região do Brasil central, onde a vegetação do Cerrado se estabeleceu. Depois da fase de expansão, as FTSS foram alvo de pequenas flutuações até estabelecer sua distribuição atual.

Nas áreas atuais de ocorrência do Cerrado, ou em suas proximidades, há diversos registros fósseis de pólen, que viabilizam a comparação e geram um panorama informativo sobre as modificações climáticas ocorridas no Planalto Central a partir do Pleistoceno e no decorrer do Holoceno (Barberi & Lima-Ribeiro 2008). No Brasil central, os registros fósseis mostram um mosaico de respostas da vegetação de Savana às alterações climáticas

do Quaternário, como a expansão de formações abertas com gramíneas durante os períodos secos do UMG, especialmente a distribuição sul e central do domínio do Cerrado (Salgado-Labouriau 1997; Salgado-Labouriau *et al.* 1998).

O registro fóssil polínico indica a predominância de uma vegetação arbórea estacional durante a maior parte do Pleistoceno em atual área de Cerrado (Ledru 1993). As condições climáticas mais úmidas no Brasil Central, com pequenos períodos de seca, foram estabelecidas no Holoceno recente (Behling 2002). Oliveira-Filho & Ratter (1995) pontuam que os efeitos das flutuações climáticas, durante o Quaternário sobre as formações de vegetação aberta do Brasil Central, não se resumiram a eventos de expansão e contração de Cerrado e Floresta, mas abarcaram uma gama de alterações complexas no interior da Diagonal Seca. As formações vegetais de florestas úmidas e estacionais, de Cerrado e até mesmo florestas de Araucária, se estabeleceram em vários momentos, ao menos em determinadas áreas do Cerrado.

Para o Cerrado, Werneck *et al.* (2012) geraram modelos que não predizem as áreas de ocorrência do Cerrado em áreas de domínio Atlântico e de FTSS, sendo complementares a modelos disponíveis para esses grupos florestais (Carnaval & Moritz 2008; Werneck *et al.* 2011). O Último Interglacial (UIG, 120 mil anos), provavelmente favoreceu uma distribuição mais ampla do Cerrado, incluindo áreas ao norte da Amazônia. Entre o UIG e o UMG, o Cerrado retraiu, atingindo sua extensão mínima. Entre o UMG e o Holoceno médio, o Cerrado expandiu em resposta ao aumento de umidade e experimentou pequenas mudanças até sua distribuição atual. Os resultados de Werneck *et al.* (2012) não tiveram suporte para a ocorrência de porções significativas de Cerrado na região central da Amazônia, ou grandes corredores durante o UMG.

Bueno *et al.* (2017) verificaram através de paleomodelos para os tempos atual, UIG e UMG, mudanças na distribuição de espécies de árvores do Cerrado. Em concordância com os resultados de Werneck *et al.* (2012), verificaram conexões entre o Cerrado e outras savanas sul americanas durante o UIG, além de ausência de corredores significativos de savana na porção central da Amazônia durante o UMG. A maior expansão de espécies de árvore do Cerrado pode ter ocorrido no UIG devido ao clima mais quente. As retrações verificadas durante o UMG foram relacionadas tanto ao decréscimo de temperatura quanto precipitação.

Por outro lado, Werneck *et al.* (2012) sugerem, para o UMG, que o refúgio de espécies de Cerrado nos planaltos é caracterizados por um clima mais frio e seco. Isso não coaduna com a persistência das espécies de árvores do Cerrado em altitudes mais baixas, que teria sido favorecida por um clima mais quente do que aquele encontrado em elevada altitude, conforme verificado por Bueno *et al.* (2017). Para esses autores, as depressões entre tabuleiros e os declives de planaltos na região central do Cerrado provavelmente foram refúgios para flora durante a retração no UMG (Bueno *et al.* 2017).

A área climaticamente estável para a região central do Cerrado – área core – ao longo do tempo (UMG, presente e futuro) é reconhecida e identificada por modelagem de nicho ecológico para diversas espécies de plantas desse ecossistema (Terribile *et al.* 2012; Bueno *et al.* 2017). Os trabalhos filogeográficos acoplados à modelagem para plantas de Cerrado são concordantes em identificar tal região como climaticamente de maior adequabilidade no UMG e, detentora de maior diversidade genética atual (Collevatti *et al.* 2012a; Collevatti *et al.* 2012b; Collevatti *et al.* 2014; De Lima *et al.* 2014; Collevatti *et al.* 2015; Souza *et al.* 2017).

No que concerne especificamente o núcleo Caatinga de FTSS, o registro fóssil de pólen e paleodados climáticos e geológicos apontam que as florestas úmidas tropicais o substituíram, pelo menos em partes, quando o clima se tornou mais úmido. As condições de seca teriam sido estabelecidas durante o início (Behling 2002) ou meio do Holoceno (De Oliveira *et al.* 1999). A partir de estudo palinológico realizado na região do Vale do Rio Itacu, localizado em um sistema de dunas de areia, na porção média do Rio São Francisco, De Oliveira *et al.* (1999) sugeriram possível migração entre os grupos amazônicos e de Mata Atlântica – e vice-versa – durante ou anteriormente às fases úmidas do Pleistoceno.

Essa migração teria sido facilitada por uma rede antiga e muito maior de florestas de galeria, a qual provavelmente existiu na região central do Brasil. Os autores propuseram rota de migração, a partir da formação de um corredor conectando a Floresta Amazônica e Mata Atlântica, cruzando a área da Caatinga (Hartwig & Cartelle 1996; De Oliveira *et al.* 1999). Reconhecem outra rota hipotética, com base em registros botânicos, na qual a migração dos grupos seguiu uma rota costeira, da Mata Atlântica até a Amazônia (Ducke

& Black 1954). Discutem a partir de dados de paleomodelagem que diversidade das linhagens de Floresta Amazônica e Atlântica durante o UMG (~ 21.000) foram moldadas em recorrentes conexões entre esses ecossistemas e que, da mesma maneira, contribuíram com a diversidade e história do Cerrado (Sobral-Souza *et al.* 2015; Ledo & Colli 2017).

Na mesma linha de pensamento, Auler *et al.* (2004) sugeriram relações entre as formações amazônicas e atlânticas, apontando, porém, que uma expansão florestal tenha ocorrido ao longo de grandes áreas atualmente semiáridas, sendo cenário de vários intervalos de climas úmidos durante o Pleistoceno. Mas, para esses autores, tal expansão seria um fenômeno regional e a proposição de rotas de dispersão para explicar as similaridades florísticas entre os grupos amazônicos e atlânticos não representaria o processo de migração.

Entre os trabalhos aqui revisados, embora apresentem pontos de vista diferentes quanto à dinâmica biogeográfica das formações

vegetais, há consenso de que é produto de uma complexa interação entre os processos históricos – a paisagem se modificou diversas vezes no tempo – e os biológicos (Tab. 2). As flutuações climáticas ocorridas no Pleistoceno influenciaram a diversificação de grupos (Turchetto-Zolet *et al.* 2013). No entanto, é imperioso ressaltar que tal fato pode ter sido superestimado em relação a eventos mais antigos que ocorreram no Neogeno (Pennington *et al.* 2004).

Agradecimentos

O desenvolvimento deste trabalho foi possível devido ao apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), com a concessão de bolsas de estudo para NEL vinculadas ao Programa de Excelência Acadêmica (Proex) e ao Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE) – nº 006795/2015-03. Adicionalmente, somos gratos pelos revisores pelas sugestões e pela revisão cuidadosa que enriqueceram este manuscrito.

Tabela 2 – Sumarização das principais conclusões para as hipóteses biogeográficas revisadas. Em que FTSSs - Florestas Sazonalmente Secas; A.P - anos antes do presente; kyr - mil anos.

Table 2 – Summary of the main conclusions of the biogeographical hypotheses revised. SDFs - Seasonally Dry Forests; A.P - years before present; kyr - thousand years.

Hipóteses	Cerrado	FTSSs	Anos A.P kyr	Referências
Arco Pleistocênico (AP)	Redução	Estável	18.000 – 12.000	Prado & Gibbs (1993)
Rota de conexão entre Florestas Amazônica e Atlântica	Redução e Expansão	Redução e Expansão	10.990 e 6.230 – 4.535	De Oliveira <i>et al.</i> (1999)
Floresta Sazonalmente Seca Residual do Pleistoceno (FSSRP)	Redução	Estável	18.000 – 12.000	Pennington <i>et al.</i> (2000)
Migração	Expansão	Estável	~21.000	Mayle (2004)
Expansão Florestal no núcleo Caatinga da FTSS	Redução e Expansão	Redução e Expansão	900.000	Auler <i>et al.</i> (2004)
Dinâmica Vegetacional das FTSS e Cerrado	Redução e Expansão	Expansão e Estável	~21.000 - 6	Werneck <i>et al.</i> (2011; 2012)
Combinação dos cenários AP e FSSRP	Redução	Redução e Expansão	~21.000 - 0	Collevatti <i>et al.</i> (2013a,b)
Três conexões biogeográficas entre Florestas Neotropicais	Redução e Expansão	Redução e Expansão	~21.000	Sobral-Souza <i>et al.</i> (2015)
Flutuações climáticas no Quaternário em savana	Expansão, Redução, Expansão	Redução, Expansão e Redução	~130.000 - 0	Bueno <i>et al.</i> (2017)

Referências

- Ab'Sáber AN (2003) Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. 7ª ed. Ateliê Editorial, São Paulo. 160p.
- Andrade-Lima D (1981) The Caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-153.
- Antonelli A & Sanmartin I (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403-414.
- Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL & Richards DA (2004) Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19: 693-701.
- Banda-R K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez MGM, Weintritt J, Acevedo-Rodríguez P, Adarve J, Álvarez E, Aranguren BA, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos-Mago N, Cogollo Á, Cuadros H, Delgado F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández Á, Fernández MÁ, Franklin J, Freid EH, Galetti LA, Gonto R, González-M R, Graveson R, Helmer EH, Idárraga Á, López R, Marcano-Vega H, Martínez OG, Maturó HM, McDonald M, McLaren K, Melo O, Mijares F, Moggi V, Molina D, Moreno ND, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ, Oatham M, Olvera-Luna AR, Pezzini FF, Dominguez OJ, Rios ME, Rivera O, Rodríguez N, Rojas A, Särkinen T, Sánchez R, Smith M, Vargas C, Villanueva B & Pennington RT (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387.
- Barberi M & Lima-Ribeiro MS (2008) Evolução da paisagem nas áreas de Cerrado: uma análise no tempo profundo. *In: Gomes, H (ed.) Universo do Cerrado*. Universidade Católica de Goiás, Goiânia. Pp. 15-65.
- Behling H (2002) South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 19-27.
- Brasil (1988) Constituição da República Federativa do Brasil. Senado Federal, Coordenação de Edições Técnicas, Brasília. 496p.
- Brown KS, Sheppard PM & Turner JRG (1974) Quaternary refugia in tropical America - evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the Royal Society B-Bio* 187: 369-378.
- Bueno ML, Pennington RT, Dexter KG, Kamino LHY, Pontara V, Neves DM, Ratter JA & Oliveira-Filho AT (2017) Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography* 40: 403-414.
- Bush MB & De Oliveira PE (2006) The rise and fall of the refugial hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6: 1-17.
- Cabrera AL & Willink A (1973) Biogeografia de América Latina. Série de Biologia, Monografia n° 13. OEA, Washington, DC. 126p.
- Carnaval AC & Moritz C (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.
- Colinvaux PA, De Oliveira PE, Moreno JE, Miller MC & Bush MB (1996) A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.
- Collevatti RG, Lima-Ribeiro MS, Souza-Neto AC, Franco AA, Oliveira G & Terribile LC (2012a) Recovering the demographical history of a Brazilian cerrado tree species *Caryocar brasiliense*: coupling ecological niche modeling and coalescent analyses. *Natureza & Conservação* 10: 169-176.
- Collevatti RG, Lima-Ribeiro MS, Terribile LC, Guedes LB, Rosa FF & Telles MP (2014) Recovering species demographic history from multi-model inference: the case of a Neotropical savanna tree species. *BMC Evolutionary Biology* 14: 213.
- Collevatti RG, Lima-Ribeiro MS, Diniz-Filho JAF, De Oliveira G, Dobrovolski R & Terribile LC (2013a) Stability of Brazilian Seasonally Dry Forests under Climate Change: Inferences for Long-Term Conservation. *American Journal of Plant Sciences* 4: 792-805.
- Collevatti RG, Terribile LC, Oliveira G, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, Rangel TF, Diniz-Filho JA & Pearson R (2013b) Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography* 40: 345-358.
- Collevatti RG, Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Nabout JC, Oliveira G, Rangel TF, Rabelo SG & Diniz-Filho, JA (2012b) A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology* 21: 5845-5863
- Collevatti RG, Terribile LC, Rabelo SG & Lima-Ribeiro MS (2015). Relaxed random walk model coupled with ecological niche modeling unravel the dispersal dynamics of a neotropical savanna tree species in the deeper Quaternary. *Frontiers in Plant Science* 6: 653.
- Connor EF (1986) The role of pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Ecology & Evolution* 1: 165-168.
- Conservancy TN (2016) Cerrado. Disponível em <<https://www.tnc.org.br/nosso-trabalho/no-brasil/cerrado/index.htm>>. Acesso em 2 junho 2016.
- Conservancy TN (2005) Evaluación ecoregional del Gran Chaco Americano. Wildlife Conservation Society-Bolivia, Buenos Aires. 24p.

- Conservancy TN (2009) The nature conservancy terrestrial ecoregions. Disponível em <<http://maps.tnc.org/files/metadata/TerrEcos.xml>>. Acesso em 4 abril 2017.
- Dantas VD, Hirota M, Oliveira RS & Pausas JG (2016) Disturbance maintains alternative biome states. *Ecology Letters* 1: 12-19.
- De Lima NE, Lima-Ribeiro MS, Tinoco CF, Terribile LC & Collevatti RG (2014) Phylogeography and ecological niche modelling, coupled with the fossil pollen record, unravel the demographic history of a Neotropical swamp palm through the Quaternary. *Journal of Biogeography* 41: 673-686.
- De Oliveira PE, Barreto AMF & Suguio K (1999) Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152: 319-337.
- Ducke A & Black GA (1954) Notas sobre a fitogeografia da Amazônia brasileira. *Boletim Técnico do Instituto Agrônômico do Norte* 29: 3-48.
- Durigan G & Ratter JA (2016) The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology*: 53 11-15.
- Eiten G (1972) Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-341.
- Ellenberg H & Mueller-Dombois D (1967) Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the Earth. *Bericht des Geobotanischen Instituts der E.T.H.* 37: 21-55.
- Eva HD, Belward AS, De Miranda EE, Di Bella CM, Gond V, Huber O, Jones S, Sgrenzaroli M & Fritz S (2004) A land cover map of South America. *Global Change Biology* 10: 731-744.
- Fajardo L, González V, Nassar JM, Lacabana P, Portillo QCA, Carrasquel F & Rodríguez J P (2005) Tropical dry forests of Venezuela: characterization and current conservation status. *Biotropica* 37: 531-546.
- Faleiro FV & Loyola RD (2013) Socioeconomic and political trade-offs in biodiversity conservation: a case study of the cerrado biodiversity hotspot, Brazil. *Diversity and Distributions* 19: 977-987.
- Faleiro FV, Machado RB & Loyola RD (2013) Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change. *Biological Conservation* 158: 248-257.
- Furley PA (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223-241.
- Furley P (2006) Tropical savannas. *Progress in Physical Geography* 30: 105-121.
- Galetti M (2004) Parques do Pleistoceno: recriando o Cerrado e o Pantanal com a megafauna. *Natureza & Conservação* 2: 93-100.
- Gasparri NI & Grau HR (2009) Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972-2007). *Forest Ecology and Management* 258: 913-921.
- Goodland R & Pollard R (1973) The Brazilian Cerrado vegetation - fertility gradient. *Journal of Ecology* 61: 219-224.
- Grau HR, Gasparri NI & Aide TM (2005) Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environmental Conservation* 32: 140-148.
- Haffer J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer J & Prance GT (2002) Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados* 16: 175-206.
- Hartwig WC & Cartelle C (1996) A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381: 307-311.
- Huber O (1987) Neotropical Savannas - Their flora and vegetation. *Trends in Ecology & Evolution* 2: 67-71.
- Hughes CE, Pennington RT & Antonelli A (2013) Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 1-18.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2004). Mapa de biomas e de vegetação. Disponível em <<http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>>. Acesso em 29 março 2016.
- Klink CA & Machado RB (2005) A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1: 147-155.
- Ledo RMD & Colli GR (2017) The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal of Biogeography* 44: 2551-2563.
- Ledru MP (1993) Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research* 39: 90-98.
- Lugo AE, Medina E, Trejo-Torres CJ & Helmer E (2006) Botanical and ecological basis for the resilience of Antillean dry forests. *In: Pennington RT & Ratter JA (eds.) Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, biogeography, and conservation.* Taylor & Francis, Boca Raton. Pp. 359-381.
- Mayle FE (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 FE (2006) The Late Quaternary biogeographical history of South American seasonally dry tropical forests: insights from palaeo-ecological data. *In: Pennington RT & Ratter JA (eds.) Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity,*

- biogeography, and conservation. Taylor & Francis, Boca Raton. Pp. 395-416.
- Mendonça R, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Júnior MC, Rezende AV, Filgueiras TS, Nogueira PEN & Fagg CW (2008) Flora vascular do bioma Cerrado: Checklist com 12.356 espécies. *In*: Sano SM, Almeida SP & Ribeiro JF (eds.) Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Informações Tecnológicas, Brasília. Pp. 287-556.
- Moro MF, Lughadha EN, de Araujo FS & Martins FR (2016) A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. *The Botanical Review* 82: 91-148.
- Murphy PG & Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nelson BW, Ferreira CAC, Da Silva MF & Kawasaki ML (1990) Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.
- Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, Bueno ML & Oliveira AT (2015) Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography* 42: 1566-1576.
- Oliveira-Filho AT & Ratter JA (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52: 141-194.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'Amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P & Kassem KR (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.
- Pennington RT & Lavin M (2016) The contrasting nature of woody plant species in different Neotropical forest biomes reflects differences in ecological stability. *New Phytologist* 210: 25-37.
- Pennington RT, Lavin M & Oliveira 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.
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK & Butterworth CA (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 of London Series B, Biological Sciences* 359: 515-537.
- Pennington RT, Lewis GP & Ratter JA (2006) An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. *In*: Pennington RT & Ratter JA (eds.) Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, diogeography, and conservation. Taylor & Francis, Boca Raton. Pp. 1-29.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Portillo-Quintero CA & Sanchez-Azofeifa GA (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Pott A, Oliveira AKM, Damasceno GA & Silva JSV (2011) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71: 265-273.
- Power MJ, Whitney BS, Mayle FE, Neves DM, de Boer EJ & Maclean KS (2016) Fire, climate and vegetation linkages in the Bolivian Chiquitano Seasonally Dry Tropical forest. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 371: 20150165. DOI <<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0165>>.
- Prado DE (1993) What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *Candollea* 48: 145-172.
- Prado DE (2003). As caatingas da América do Sul. *In*: Leal IR, Tabarelli M & Silva JMC (eds.) Ecologia e conservação da Caatinga. Universitária da UFPE, Recife. Pp. 3-74.
- Prado DE & Gibbs PE (1993) Patterns of Species Distributions in the dry seasonal forests of South-America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Prance GT (1974) Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 3: 5-28.
- Prance GT (1982) A Review of the Phytogeographic Evidences for pleistocene climate changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 594-624.
- Queiroz LP (2006) The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. *In*: Pennington RT & Ratter JA (eds.) Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, biogeography, and conservation. Taylor & Francis, Boca Raton. Pp. 121-157.
- Ratter JA, Ribeiro JF & Bridgewater S (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.
- Rizzini CT (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25: 3-66.
- Roig FA, Roig-Junent S & Corbalan V (2009) Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73: 164-172.

- Salgado-Labouriau ML (1997) Late Quaternary palaeoclimate in the savannas of South America. *Journal of Quaternary Science* 12: 371-379.
- Salgado-Labouriau ML, Barberi M, Ferraz-Vicentini KR & Parizzi MG (1998) A dry climatic event during the late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 115-129.
- Sobral-Souza T, Lima-Ribeiro MS & Solferini VN (2015) Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evolutionary Ecology* 29: 643-655.
- Souza HA, Collevatti RG, Lima-Ribeiro MS, Lemos-Filho JP & Lovato MB (2017) A large historical refugium explains spatial patterns of genetic diversity in a Neotropical savanna tree species. *Annals of Botany* 119: 239-252.
- Spichiger R, Bise B, Calenge C & Chatelain C (2006) Biogeography of the Forests of the Paraguay-Paraná Basin. *In: Pennington RT & Ratter JA (eds.) Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, biogeography, and conservation.* Taylor & Francis, Boca Raton. Pp. 193-209.
- Spichiger R, Calenge C & Bise B (2004) Geographical zonation in the Neotropics of tree species characteristic of the Paraguay-Parana Basin. *Journal of Biogeography* 31: 1489-1501.
- Terribile LC, Lima-Ribeiro MS, Araújo MB, Bizão N, Collevatti RG, Dobrovolski R, Franco AA, Guilhaumon F, Lima JS, Murakami DM, Nabout JC, Oliveira G, Oliveira LK, Rabelo SG, Rangel TF, Simon LM, Soares TN, Telles MPC & Diniz-Filho JAF (2012) Areas of climate stability of species ranges in the Brazilian Cerrado: disentangling uncertainties through time. *Natureza & Conservação* 10: 152-159.
- Tinoco CF, Lima NE, Lima-Ribeiro MS & Collevatti RG (2015) Research and partnerships in studies on population genetics of Neotropical plants: a scientometric evaluation. *Biochemical Systematics and Ecology* 61: 357-365.
- Tundisi JG & Tundisi TM (2008) Biodiversity in the Neotropics: ecological, economic and social values. *Brazilian Journal of Biology* 68: 913-915.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F & Palma-Silva C (2013) Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology* 22: 1193-1213.
- Vanzolini PE (1963) Problemas faunísticos do Cerrado. *In: Simpósio sobre o Cerrado.* EdUSP, São Paulo. Pp. 307-320.
- Vanzolini PE & Williams EE (1970) South american anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 19: 1-298.
- Velloso AL, Sampaio EVSB & Pareyn FGC (2002) Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga. Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, Recife. 76p.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE & Sites JW (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 FP, Nogueira C, Colli GR, Sites JW & Costa GC (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.
- Williams K, Ford A, Rosauer D, Silva N, Mittermeier R, Bruce C & Larsen FW, Margules C (2011). Forests of East Australia: The 35th Biodiversity Hotspot. *In: Zachos FE & Habel JC (eds.) Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas.* Springer, New York. Pp. 295-310.

Editor de área: Dr. Gustavo Carvalho

Artigo recebido em 23/05/2017. Aceito para publicação em 15/09/2017.



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