

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

PADRÕES, CONEXÕES E DETERMINANTES DA VEGETAÇÃO ARBÓREA DO BRASIL

Luciene Castuera de Oliveira

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Coorientador: Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho



Nova Xavantina-MT
Setembro, 2019

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**PADRÕES, CONEXÕES E DETERMINANTES DA
VEGETAÇÃO ARBÓREA DO BRASIL**

Luciene Castuera de Oliveira

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Coorientador: Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho

Nova Xavantina-MT
Setembro, 2019

Luiz Kenji Umeno Alencar CRB 1/2037

O48p OLIVEIRA, Luciene Castuera.
Padrões, Conexões e Determinantes da Vegetação Arbórea do Brasil / Luciene Castuera Oliveira - Nova Xavantina, 2019.
218 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim)

Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) - Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Doutorado) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2019.

Orientador: Pedro Vasconcellos Eisenlohr

Coorientador: Ary Teixeira de Oliveira Filho

1. América do Sul. 2. Composição Florística. 3. Conexão Florística. 4. Variáveis Ambientais. 5. Variáveis Espaciais. I. Luciene Castuera Oliveira. II. Padrões, Conexões e Determinantes da Vegetação Arbórea do Brasil: .

CDU 502(81)

TERMO DE APROVAÇÃO

**PADRÕES, CONEXÕES E DETERMINANTES DA
VEGETAÇÃO ARBÓREA DO BRASIL****Luciene Castuera de Oliveira**

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Aprovado em [30] de [setembro] de [2019].

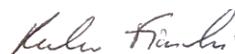
Banca Examinadora:



Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr (Orientador)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT



Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (Membro titular-Externo)
Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP



Prof. Dr. Pedro Fiaschi (Membro titular-Externo)
Universidade Federal de Santa Catarina - UFSC



Profa. Dra. Vanessa Leite Rezende (Membro titular-Externo)
Universidade Federal de Lavras - UFLA



Prof. Dr. José Martins Fernandes (Membro titular-Interno)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

Prof. Dr. Rafael Soares Arruda (Membro suplente-Externo)
Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT

Prof. Dr. Rubens Marques Rondon (Membro suplente-Interno)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

Prof. Dr. Wescley Viana Evangelista (Membro suplente-Interno)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

*Aos meus pais, Cida e Antonio, aos meus filhos,
Luan e Benjamin, e ao meu companheiro de
vida, Reuley, dedico.*

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo amparo, especialmente nos momentos de dificuldades.

À Universidade do Estado de Mato Grosso, pela concessão do afastamento para qualificação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso, *Campus* Universitário de Nova Xavantina.

Ao meu querido orientador e amigo Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr, pela oportunidade, confiança, paciência e amplo conhecimento transmitido ao longo destes anos de convívio. Seu talento é essencial. Agradeço infinitamente!

Ao meu coorientador Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho, pela disponibilização do banco de dados *NeoTropTree*. Sua trajetória científica me inspira!

Aos colegas do Laboratório de Ecologia (LabEc) da Unemat de Alta Floresta: “ex-labequianos” (Islandia, Ricardo, Cristina, Dennis, Sandra, Cleide e Luiz Otávio), “labequianos atuais” (D’Lukas, Jôine, Loana, Leandro, Jaidle, Juliana, Lucas e João Carlos) e “labequianos agregados” (Mônica, Júlio, Kátia, Carmino e Amaury), pelo convívio, troca de ideias, auxílio com o R e grandes momentos de descontração e amizade.

Aos meus colegas de luta da pós-graduação em Ecologia e Conservação/UNEMAT/NX, principalmente meus corajosos amigos de viagem (Norberto, Antonio Carlos e Isabelle). Amizade, momentos de “Jubinha” e companheirismo foram essenciais para vencer esta fase.

À minha amiga Elaine Dutra e suas meninas (Dona Sílvia, Marjorie e Talita), por me acolherem como se fosse parte da família.

Por fim, mas não menos importante, agradeço à minha família: meus pais, Antonio e Cida, meu irmão e minha cunhada, Danilo e Gabriéli com seus filhotinhos Augusto e Celina, meus filhos amados, Luan e Benjamin, e meu amor, Reuley Camilo. Vocês são tudo na minha vida!

Obrigada!

SUMÁRIO

Lista de Figuras	ix
Lista de Tabelas	xiii
Lista de Material Suplementar.....	xv
Resumo Geral.....	xx
Abstract	xxii
1. Introdução Geral	1
2. Referências Bibliográficas	3
CAPÍTULO 1 – HOTSPOTS DE RIQUEZA ARBÓREA EMERGINDO NO BRASIL..	6
1. Introdução	9
2. Material e Métodos.....	14
2.1. Área de estudo.....	14
2.2. Banco de dados e registros de ocorrências	15
2.3. Análise de dados	17
3. Resultados	20
4. Discussão	37
5. Referências Bibliográficas	44
6. Material Suplementar	59
CAPÍTULO 2 – CONEXÕES FLORÍSTICAS DO COMPONENTE ARBÓREO DO BRASIL	72
1. Introdução	75
2. Material e Métodos.....	78
2.1. Área de estudo.....	78
2.2. Banco de dados	79
2.3. Análise de dados	80
3. Resultados	82
4. Discussão	102
5. Referências Bibliográficas	111
6. Material Suplementar	123

CAPÍTULO 3 – O QUE DIRIGE A COMPOSIÇÃO ARBÓREA AO LONGO DO PAÍS MAIS BIODIVERSO DO MUNDO?.....	132
1. Introdução	136
2. Material e Métodos	140
2.1. Área de estudo.....	140
2.2. Banco de dados	142
2.3. Dados bióticos.....	142
2.4. Dados abióticos	142
2.5. Análise de dados	143
3. Resultados	148
4. Discussão	163
5. Referências Bibliográficas	168
6. Material Suplementar	184
Conclusões Gerais.....	194

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Território brasileiro e seus domínios fitogeográficos de acordo com o Sistema Fitogeográfico de Classificação proposto por Oliveira-Filho (2017): Domínios da Amazônia, da Mata Atlântica, da Caatinga, do Cerrado, do Pampa e do Chaco. Os círculos representam os sítios do *NeoTropTree*14
- Figura 2.** Território brasileiro e suas 21 fitofisionomias definidas com base no Sistema Fitogeográfico de Classificação proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015). Os círculos representam os sítios do *NeoTropTree*.....16
- Figura 3.** Total de táxons arbóreos e total de táxons exclusivos no Brasil e em seus domínios fitogeográficos. A) Espécies; B) Gêneros; e C) Famílias. (Amz) Amazônia, (Atl) Mata Atlântica, (Cer) Cerrado, (Caa) Caatinga, (Pam) Pampa e (Cha) Chaco.....21
- Figura 4.** Curvas de rarefação (linhas contínuas) e extrapolação (linhas tracejadas) com 95% de intervalo de confiança para os números de *Hill*, representando o número de espécies, gêneros e famílias arbóreas dos domínios fitogeográficos brasileiros e das fitofisionomias do Brasil. A) Riqueza de espécies dos domínios fitogeográficos brasileiros; B) Riqueza de gêneros dos domínios fitogeográficos brasileiros; C) Riqueza de famílias dos domínios fitogeográficos brasileiros; e D) Riqueza de espécies dos 21 tipos de fitofisionomias do Brasil. Os intervalos de confiança de 95% (área sombreada colorida que acompanha as linhas) foram obtidos através do método *Bootstrap* (999 randomizações). Dados observados são indicados pelos pontos sólidos coloridos. As siglas das fitofisionomias da figura 4D estão descritas na tabela 3.....23
- Figura 5.** Dados florísticos do Brasil obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.....25
- Figura 6.** Áreas de riqueza de espécies arbóreas no Brasil identificadas usando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). Regiões mais escuras indicam as áreas de maior sobreposição de espécies. A) Brasil; B) domínio da Amazônia; C) domínio da Mata Atlântica; D) domínio do Cerrado; E) domínio da Caatinga; F) domínio do Pampa; e G) domínio do Chaco.....29
- Figura 7.** Áreas de riqueza de gêneros arbóreas no Brasil identificadas usando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). Regiões mais escuras indicam as áreas de maior

sobreposição de gêneros. A) Brasil; B) domínio da Amazônia; C) domínio da Mata Atlântica; D) domínio do Cerrado; E) domínio da Caatinga; F) domínio do Pampa; e G) domínio do Chaco.....32

Figura 8. Áreas de riqueza de famílias arbóreas no Brasil identificadas usando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). Regiões mais escuras indicam as áreas de maior sobreposição de famílias. A) Brasil; B) domínio da Amazônia; C) domínio da Mata Atlântica; D) domínio do Cerrado; E) domínio da Caatinga; F) domínio do Pampa; e G) domínio do Chaco.....36

CAPÍTULO 2

Figura 1. Território brasileiro e seus domínios fitogeográficos de acordo com o Sistema Fitogeográfico de Classificação proposto por Oliveira-Filho (2017): Domínios da Amazônia, da Mata Atlântica, da Caatinga, do Cerrado, do Pampa e do Chaco. Os asteriscos representam os sítios do *NeoTropTree*.....78

Figura 2. Tipos de vegetação (20 fitofisionomias), baseados no Sistema de Classificação Fitogeográfico descrito por Oliveira-Filho (2009; 2015), distribuídos entre os seis domínios fitogeográficos brasileiros.....80

Figura 3. Diagrama esquemático representando o compartilhamento de espécies arbóreas do domínio do Cerrado com os demais domínios fitogeográficos do Brasil, o total de espécies arbóreas e o número de espécies exclusivas por domínio: Amazônia (Amz), Mata Atlântica (Atl), Cerrado (Cer), Caatinga (Caa), Pampa (Pam) e Chaco (Cha). O tamanho da forma representa a proporção de riqueza de espécies arbóreas em cada domínio fitogeográfico.....83

Figura 4. Diagramas de Venn e mapas de distribuição dos registros de ocorrência de espécies arbóreas obtidos do banco de dados *NeoTropTree* (Oliveira-Filho 2017). A) Compartilhamento de espécies arbóreas entre os quatro maiores domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); B) Distribuição geográfica dos registros de ocorrência das espécies arbóreas compartilhadas entre Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); C) Compartilhamento de espécies arbóreas entre os domínios do Cerrado (Cer), da Mata Atlântica (Atl) e do Pampa (Pam); D) Distribuição geográfica dos registros de ocorrência das espécies arbóreas compartilhadas entre Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Pampa (Pam); E) Compartilhamento de espécies arbóreas entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha); e F) Distribuição geográfica dos

registros de ocorrência das espécies arbóreas compartilhadas entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha).....86

Figura 5. Diagramas de Venn com compartilhamento de espécies arbóreas do Brasil. A) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Cerrado (Cer), Amazônia (Amz) e Mata Atlântica (Atl); B) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer) e os domínios da Amazônia (Amz) e da Mata Atlântica (Atl); C) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer) e as fitofisionomias do Cerrado Savana Estacional Semidecídua (SSPSa-Cer) e Savana Florestada Estacional Semidecídua (SSFdSa-Cer); D) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer), a Floresta Estacional Semidecídua da Amazônia (SSF-Amz) e Floresta Estacional Semidecídua da Mata Atlântica (SSF-Atl); E) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer), a Floresta Pluvial Sempreverde da Amazônia (RaEF-Amz) e a Floresta Pluvial Sempreverde da Mata Atlântica (RaEF-Atl); e F) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer), a Floresta Nebular Sempreverde da Amazônia (CEF-Amz); e Floresta Nebular Sempreverde da Mata Atlântica (CEF-Atl).....92

Figura 6. Diagrama de ordenação produzido pelo método NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) para espécies: A) os seis domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco; e B) as 20 fitofisionomias do Brasil. Estresse: 0,1894.....101

CAPÍTULO 3

Figura 1. Sítios (3.959) do *NeoTropTree* no território brasileiro e seus domínios fitogeográficos de acordo com as delimitações propostas por Oliveira-Filho (2017): Domínios da Amazônia, do Cerrado, da Caatinga, da Mata Atlântica, do Pampa e do Chaco.....141

Figura 2. Representação esquemática da construção dos modelos de variação florística, com dados ambientais e espaciais e partição de variância.....147

Figura 3. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para o Brasil. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (14,30%), [b] ambiente estruturado no espaço (38,68%), [c] espaço puro (24,05%), e [d] variância não explicada - resíduo (22,97%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.....150

Figura 4. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para a Amazônia. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (62,21%; $F_{8;816}=230,03$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (7,33%), [c] espaço puro (0,63%; $F_{10;816}=4,38$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (29,83%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.....152

Figura 5. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para a Mata Atlântica. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (10,28%; $F_{8;1453}=183,84$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (42,31%), [c] espaço puro (36,35%; $F_{52;1453}=75,51$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (11,06%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.....154

Figura 6. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para o Cerrado. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (52,92%; $F_{5;1096}=579,38$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (12,49%), [c] espaço puro (1,39%; $F_{13;1096}=5,24$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (33,20%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.....157

Figura 7. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para a Caatinga. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (13,04%; $F_{8;380}=57,77$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (49,39%), [c] espaço puro (21,95%; $F_{58;380}=9,42$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (15,62%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.....159

Figura 8. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para o Pampa. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (0,93%; $F_{3;27}=2,32$; $p=0,047$), [b] ambiente estruturado no espaço (38,57%), [c] espaço puro (41,66%; $F_{11;27}=5,00$ $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (18,84%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.....161

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Constituição do banco de dados dos domínios fitogeográficos brasileiros de acordo com o <i>NeoTropTree</i> (NTT).....	15
Tabela 2. Riqueza de espécies de árvores no Brasil e seus domínios fitogeográficos: valores observados e extrapolados (Intervalo de confiança de 95%).....	20
Tabela 3. Tipos de vegetação (fitofisionomias) do Brasil e suas riquezas de espécies, gêneros e famílias. As siglas identificam a vegetação da figura 4D.....	22

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Constituição do banco de dados para os domínios fitogeográficos brasileiros de acordo com o <i>NeoTropTree</i> (NTT).....	79
Tabela 2. Táxons de ampla distribuição no Brasil. Lista de famílias, gêneros e espécies que ocorrem nos seis domínios fitogeográficos brasileiros: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco (Oliveira-Filho 2017)	87
Tabela 3. Lista das principais espécies arbóreas indicadoras, com os maiores valores de “ <i>stat</i> ” e valores bioindicadores A=1 e B=1, de cada domínio fitogeográfico brasileiro (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco) e os tipos de fitofisionomias em que ocorrem. <i>p</i> : significância estatística.....	94

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Modelo PCoA-sig (eixos significativos). Resultados da seleção progressiva das variáveis ambientais (<i>Cluster</i>) e variáveis espaciais (MEM) e partição de variância para o Brasil e seus domínios fitogeográficos: Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Caatinga e Pampa. O Chaco não apresentou autocorrelação espacial e estrutura ambiental significativos. Em destaque a fração da partição de variância de maior estimativa de contribuição para a distribuição da flora arbórea do Brasil e seus domínios fitogeográficos.....	149
Tabela 2. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para o Brasil como um todo.....	151
Tabela 3. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para a Amazônia.....	153
Tabela 4. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para a Mata Atlântica.....	155

Tabela 5. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para o Cerrado.....	158
Tabela 6. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para a Caatinga.....	160
Tabela 7. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para o Pampa.....	162

LISTA DE MATERIAL SUPLEMENTAR

CAPÍTULO 1

- Material Suplementar 1.** Principais tipos de vegetação do Brasil agrupados de acordo com o regime climático e o regime de renovação foliar, baseado no Sistema de Classificação Neotropical Fisionômico-ecológico proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015). Adaptado de Oliveira-Filho (2015)59
- Material Suplementar 2.** Riqueza de gêneros arbóreos no Brasil e seus domínios fitogeográficos: Valores observados e extrapolados (95% de intervalo de confiança)62
- Material Suplementar 3.** Riqueza de famílias arbóreas no Brasil e seus domínios fitogeográficos: Valores observados e extrapolados (95% de intervalo de confiança)62
- Material Suplementar 4.** Dados florísticos da Amazônia obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.....63
- Material Suplementar 5.** Dados florísticos da Mata Atlântica obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros64
- Material Suplementar 6.** Dados florísticos do Cerrado obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.....65
- Material Suplementar 7.** Dados florísticos da Caatinga obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros66
- Material Suplementar 8.** Dados florísticos do Pampa obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros67
- Material Suplementar 9.** Dados florísticos do Chaco obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais

frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.....68

Material Suplementar 10. Riqueza de espécies arbóreas para cada tipo de vegetação do Brasil: Valores observados e extrapolados (95% de intervalo de confiança)69

Material Suplementar 11. Curvas de rarefação (linhas contínuas) e extrapolação (linhas tracejadas) com 95% de intervalo de confiança para os números de Hill $q = 0$ (riqueza), representando o número de espécies arbóreas das fitofisionomias dos domínios fitogeográficos brasileiros. A) Amazônia (Amz); B) Mata Atlântica (Atl); C) Cerrado; D) Caatinga (Caa); E) Pampa (Pam); e F) Chaco (Cha). Os intervalos de confiança de 95% (área sombreada colorida que acompanha as linhas) foram obtidos através do método Bootstrap. Dados observados (sites) são indicados pelos pontos sólidos coloridos.....71

CAPÍTULO 2

Material Suplementar 1. Quantidade de espécies arbóreas, gêneros e famílias exclusivos de cada domínio fitogeográfico brasileiro (cinza), táxons restritos entre dois domínios específicos (aquamarine) e total de táxons compartilhados entre os domínios (laranja). A) número de espécies arbóreas; B) número de gêneros; e C) número de famílias. (Amz) Amazônia; (Atl) Mata Atlântica; (Cer) Cerrado; (Caa) Caatinga; (Pam) Pampa; e (Cha) Chaco.....123

Material Suplementar 2. Diagrama de Venn produzido com os seis domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (amz), Mata Atlântica (atl), Cerrado (cer), Caatinga (caa), Pampa (pam) e Chaco (cha). A) Compartilhamento de espécies; B) Compartilhamento de gêneros; e C) Compartilhamento de famílias.....124

Material Suplementar 3. Diagrama de Venn produzidos para gêneros e famílias obtidos do banco de dados *NeoTropTree* (Oliveira-Filho 2017). A) Compartilhamento de gêneros arbóreos entre os quatro maiores domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); B) Compartilhamento de famílias arbóreas entre os quatro maiores domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); C) Compartilhamento de gêneros arbóreos entre os domínios do Cerrado (Cer), da Mata Atlântica (Atl) e do Pampa (Pam); D) Compartilhamento de famílias arbóreas entre os domínios do Cerrado (Cer), da Mata Atlântica (Atl) e do Pampa (Pam); E) Compartilhamento de gêneros arbóreos entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha); e F) Compartilhamento de famílias arbóreas entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha).....125

Material Suplementar 4. Diagramas de ordenação produzidos pelo método NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) para gêneros e famílias dos seis domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco; A) NMDS de gêneros (Estresse 0,2349) e B) NMDS de famílias (Estresse: 0, 2789)126

Material Suplementar 5. Material Suplementar 5. Mapas de distribuição das espécies arbóreas compartilhadas entre os domínios fitogeográficos: Amazônia (Amz), Mata Atlântica (Atl), Cerrado (Cer), Caatinga (Caa), Pampa (Pam) e Chaco (Cha). Compartilhado entre: A) Amazônia e Mata Atlântica; B) Amazônia e Cerrado; C) Amazônia e Caatinga; D) Mata Atlântica e Cerrado; E) Mata Atlântica e Caatinga; F) Mata Atlântica e Pampa; G) Mata Atlântica e Chaco; H) Cerrado e Chaco; I) Caatinga e Cerrado; J) Caatinga, Cerrado e Chaco; K) Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado; L) Amazônia, Mata Atlântica e Caatinga; M) Amazônia, Caatinga e Cerrado; N) Amazônia, Cerrado e Chaco; O) Cerrado, Chaco e Pampa; P) Mata Atlântica, Chaco e Pampa; Q) Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado; R) Mata Atlântica, Cerrado e Pampa; S) Mata Atlântica, Cerrado e Chaco; T) Mata Atlântica, Caatinga e Cha; U) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado; V) Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado e Chaco; W) Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado e Pampa; X) Amazônia, Caatinga, Cerrado e Chaco; Y) Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Chaco; Z) Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Pampa; Aa) Mata Atlântica, Cerrado, Chaco e Pampa; Bb) Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa; Cc) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Chaco; Dd) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Pampa; Ee) Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Chaco e Pampa; Ff) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa.....127

CAPÍTULO 3

Material Suplementar 1. Resultados da análise de partição de variância e RDA (Análise de Redundância Canônica), produzidos com a matriz PCoA 95%, para os domínios da Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Pampa.....184

Material Suplementar 2. Modelo PCoA-95% (matriz de PCoA representando 95% da variação). Resultados da seleção progressiva das variáveis ambientais (*Cluster*) e variáveis espaciais (MEM) e partição de variância para o Brasil e seus domínios fitogeográficos: Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Caatinga e Pampa. O Chaco não apresentou autocorrelação espacial e estrutura ambiental significativos. Em destaque a fração da partição de variância de maior estimativa de contribuição para a distribuição da flora arbórea do Brasil e seus domínios fitogeográficos.....186

Material Suplementar 3. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para o Brasil. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (0,91%), [b] ambiente estruturado no espaço (0,22%), [c] espaço puro (9,82%), e [d] variância não explicada - resíduo (89,05%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.....187

Material Suplementar 4. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para a Amazônia. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (1,82%; $F_{12;760}=23,94$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (0,37%), [c] espaço puro (6,37%; $F_{62;760}=2,84$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (91,44%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.....188

Material Suplementar 5. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para a Mata Atlântica. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (1,70%; $F_{9;1356}=31,24$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (1,46%), [c] espaço puro (17,28%, $F_{148;1356}=8,27$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (79,56%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.....189

Material Suplementar 6. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para o Cerrado. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (2,23%; $F_{8;1059}=5,36$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (1,36%), [c] espaço puro (10,53%, $F_{47;1059}=65,99$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (85,88%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.....190

Material Suplementar 7. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para a Caatinga. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (2,90%; $F_{10;325}=8,61$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (5,58%), [c] espaço puro (18,60%; $F_{111;325}=2,68$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (72,92%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.....191

Material Suplementar 8. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para o Pampa. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (1,99%; $F_{6;21}=1,63$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (4,46%), [c] espaço puro (14,35%; $F_{14;21}=1,81$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (79,20%); B) Distribuição das variáveis ambientais e

espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.....	192
Material Suplementar 9. Tipos de vegetação (20 fitofisionomias) do Brasil listados em português e inglês.....	193

RESUMO GERAL

Os padrões de distribuição de espécies encontrados na natureza são atribuídos a diversos fatores, como as variáveis ambientais, os fatores espaciais, os processos ecológicos do presente, do passado e contínuos. Investigamos como a composição de espécies, gêneros e famílias varia no Brasil e qual a proporção explicativa dos possíveis fatores determinantes (variáveis ambientais e espaciais) na distribuição geográfica de espécies arbóreas no território brasileiro. Trabalhamos com 3.959 sítios (5km de raio), 9.108 espécies arbóreas e 698.490 registros de ocorrências no Brasil, distribuídos em fitofisionomias florestais, savânicas e campestres nos domínios fitogeográficos brasileiros (banco de dados *NeoTropTree*). Avaliamos as afinidades florísticas entre os domínios fitogeográficos (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco) e suas fitofisionomias apresentando seus padrões de variação florística com mapas de distribuição geográfica, diagramas de Venn e de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) e Análise de Espécies Indicadoras; construímos modelos de Interpolação Geográfica de Endemismo e modelos de variações florísticas com variáveis ambientais e espaciais. Apresentamos um resumo da composição florística e distribuição de riqueza de táxons arbóreos (plantas independentes que atingem pelo menos 3m de altura) do Brasil; delimitamos áreas de alta riqueza taxonômica no território brasileiro; identificamos os principais direcionadores da variação da flora arbórea do Brasil e seus domínios fitogeográficos. A maioria das espécies arbóreas do Brasil (~66%) é restrita a um único domínio. Zonas de transição são áreas geográficas de alta riqueza de espécies. A disposição geográfica dos domínios e os eventos históricos apareceram como importantes mecanismos reguladores da riqueza de espécies nas comunidades. Os domínios fitogeográficos brasileiros apresentaram grande similaridade de famílias e gêneros, mas ampla diferenciação em nível de espécie, indicando processos de especiação regional e intercâmbio de espécies arbóreas entre fitofisionomias mais próximas. Encontramos maior influência dos fatores espaciais na composição e distribuição das espécies arbóreas, embora nossos resultados tenham indicado que tanto os processos determinísticos como os processos estocásticos sejam direcionadores significativos da distribuição das espécies arbóreas no Brasil. Os padrões encontrados surgiram pela primeira vez em uma análise integrada para todo o Brasil e podem apoiar o direcionamento de novas pesquisas e de esforços para a conservação da biodiversidade desse país.

Palavras-chave: América do sul; composição florística; conexão florística; distribuição de espécies; variáveis ambientais; variáveis espaciais

ABSTRACT

Species distribution patterns found in nature are attributed to several factors, such as environmental variables, spatial factors, present, past and continuous ecological processes. We investigate how the composition of species, genera and families varies in Brazil and what is the explanatory proportion of the possible determining factors (environmental and spatial variables) in the geographical distribution of tree species in the Brazilian territory. We worked with 3,959 sites (5km radius), 9,108 tree species and 698,490 occurrence records in Brazil, distributed in forest, savanna and grassland phytogeographies in the Brazilian phytogeographic domains (*NeoTropTree* database). We evaluated the floristic affinities between the phytogeographic domains (Amazon, Atlantic Forest, Cerrado, Caatinga, Pampa and Chaco) and their phytogeographies, presenting floristic variation patterns with geographical distribution maps, Venn and NMDS diagrams, and Indicator Species Analysis; we built models of Geographic Interpolation of Endemism and models of floristic variations with environmental and spatial variables. We presented a summary of the floristic composition and richness distribution of tree taxa (freestanding plants that reach at least 3m in height) from Brazil; we delimited areas of high taxonomic richness in the Brazilian territory; we identified the main drivers of the variation of the tree flora of Brazil and its phytogeographic domains. Most tree species in Brazil (~66%) are restricted to a single domain. Transition zones are geographic areas of high species richness. The geographical arrangements of domains as well as historical events have emerged as important regulators of species richness in communities. The Brazilian phytogeographic domains presented great similarity of families and genera, but wide differentiation in species level, indicating processes of regional speciation and exchange of tree species between closer phytogeographies. We found greater influence of spatial factors on the composition and distribution of tree species, although our results indicated that both deterministic and stochastic processes are significant drivers of tree species distribution in Brazil. For the first time the patterns found emerged in an integrated analysis throughout Brazil and may support the direction of further research and efforts to conserve its biodiversity.

Keywords: South America; floristic composition; floristic connections; species distribution; environmental variables; spatial variables

1. INTRODUÇÃO GERAL

Compreender as forças que impulsionam a distribuição das espécies é um objetivo fundamental da Ecologia, especialmente no que se refere a explicar a composição da comunidade e a manutenção da diversidade de espécies (e.g., Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Legendre *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2013; Myers *et al.*, 2013; Rezende *et al.*, 2015). A presença de uma espécie em um determinado local e seus limites de distribuição atuais só podem ser entendidos através da compreensão da resposta dos organismos ao ambiente e aos fatores bióticos (Webb *et al.*, 2002; Lomolino *et al.*, 2005; Arnan *et al.*, 2015). Para a distribuição dos organismos, três importantes condições são necessárias para uma espécie ocupar um sítio e manter populações no local: i) a dispersão, que corresponde à capacidade da espécie de se dispersar para outras áreas, considerando sua história biogeográfica, assim como todos os fatores que limitam sua distribuição a partir do local de origem, como barreiras à migração, vetores bióticos e dispersão abiótica; ii) o habitat, que deve ser ecofisiologicamente adequado para a espécie, ou seja, é preciso existir condições ambientais necessárias para o crescimento e manutenção de populações viáveis; e iii) a filtragem biótica ou interações com outros organismos, que podem ser positivas ou negativas, e que também deve ser adequada para a espécie, já que pode ser um obstáculo para o estabelecimento do organismo (Guisan *et al.*, 2017).

A distribuição geográfica de uma espécie é classicamente definida como a delimitação dos locais onde a espécie é encontrada, sendo dependente das condições físicas e reduzida por interações bióticas e condições limitantes do ambiente (Leibold, 1995; Pulliam, 2000). Para entender a distribuição das espécies, é necessário primeiro avaliar a sua distribuição atual, o que pode se dar a partir da análise de registros de ocorrência, seguida da investigação do papel das forças direcionadoras de sua localização, buscando compreender como as variáveis preditoras moldam as respostas das espécies em variadas escalas temporais e espaciais (Legendre *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2013). Dessa forma, será possível prever futuras mudanças de alcance de espécies e suas consequências para as variações da biodiversidade.

Na natureza, distinguem-se os processos determinísticos ou estocásticos, ou ambos, que podem influenciar a distribuição de espécies nas comunidades (Leibold *et al.*, 2004; Gravel *et al.*, 2006; Pillar & Duarte, 2010; Lin *et al.*, 2013). Processos determinísticos correspondem aos modelos baseados em nicho e estão relacionados à filtragem ambiental e

às interações das espécies com os fatores bióticos e abióticos (Kraft *et al.*, 2008; Pavoine & Bonsall, 2011). Por sua vez, os processos estocásticos estão principalmente relacionados à deriva ecológica, limitações de dispersão, especiação, extinção e equivalência de aptidão de todos os indivíduos (Leibold *et al.*, 2004; Hubbell, 2001; Pavoine & Bonsall, 2011). Os processos determinísticos e estocásticos estão interligados entre si e podem agir simultaneamente na natureza (Ellwood *et al.*, 2009).

A distribuição das espécies vegetais também pode ser fortemente impactada pelas alterações climáticas e perda de habitats, que são as principais ameaças à biodiversidade terrestre (Brooks *et al.*, 2002; Siqueira *et al.*, 2009; Bellard *et al.*, 2012). Assim, investigar a distribuição das espécies arbóreas torna-se importante, pois o conhecimento dos mecanismos de distribuição, sejam eles por fatores ambientais, espaciais, filogenéticos ou outros (determinísticos ou estocásticos), poderá fornecer informações ecológicas que subsidiem e suportem as definições de estratégias de manejo e/ou conservação das espécies arbóreas (Anjos *et al.*, 1998; 2004) nos domínios fitogeográficos.

Nesse contexto, trabalhamos com a identificação de áreas de riqueza da vegetação arbórea do Brasil, suas conexões florísticas e os determinantes da sua distribuição. Dividimos a tese em três capítulos: no primeiro descrevemos a composição e riqueza de táxons arbóreos no Brasil e efetuamos uma interpolação dos dados bióticos para identificar regiões de riqueza desses táxons no território brasileiro; no segundo capítulo, sintetizamos as conexões florísticas dos domínios fitogeográficos brasileiros; e no terceiro, realizamos a modelagem da estrutura espacial e ambiental sobre a ocorrência de espécies arbóreas do Brasil e avaliamos a contribuição das variáveis ambientais e espaciais na composição e distribuição geográfica do componente arbóreo, comparando os domínios fitogeográficos brasileiros. Desta forma, nosso objetivo foi investigar como a vegetação arbórea varia no Brasil e que implicações essa variação possui para a conservação de seus táxons.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anjos, A.; Couto, H.T.Z. & Batista, J.R.A.A. (1998) Análise do efeito de um manejo em regime de rendimento sustentável sobre o padrão de distribuição espacial do Palmeiteiro (*Euterpe edulis* Martius), utilizando a função K de Ripley. *Revista Árvore*. **22**, 215-225.

Anjos, A.; Mazza, M.C.M.; Santos, A.C.M.C. & Delfini, L.C. (2004) Análise do padrão de distribuição espacial da araucária (*Araucaria angustifolia*) em algumas áreas no Estado do Paraná, utilizando a função K de Ripley. *Scientia Forestalis*. **66**, 38-45.

Arnan, X.; Cerdá, X. & Retana, J. (2015) Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, **3**, 1-19.

Bellard, C.; Bertelsmeier, C.; Leadley, P.; Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*. **15**, 365-377.

Brooks, T.M.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Rylands, A.B.; Flick, P.; Pilgrim, J.; Oldfield, S.; Magin, G. & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*. **16**, 909-923.

Ellwood, M.D.F., Manica, A. & Foster, W.A. (2009) Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*. **12**, 277-284.

Gravel, D.; Canham, C.D.; Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*. **9**, 399-409.

Guisan, A.; Thuiller, W. & Zimmermann, N.E. (2017) *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Ed: Cambridge University Press. 478p.

Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 396p.

Kraft, N.J.B.; Valencia, R. & Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*. **322**, 580-582.

Legendre, P.; Mi, X.; Ren, H.; Ma, K.; Yu, M.; Sun, I.F. & He, F. (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*. **90**, 663-674.

Leibold, M.A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*. **76**, 1371-1382.

Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. **7**, 601-613.

Lin, G.J.; Stralberg, D.; Gong, G.Q.; Huang, Z.L.; Ye, W.H. & Wu, L.F. (2013). Separating the effects of environment and space on tree species distribution: from population to community. *PLoS One*. **8** (2), e56171.

Lomolino, M.V.; Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2005) *Biogeography*. 3rd edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.

Myers, J.A.; Chase, J.M.; Jiménez, I.; Jorgensen, P.M.; Araujo-Murakami, A.; Paniagua-Zambrana, N. & Seidel, R. (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*. **16**, 151-157.

Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*. **32**, 793-810.

Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*. **86**, 792-812.

Pillar, V.D. & Duarte L.D.S. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*. **13**, 587-96.

Pulliam, R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*. **3**, 349-361.

Rezende, V.L.; Eisenlohr, P.V.; Vibrans, A.C. & Oliveira-Filho, A.T. (2015) Humidity, low temperature extremes, and space influence floristic variation across an insightful gradient in the subtropical Atlantic forest. *Plant Ecology*. **216**, 759-774.

Siqueira, M.F.; Durigan, G.; De Marco Jr., P. & Peterson, A.T. (2009) Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *Journal for Nature Conservation*. **17**, 25-32.

Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **33**, 475-505.

CAPÍTULO 1 – HOTSPOTS DE RIQUEZA ARBÓREA EMERGINDO NO BRASIL

Artigo submetido e aceito para publicação no periódico: *Acta Botanica Brasilica*

RESUMO

Apresentamos um resumo da composição florística e distribuição de riqueza de táxons arbóreos (plantas independentes que atingem pelo menos 3m de altura) do Brasil. Investigamos padrões de composição florística nos diferentes domínios fitogeográficos e nos tipos de vegetação utilizando um grande banco de dados (*NeoTropTree - NTT*). Para permitir a comparação da riqueza de espécies entre domínios fitogeográficos e entre tipos de vegetação, aplicamos métodos de rarefação e extrapolação baseados na série de *Hill*. Identificamos áreas de riqueza de espécies, gêneros e famílias utilizando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). O Brasil tem 9.108 espécies de árvores catalogadas no *NTT*, e pode chegar a até 9.525 com base em nossas extrapolações. Os domínios predominantemente florestais mostraram a maior riqueza de táxons e o domínio Amazônico apresentou a maior quantidade de táxons exclusivos. Fabaceae e Myrtaceae emergiram como as famílias mais representativas. Os tipos de vegetação mais ricos foram as Florestas Pluviais e Semidecíduais. Delimitamos áreas de alta riqueza taxonômica no Brasil e em seus domínios fitogeográficos. Os padrões de distribuição de riqueza da vegetação arbórea no Brasil e em seus domínios foram controlados por diferentes escalas espaciais para cada táxon arbóreo. Zonas de transição são áreas geográficas de alta riqueza

de espécies. Os padrões encontrados podem apoiar a identificação de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade no Brasil.

Palavras-chave: Composição florística; Domínios Fitogeográficos; Distribuição de espécies; Interpolação Geográfica de Endemismo; *NeoTropTree*.

ABSTRACT

We present a summary of the floristic composition and richness distribution of arboreal taxa (i.e., freestanding plants that reach at least 3m height) in Brazil. We investigated composition patterns throughout the different phytogeographic domains and vegetation types based on 698,490 occurrence records obtained from NeoTropTree (*NTT*) database. To allow the comparison of species richness among phytogeographic domains and vegetation types, we applied rarefaction and extrapolation methods. We delimited areas of high taxa richness in Brazil by applying the Geographic Interpolation of Endemism method. Brazil has 9,108 tree species catalogued in *NTT*, and can reach up to 9,525 based on our extrapolations. The predominantly forested domains showed the greatest richness of taxa and the Amazon domain presented the highest amount of exclusive taxa. Fabaceae and Myrtaceae were the most representative families. The richest vegetation types were the Rain and Semideciduous Forests. The patterns of richness distribution in Brazil and its domains were controlled by different spatial scales for each taxon. Transition zones are areas with high species richness. The patterns found here may help supporting the identification of priority areas for biodiversity conservation in Brazil.

Keywords: Floristic composition; Geographic Interpolation of Endemism; *NeoTropTree*; Phytogeographic domains; Species distribution.

1. INTRODUÇÃO

A grande diversidade de ambientes naturais no Brasil reflete uma majestosa biodiversidade ao nível de famílias, gêneros e espécies (BFG 2015; 2018). Existem 60.065 espécies de árvores registradas em todo o mundo e o Brasil é o país com a flora arbórea mais diversificada da Terra (Beech *et al.* 2017). O Brasil abriga 32.364 plantas vasculares, apresentando uma proporção maior de árvores na Floresta Amazônica e Mata Atlântica (BFG 2018). O território ocupado pelo Brasil abrange a maioria das áreas remanescentes de florestas tropicais, florestas tropicais estacionais (incluindo FTSS - Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) e savanas tropicais (Pennington *et al.* 2006; 2009; Fiaschi & Pirani 2009) do planeta, constituindo seis grandes domínios fitogeográficos (Ab'Sáber 2003; Oliveira-Filho 2017): Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco.

O domínio da Amazônia, constituído em sua grande parte pela maior floresta tropical úmida do mundo, contendo também florestas e savanas estacionais (Ab'Sáber 2003), é o maior domínio do Brasil em área, respondendo por cerca de 40% do seu território (Coutinho 2016). Na região amazônica, há predominância do clima equatorial, caracterizado por temperaturas médias anuais entre 21,5°C e 27,8°C (com exceção de dez sítios localizados em condições extremas, incluindo algumas Florestas Nebulares e *Inselbergs* com temperaturas anuais de 9,4°C a 20,5°C), com amplitude de precipitação de 1.027 a 3.731 mm/ano (Oliveira-Filho 2017). O domínio amazônico vem sofrendo com os processos de deterioração ambiental e, atualmente, apresenta números alarmantes e crescentes de degradação, com proporções relatadas de 1.055,3 km² de áreas com alerta de desmatamento, no mês de abril de 2019 (DETER/INPE 2019).

A Mata Atlântica, considerada um *hotspot* para a conservação da biodiversidade (Myers *et al.* 2000; Ribeiro *et al.* 2011), é um domínio que inclui vários tipos de florestas tropicais e florestas estacionais, bem como campos de altitude, restingas, manguezais e

encraves savânicos (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Eisenlohr *et al.* 2011; Neves *et al.* 2017). A Mata Atlântica é a segunda maior floresta tropical da América do Sul, cobrindo uma área de cerca de 15% do território brasileiro, apresentando clima diversificado (tropical úmido, subtropical de altitude, subtropical de inverno seco e clima temperado), devido à sua extensão latitudinal (Ab'Sáber 2003), precipitação que varia de 643 a 3.525 mm/ano e amplitude de temperatura de 11,3°C a 27,9°C (Oliveira-Filho 2017). Esse domínio está no limite de seu processo de fragmentação, mantendo apenas 12,5% dos fragmentos florestais nativos dos 1,3 milhão de km² originais (SOS Mata Atlântica/INPE 2019).

O domínio do Cerrado, outro *hotspot* de biodiversidade (Myers *et al.* 2000), que contempla a maior savana tropical da Terra, apresenta um gradiente fitofisionômico com vegetação xeromorfa que varia de Campo Rupícola a Cerradão, com a presença de Florestas Ribeirinhas (principalmente matas ciliares) e Florestas Estacionais (Oliveira-Filho 2009; 2015; 2017), ocupando cerca de 25% do território brasileiro. Localiza-se na porção central do Brasil, sob clima tropical sazonal (Joly *et al.* 1999; Ab'Sáber 2003; Fiaschi & Pirani 2009; Coutinho 2016), com precipitação entre 696 e 2.443 mm/ano e temperatura anual variando entre 17°C e 27,9°C (Oliveira-Filho 2017). O Cerrado já perdeu 50% de sua área original, tendo como principais ameaças à sua biodiversidade as atividades econômicas, principalmente agricultura e pecuária (WWF Brasil 2019).

A Caatinga, detentora da maior área contínua de SDTFs da América do Sul e na qual se destaca a savana-estépica sob clima quente semiárido, é o único domínio exclusivamente brasileiro (Joly *et al.* 1999; Queiroz 2006). Esse domínio abrange o equivalente a 11% do Brasil (MMA 2019a) e constitui-se principalmente de vegetação espinhosa e decídua, variando de arbusto a arbóreo (Queiroz 2009). Apresenta amplitude de temperatura de 19,6°C a 27,8°C e precipitação anual variando de 372 a 1.664 mm

(Oliveira-Filho 2017), com uma concentração de 50 a 70% da precipitação em três meses consecutivos; contudo, em áreas mais secas a precipitação pode ser inferior a 300 mm/ano (Prado 2003; Araújo *et al.* 2007). Aproximadamente 46% da cobertura vegetal original do domínio da Caatinga já foi removida por processos de desmatamento e queimadas (MMA 2019a).

O Pampa, por sua vez, apresenta clima temperado úmido e quente (Coutinho 2016), com precipitação de 1.174 a 1.818 mm/ano e temperatura anual entre 16,8°C e 20,7°C (Oliveira-Filho 2017). Ocupa cerca de 2% do território brasileiro, sendo constituído principalmente de vegetação de pastagem, no sul do Brasil (IBGE 2004; Roesch *et al.* 2009). Estima-se que mais de 50% da vegetação original do Pampa já tenha sido suprimida (MMA 2019b).

Finalmente, o Chaco corresponde a uma região tropical úmida e tropical de verão chuvoso com florestas decíduas (Walter 1986). A amplitude anual de temperatura desse domínio varia de 23,4°C a 25,1°C, com precipitação anual entre 1.219 e 1.402 mm (Oliveira-Filho 2017). Localiza-se entre o Planalto Central do Brasil e as montanhas da Cordilheira Pré-andina, tendo como limite sul o domínio do Pampa. O Chaco é um complexo de vegetação que está presente no Brasil em uma área restrita nos arredores de Porto Murtinho, no extremo sudoeste do estado de Mato Grosso do Sul (Prado 1993; Prado & Gibbs 1993). O Chaco não é reconhecido oficialmente como um domínio fitogeográfico brasileiro e, por isso, não dispõe de políticas públicas para conservação de sua vegetação. Atualmente, restam apenas 13% da vegetação original desse domínio no Brasil (ECOIA 2019).

Esses domínios fitogeográficos são organizados com uma diversificada flora arbórea e variados tipos vegetacionais associados a enorme diversidade climática, edáfica e geomórfica (Rizzini 1997; Joly *et al.* 1999; Giulletti *et al.* 2009) do Brasil. A

heterogeneidade de variáveis ambientais e ecológicas na estrutura de uma comunidade vegetal faz com que as plantas sejam distribuídas ao longo de gradientes e em mosaicos de vegetação (Fávero *et al.* 2015). A preferência pelo habitat e a distribuição geográfica variam amplamente entre as espécies (Ricklefs 2002) e essa distribuição não aleatória resulta em uma tendência de concentração da biodiversidade em áreas específicas, permitindo a coexistência de espécies (Schoener 1974; Tilman 1982; McPeck & Miller 1996). Da mesma forma, diferentes espécies não têm a mesma frequência de ocorrência (Gaston 2000). O padrão mais comum é que poucas espécies sejam frequentes, outras sejam comuns e a maioria, rara (Magurran 2004), com a dominância numérica de poucas espécies sendo uma das características gerais da ecologia (McGill *et al.* 2007; Ter Steege *et al.* 2013). Estudos mostraram que a riqueza de espécies está relacionada a vários fatores ambientais, como, por exemplo, temperatura, precipitação e nutrientes do solo (Huston 1980; Gentry 1982; Huang 1994; Oliveira-Filho & Fontes 2000; Zhao *et al.* 2005; Brasil *et al.* 2019). A distribuição de espécies vegetais também pode ser fortemente impactada pelas mudanças climáticas e perda de habitat, descritas como as principais ameaças à biodiversidade terrestre (Brooks *et al.* 2002; Bellard *et al.* 2012).

Investigar a distribuição da diversidade arbórea em um contexto fitogeográfico permite avaliar padrões florísticos, facilitando o desenvolvimento de estudos ecológicos (Brito *et al.* 2007; Freitas & Magalhães 2012) que contribuam substancialmente para a adoção de estratégias de manejo e conservação da biodiversidade (Peixoto & Gentry 1990; Lima *et al.* 2006; Oliveira-Filho *et al.* 2008). Essas estratégias são necessárias principalmente devido à extensa alteração e deterioração ambiental causada pelo uso insustentável de recursos pelo homem (por exemplo, desmatamento na Amazônia, desertificação na Caatinga, agricultura e pecuária no Cerrado, pecuária no Pampa e Chaco e expansão urbana na Mata Atlântica). Com efeito, o conhecimento da distribuição da

vegetação arbórea é essencial para o estabelecimento de atualizações nas divisões fitogeográficas (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Eisenlohr & Oliveira-Filho 2015a).

Estudos florísticos representam um passo importante no conhecimento de um ambiente natural por fornecer dados básicos, como composição, distribuição, identificação de espécies coocorrentes e indicadoras (raras ou comuns), contribuindo para a proteção e a recuperação dos variados tipos de vegetação (Freitas & Magalhães 2012). Nesse contexto, o uso de táxons arbóreos é interessante devido ao grande número de dados disponíveis para este componente na literatura e em repositórios *on-line* (Eisenlohr & Oliveira-Filho 2015b). Um dos principais desafios para os tomadores de decisão na conservação da biodiversidade é o estabelecimento de prioridades nacionais, regionais e locais, que são essenciais para que decisões políticas sejam transformadas em ações concretas (MMA 2007). Assim, quantificar e delimitar áreas de alta biodiversidade torna-se relevante para identificar possíveis vieses amostrais, reconhecer padrões de distribuição e dar suporte à propostas de novas áreas de conservação (Oliveira *et al.* 2019).

Neste estudo, aproveitamos um rico banco de dados florísticos, o *NeoTropTree*, que fornece listas de espécies arbóreas, com informações sobre áreas de registro de ocorrência e tipos de vegetação (Eisenlohr & Oliveira-Filho 2015b; Oliveira-Filho 2017). Comparamos a variação florística entre os seis domínios fitogeográficos brasileiros, investigamos como a vegetação arbórea varia no Brasil, identificamos áreas de riqueza para espécies, gêneros e famílias, e discutimos questões florísticas e biogeográficas. Realizamos as análises para o Brasil como um todo e, em um segundo momento, separadamente para cada domínio fitogeográfico.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O território brasileiro possui uma área total de 8.515.767 km², ocupando a maior parte da América do Sul em uma região de zonas tropicais e subtropicais (Coutinho 2016). O Brasil apresenta grande diversidade de climas (equatorial quente-úmido, tropical, tropical semiárido e temperado quente-úmido; Coutinho 2016), o que contribui para a ocorrência de variados tipos de vegetação como Florestas Pluviais, Florestas Estacionais Sempreverde, Semidecíduas e Decíduas, Savanas Tropicais e Savanas Semiáridas, entre outros (IBGE 2004).

Para este trabalho, utilizamos a circunscrição de domínios fitogeográficos proposta por Oliveira-Filho (2017): Amazônia (Amz), Mata Atlântica (Atl), Cerrado (Cer), Caatinga (Caa), Pampa (Pam) e Chaco (Cha) (Figura 1).

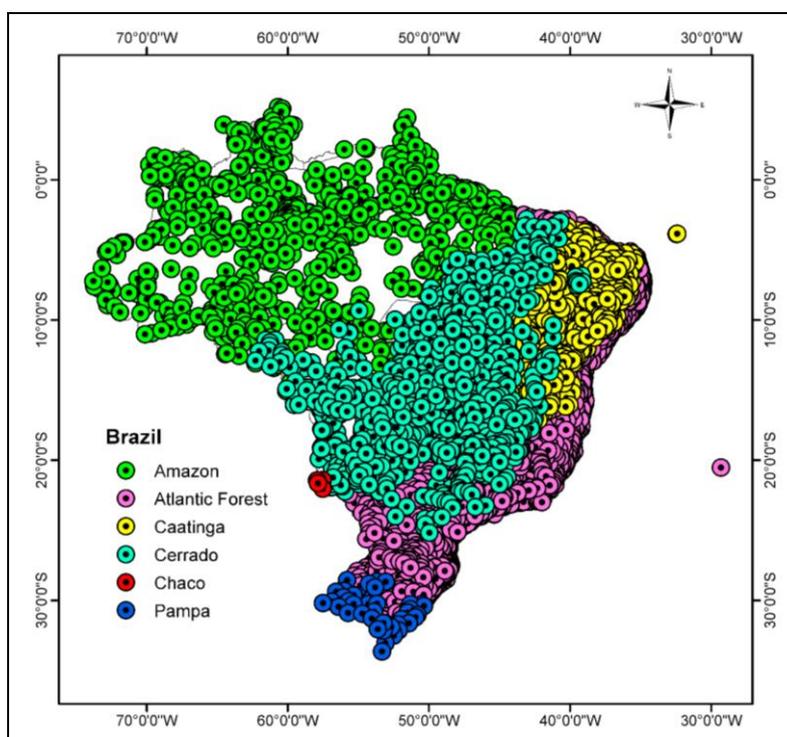


Figura 1. Território brasileiro e seus domínios fitogeográficos de acordo com o Sistema Fitogeográfico de Classificação proposto por Oliveira-Filho (2017): Domínios da Amazônia (Amazon), da Mata Atlântica (Atlantic Forest), da Caatinga, do Cerrado, do Pampa e do Chaco. Os círculos representam os sítios do *NeoTropTree*.

2.2. Banco de dados e registros de ocorrência

Trabalhamos com táxons arbóreos do Brasil, aqui definidos como plantas não-apoiantes que alcançam pelo menos 3 m de altura (Eisenlohr & Oliveira-Filho 2015b). O banco de dados que utilizamos (*NeoTropTree* - *NTT*; Oliveira-Filho 2017) constitui-se, no Brasil, de 3.959 sítios, 9.108 espécies arbóreas e 698.490 registros de ocorrência distribuídos entre os domínios fitogeográficos brasileiros (Tabela 1) e 21 tipos de vegetação (Figura 2) agrupados de acordo com o regime climático e o regime de renovação foliar, baseado no Sistema de Classificação Fisionômico-Ecológico Neotropical proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015; Material Suplementar 1), sendo as famílias, no *NTT*, agrupadas conforme o APG III (2009).

Tabela 1. Constituição do banco de dados dos domínios fitogeográficos brasileiros de acordo com o *NeoTropTree* (*NTT*).

Domínios/Brasil	Nº de Sítios	Nº de Registros de Ocorrência de Táxons Arbóreos
Amazônia	835	181.994
Caatinga	447	43.105
Chaco	6	557
Cerrado	1.115	139.421
Mata Atlântica	1.514	330.225
Pampa	42	3.188
Total	3.959	698.490

O *NTT* é um banco de dados *on-line* com amplo escopo geográfico, contendo informações florísticas (lista de espécies) obtidas de publicações e dados de herbário que passam por um rigoroso processo de "limpeza", como a padronização nomenclatural realizada através da interação constante com especialistas, eliminação de ocorrências duvidosas e checagem de localização com auxílio do *Google Earth*, *Google Maps* e *ArcGis*, antes de serem incorporados e armazenados (Eisenlohr & Oliveira-Filho 2015b; Neves *et al.* 2017). Anteriormente denominado *TreeAtlas*, o *NTT* tem sido continuamente

impulsionado por novos registros, alcançando recentemente o máximo de informações, permanecendo como fonte de dados para estudos envolvendo biogeografia, biodiversidade, endemismo e processos ecológicos, entre outros (Eisenlohr & Oliveira-Filho 2015b; Oliveira-Filho 2017).

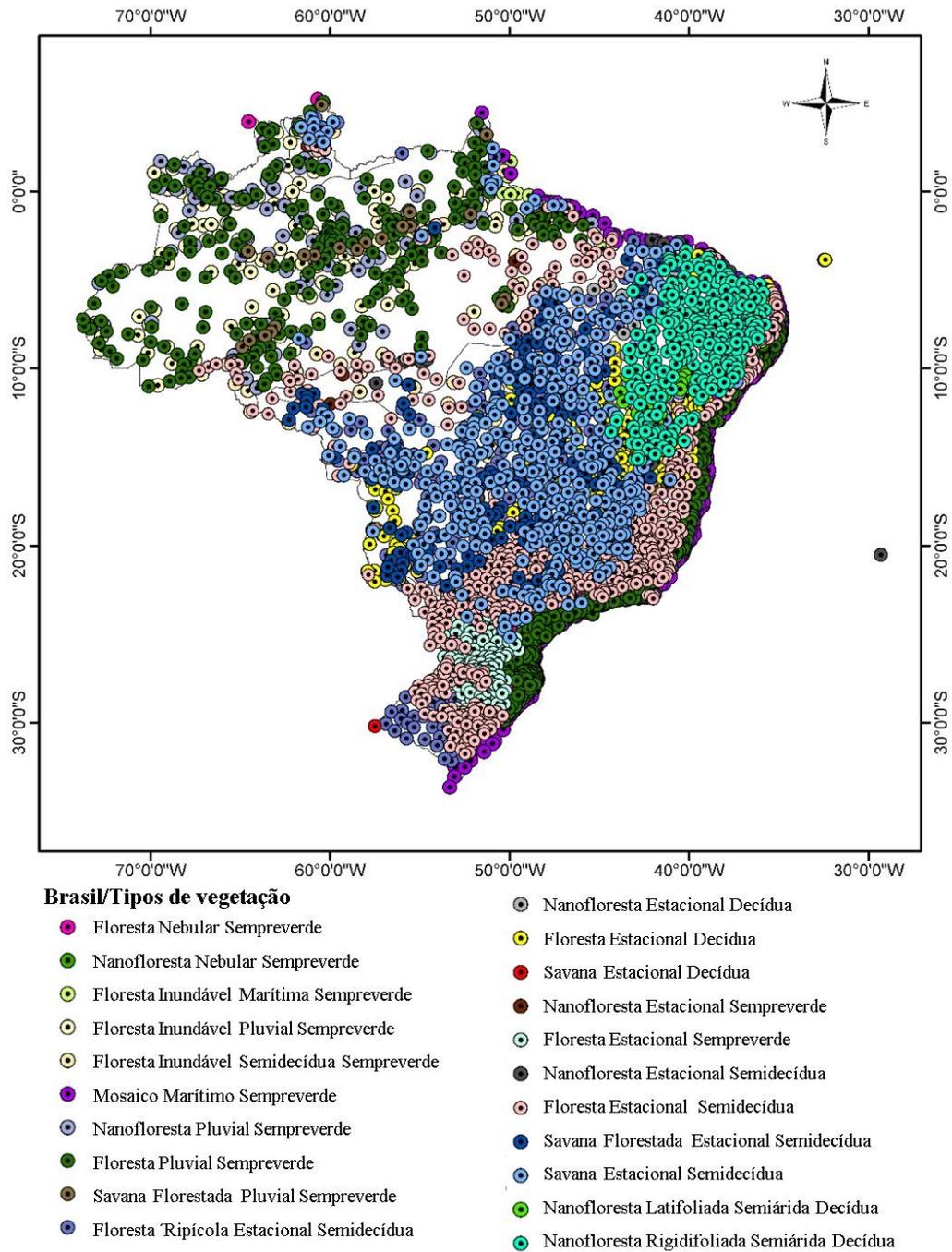


Figura 2. Território brasileiro e suas 21 fitofisionomias definidas com base no Sistema Fitogeográfico de Classificação proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015). Os círculos representam os sítios do *NeoTropTree*.

O *NTT* contém registros de ocorrência de espécies arbóreas organizadas em sítios (unidades amostrais) (Tabela 1) com raio de 5 km. Cada sítio corresponde a um único tipo de vegetação (fitofisionomia), definido de acordo com o sistema de classificação fitogeográfico proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015). Nesse sistema de classificação, o tipo de vegetação consiste de uma sequência de palavras contendo um ‘nome’ (substantivo) e cinco ‘atributos’ (adjetivos): A1, A2, A3, A4 e A5. O nome é derivado de cinco grandes grupos vegetacionais (florestal, arbustivo, savânico, campestre e desértico) e os atributos correspondem a um tipo de fitofisionomia (A3: regime de renovação foliar) e a quatro atributos ecológicos (A1: domínio térmico; A2: regime climático; A4: faixa altitudinal geomorfológica; e A5: caráter azonal do substrato). Esse sistema de classificação é flexível e permite que atributos de menor relevância no contexto do usuário possam ser descartados na nomenclatura final, sem prejuízo de entendimento, reduzindo o número de tipos de vegetação. Detalhes sobre o *NTT* podem ser encontrados em Eisenlohr & Oliveira-Filho (2015b) e Oliveira-Filho (2017).

2.3. Análise de dados

Para examinar os padrões florísticos, preparamos três tipos de matrizes: matrizes com lista dos táxons arbóreos; matrizes de registros de ocorrência com táxons arbóreos dispostos nas linhas e as coordenadas geográficas (longitude e latitude) dispostas nas colunas; e matrizes para análise numérica com sítios descritos nas linhas, espécies nas colunas e dados binários de presença-ausência nas células. Tais matrizes foram preparadas para o Brasil como um todo, para cada domínio e para cada fitofisionomia.

Em seguida, aplicamos métodos de rarefação e extrapolação baseados na série *Hill* para comparar a riqueza de espécies entre os domínios fitogeográficos e os tipos de vegetação. Usamos o pacote *iNEXT* (Hsieh *et al.* 2019) em ambiente R (R Core Team

2019), que calcula intervalos de confiança de 95% pelo método *bootstrap* (999 randomizações) na diversidade de amostras rarefeitas/extrapoladas, facilitando a comparação da diversidade entre várias comunidades. Rarefação e extrapolação baseadas em tamanho de amostra para riqueza de espécies foram desenvolvidas por Colwell *et al.* (2012) e as metodologias correspondentes foram desenvolvidas por Chao & Jost (2012). Chao *et al.* (2014), por sua vez, expandiram o trabalho anterior para riqueza de espécies baseados na série *Hill*.

Para delimitar áreas de sobreposição de espécies (aqui definidas como áreas de riqueza), utilizamos o método de Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE), que se baseia na quantificação da coocorrência de espécies, ponderada pela distância geográfica entre pontos de registros de distribuição (detalhes em Oliveira *et al.* 2015). Esse método estima um ponto central (centroide) entre os pontos de ocorrência de cada espécie e define uma área circular que corresponderá à estimativa de distribuição da espécie. A área circular estimada consiste em uma área de raio produzida a partir da distância entre o centroide gerado e o ponto mais distante de ocorrência da espécie analisada. Esse raio de distribuição da espécie permite quantificar a sobreposição de áreas geográficas de distribuição entre espécies. O grau de sobreposição é medido de acordo com uma função gaussiana em torno do centroide de cada espécie. A densidade de espécies em cada área de sobreposição é convertida em curvas interpoladas usando a função da interpolação de *Kernel*. No final, as curvas interpoladas são rasterizadas e exibidas nos mapas (ver detalhes e ferramentas em Oliveira *et al.* 2015).

Realizamos o método GIE utilizando todo o banco de dados *NTT* circunscrito para o Brasil e avaliamos o país como um todo e seus domínios fitogeográficos separadamente. Para as análises em nível de espécies, estabelecemos classes de categorias de distância em que o primeiro grupo correspondia ao intervalo de 0 a 49 km de distribuição (englobando

as espécies de ocorrência única e as espécies com baixa distribuição) e, a partir da quantidade de registros de ocorrências das espécies constituintes dessa primeira classe, estabelecemos as próximas com aproximadamente o mesmo número de registros de ocorrências em cada grupo. Na análise GIE, a definição da quantidade de classes de distância não influencia o método, mas o número de registros dentro de cada classe pode influenciar a sobreposição resultante (Oliveira *et al.* 2015). Já para os níveis taxonômicos gênero e família que apresentaram, para o *NTT*, raros casos de registros únicos ou distribuição restrita, definimos os grupos de classes de distância dividindo o total de registros de ocorrências de gêneros ou famílias, do Brasil e de seus domínios por cinco, mantendo quando possível a mesma quantidade de registros em cada classe, padronizando a metodologia. Para montar o consenso das categorias de tamanho de intervalos de distância utilizamos o *default* do método, que soma as classes predefinidas e confere maior peso para os grupos com maior número de registros de ocorrências. Para realizar esses procedimentos, calculamos a área estimada de distribuição de cada espécie e traçamos as curvas interpoladas em mapas usando o programa QGIS (QGIS Development Team 2015; <http://www.qgis.org/en/site/>). As cores mais escuras (tendendo ao azul marinho) nos mapas correspondem às áreas de maior riqueza, ou seja, áreas onde existe maior coocorrência de espécies, gêneros ou famílias. Considerando que a área estimada de possível distribuição de cada táxon corresponde a uma área circular gerada pelo valor do raio em torno do centroide até o registro de ocorrência mais distante da classe de distância, a área de riqueza de um domínio pode exceder o limite de outro.

3. RESULTADOS

Encontramos 9.108 espécies arbóreas, 1.011 gêneros e 143 famílias distribuídas entre os seis domínios fitogeográficos do Brasil. As análises de extrapolação estimaram 9.446 espécies arbóreas para o Brasil, com um valor mínimo de 9.381 e um valor máximo de 9.525 espécies arbóreas (Tabela 2). Para gêneros e famílias, a quantidade pode chegar a 1.116 e 157, respectivamente (Material Suplementar 2 e 3). Entre as 9.108 espécies de árvores observadas no Brasil, 66,39% (6.047) são endêmicas de apenas um dos domínios brasileiros (Figura 3). Os domínios predominantemente florestais (Amazônia e Mata Atlântica) apresentaram as maiores riquezas de espécies, gêneros e famílias e o maior número de táxons exclusivos (Figura 3). As curvas de riqueza obtidas para espécies, gêneros e famílias mostraram que a Amazônia foi o domínio de maior riqueza do Brasil, seguido pela Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga (Figura 4A-C). Os domínios do Chaco e do Pampa apresentaram as menores riquezas em número de espécies, gêneros e famílias (Figura 4A-C).

Tabela 2. Riqueza de espécies de árvores no Brasil e seus domínios fitogeográficos: valores observados e extrapolados (Intervalo de confiança de 95%).

Região	Riqueza de espécies observada	Riqueza de espécies estimada ± Desvio padrão	Limite de confiança inferior	Limite de confiança superior
Brasil	9.108	9.446,04 ± 36,45	9.381,81	9.525,33
Amazônia	5.482	5.760,79 ± 33,85	5.701,94	5.835,38
Mata Atlântica	4.263	4.429,26 ± 25,96	4.385,65	4.488,37
Cerrado	2.753	3.220,29 ± 55,30	3.123,85	3.341,81
Caatinga	1.077	1.174,24 ± 21,41	1.140,49	1.225,94
Pampa	322	363,44 ± 14,13	343,63	401,39
Chaco	317	497,41 ± 36,71	438,57	584,74

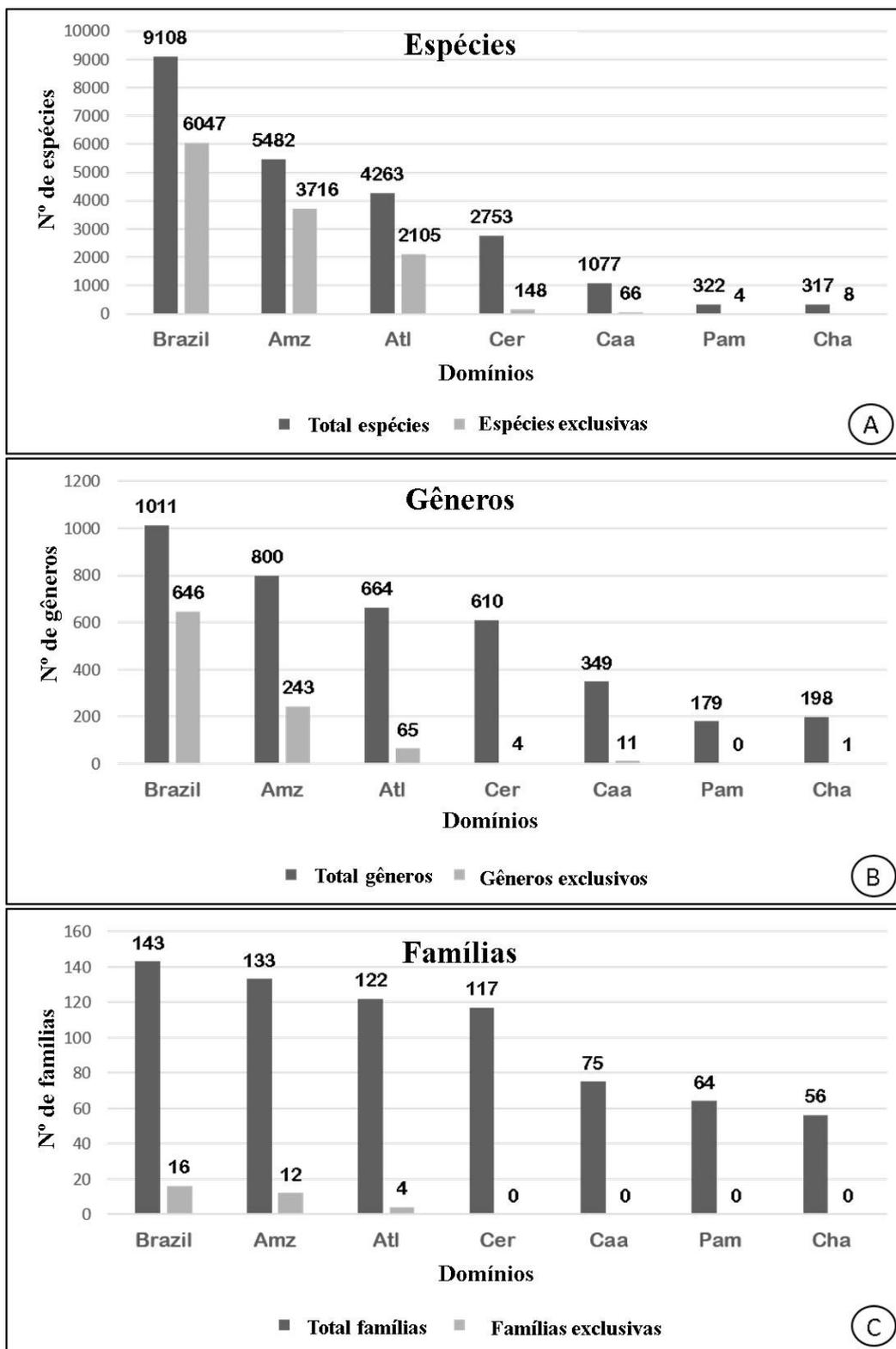


Figura 3. Total de táxons arbóreos e total de táxons exclusivos no Brasil (Brazil) e em seus domínios fitogeográficos. A) Espécies; B) Gêneros; e C) Famílias. (Amz) Amazônia, (Atl) Mata Atlântica, (Cer) Cerrado, (Caa) Caatinga, (Pam) Pampa e (Cha) Chaco.

As fitofisionomias Floresta Pluvial Sempreverde, Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Ripícola Estacional Semidecídua e Floresta Nebular Sempreverde representam os tipos de vegetação com a maior riqueza de espécies arbóreas, gêneros e famílias no Brasil (Figura 4D; Tabela 3). Encontramos na Floresta Pluvial Sempreverde 72,48% (6.602) das 9.108 espécies arbóreas, 85,16% (861) dos 1.011 gêneros e 93,01% (133) das 143 famílias ocorrentes no Brasil; na Floresta Estacional Semidecídua, identificamos 55,95% (5.096), 77,64% (785) e 90,20% (129) das espécies arbóreas, gêneros e famílias, respectivamente, seguidos da Floresta Ripícola, com 27,85% (2.537), 59,35% (600) e 83,22% (119) (Tabela 3).

Tabela 3. Tipos de vegetação (fitofisionomias) do Brasil e suas riquezas de espécies, gêneros e famílias. As siglas identificam a vegetação da figura 4D.

Ord	Tipos de vegetação	Espécies	Gêneros	Famílias
1	Floresta Pluvial Sempreverde (RaEF)	6.602 (72,48%)	861(85,16%)	133 (93,01%)
2	Floresta Estacional Semidecídua (SSF)	5.096 (55,95%)	785 (77,64%)	129 (90,21%)
3	Floresta Ripícola Estacional Semidecídua (RiSSF)	2.537 (27,85%)	600 (59,35%)	119 (83,22%)
4	Floresta Nebular Sempreverde (CEF)	2.147 (23,57%)	469 (46,39%)	116 (81,12%)
5	Floresta Estacional Decídua (SDF)	1.339 (14,70%)	422 (41,74%)	84 (58,74%)
6	Nanofloresta Estacional Semidecídua (SSDf)	1.333 (14,63%)	415 (41,05%)	105 (73,43%)
7	Nanofloresta Nebular Sempreverde (CEDf)	1.327 (14,57%)	330 (32,64%)	95 (66,43%)
8	Savana Estacional Semidecídua (SSPSa)	1.279 (14,04%)	354 (35,01%)	94 (65,73%)
9	Mosaico Marítimo Sempreverde (MEM)	1.241 (13,62%)	397 (39,27%)	101 (70,63%)
10	Nanofloresta Estacional Sempreverde (SEDf)	1.189 (13,05%)	342 (33,83%)	99 (69,23%)
11	Floresta Inundável Pluvial Sempreverde (FpRaEF)	1.169 (12,83%)	343 (33,92%)	79 (55,24%)
12	Nanofloresta Pluvial Sempreverde (RaEDf)	1.071 (11,76%)	376 (37,19%)	92 (64,33%)
13	Savana Florestada Estacional Semidecídua (SSFdSa)	839 (9,21%)	303 (29,97%)	80 (55,94%)
14	Floresta Estacional Sempreverde (SEF)	791 (8,68%)	288 (28,49%)	91 (63,64%)
15	Floresta Inundável Estacional Sempreverde (FpSEF)	716 (7,86%)	266 (26,31%)	75 (52,45%)
16	Nanofloresta Rigidifoliada Semiárida Decídua (SeDStDf)	613 (6,73%)	252 (24,92%)	59 (41,26%)
17	Nanofloresta Estacional Decídua (SDDf)	552 (6,06%)	246 (24,33%)	72 (50,35%)
18	Nanofloresta Latifoliada Semiárida Decídua (SeDBDf)	467 (5,13%)	216 (21,36%)	55 (38,46%)
19	Savana Florestada Pluvial Sempreverde (RaEFdSa)	463 (5,08%)	245 (24,23%)	83 (58,04%)
20	Floresta Inundável Marítima Sempreverde (FpMEF)	158 (1,73%)	107 (10,58%)	40 (27,97%)
21	Savana Estacional Decídua (SDPSa)	33 (0,36%)	29 (2,87%)	18 (12,59%)
Total		9.108 (100%)	1.011 (100%)	143 (100%)

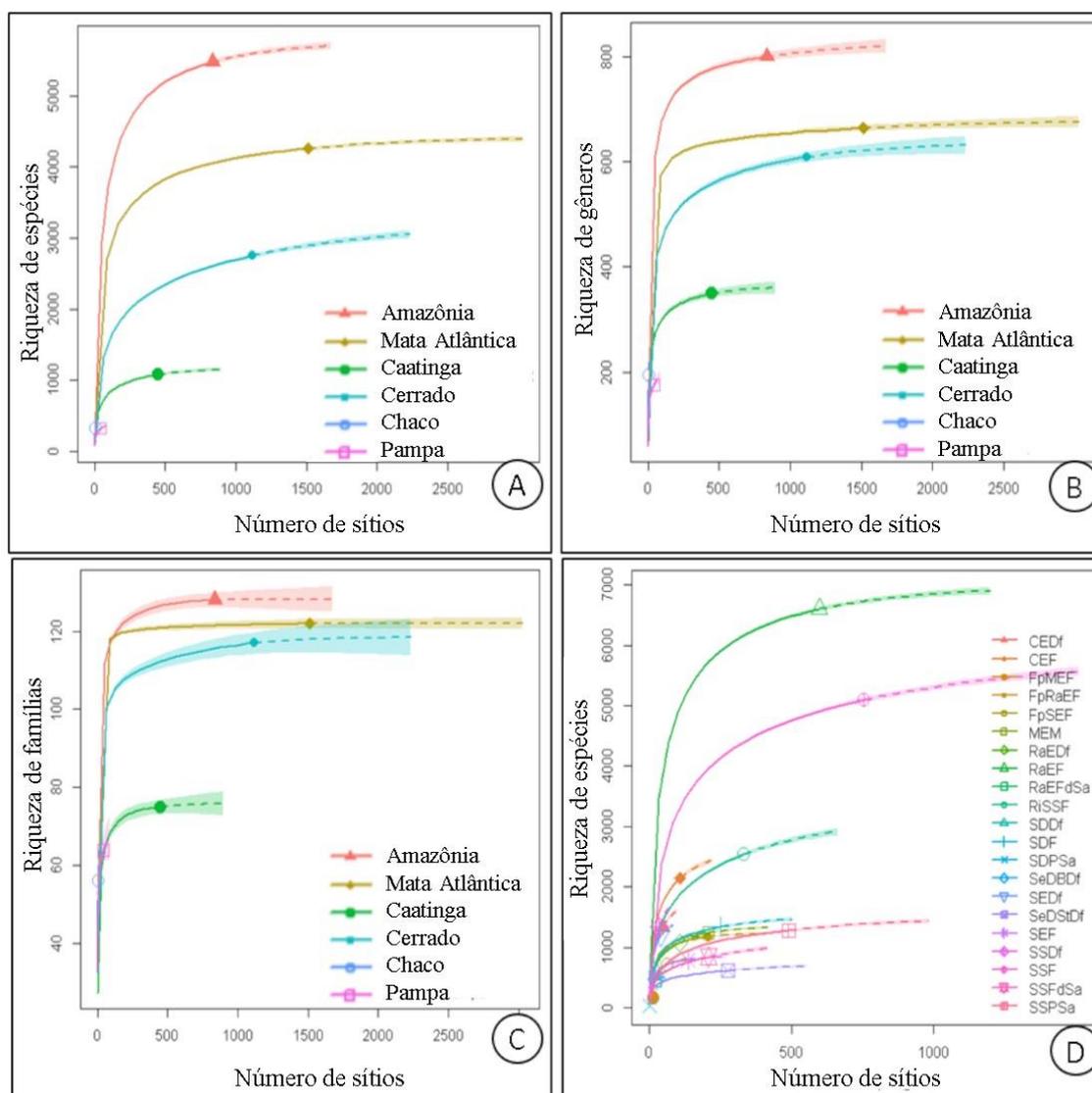


Figura 4. Curvas de rarefação (linhas contínuas) e extrapolação (linhas tracejadas) com 95% de intervalo de confiança para os números de *Hill*, representando o número de espécies, gêneros e famílias arbóreas dos domínios fitogeográficos brasileiros e das fitofisionomias do Brasil. A) Riqueza de espécies dos domínios fitogeográficos brasileiros; B) Riqueza de gêneros dos domínios fitogeográficos brasileiros; C) Riqueza de famílias dos domínios fitogeográficos brasileiros; e D) Riqueza de espécies dos 21 tipos de fitofisionomias do Brasil. Os intervalos de confiança de 95% (área sombreada colorida que acompanha as linhas) foram obtidos através do método *Bootstrap* (999 randomizações). Dados observados são indicados pelos pontos sólidos coloridos. As siglas das fitofisionomias da figura 4D estão descritas na tabela 3.

No Brasil, Fabaceae foi a família com maior número de registros de ocorrências (110.443 ou 15,81% dos 698.490 registros de ocorrência, Figura 5A) e com maior riqueza de espécies (1.312 ou 14,40% das 9.108 espécies arbóreas do Brasil, Figura 4E) e gêneros (145 ou 14,34% dos 1.011 gêneros, Figura 5F); o gênero *Eugenia* (Myrtaceae) foi o mais frequente (19.085 ou 2,73% do total de ocorrências, Figura 5B) e também o mais rico em número de espécies arbóreas (325 ou 3,56% do total, Figura 5D). *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae) foi a espécie com maior ocorrência no Brasil (Figura 5C), apresentando registros de ocorrência em todos os domínios fitogeográficos brasileiros. No total, os dez gêneros mais frequentes do Brasil atingiram mais de 15% da frequência total desse nível taxonômico (Figura 5C). Esse padrão também ocorreu em todos os domínios (Material Suplementar 4-9), com destaque para a Caatinga (26,38%, Material Suplementar 7B) e o Pampa (25,65%, Material Suplementar 8B), em que os dez gêneros mais ocorrentes representaram mais de um quarto do total de gêneros desses domínios. Quanto às famílias, as dez listadas com maior ocorrência somaram mais de 50% do total de registros de ocorrências das famílias no Brasil e em cada domínio, com destaque para a Caatinga, em que as dez famílias mais frequentes representaram 70% dos registros de ocorrência (Material Suplementar 7A), indicando a dominância de poucas famílias na flora arbórea da Caatinga. Por sua vez, as dez famílias mais ricas contemplaram 47,67% dos gêneros e 55,54% das espécies arbóreas (Figura 5E e 5F), resultados similares aos percentuais encontrados para cada domínio separadamente (Material Suplementar 4-9E e F).

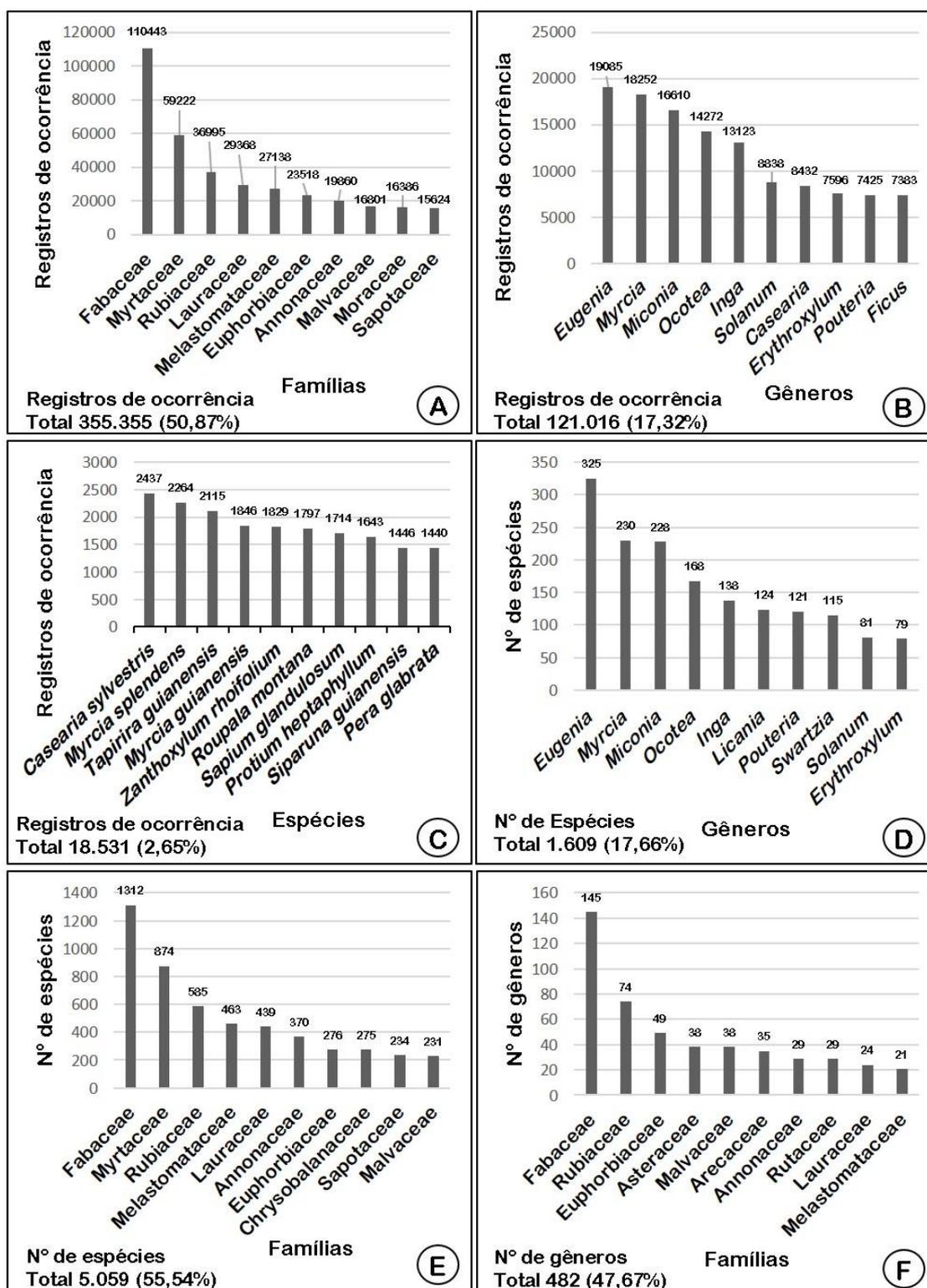


Figura 5. Dados florísticos do Brasil obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.

Identificamos mais de 200 áreas de riqueza de espécies no Brasil, delimitadas no mapa com as cores mais escuras, tendendo ao azul marinho (Figura 6A). A maioria dessas áreas de alta sobreposição de espécies concentra-se nos domínios Atlântico e da Amazônia. Na Mata Atlântica, grandes regiões foram delimitadas nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Minas Gerais e Bahia, seguindo a região litorânea. Por outro lado, também na região litorânea, entre os estados do Paraná e São Paulo e entre Espírito Santo e Bahia não identificamos áreas de riqueza de espécies arbóreas. Na Amazônia, áreas de alta coocorrência de espécies foram encontradas nos estados do Amazonas, Roraima, Acre, Amapá e Pará. As regiões Sul, Centro-Oeste e Nordeste do Brasil apresentaram poucas áreas de riqueza de espécies (Figura 6A). Para gêneros, identificamos grandes áreas de riqueza na região central do território brasileiro, formando um corredor que se estendeu do estado do Amazonas, em torno de sua capital Manaus, ocupando todo o estado de Goiás, atingindo uma área de riqueza de gêneros em São Paulo (Figura 7A). As áreas de riqueza de famílias se concentraram em um grande bloco nos estados de Goiás, Minas Gerais e São Paulo (Figura 8A). No Brasil, a maioria das famílias e gêneros apresentou distribuição circular acima de 1.000 km de distância (ou seja, a maioria dos gêneros e famílias tinha uma distribuição circular de mais de 1.000 km entre o centroide e o ponto mais distante), representando 87,41% (125) do total de famílias e 73,29% (741) do total de gêneros. Quanto à distribuição geográfica das espécies arbóreas, 14,25% (1.298) se distribuíram circularmente até 99 km, 47,57% (4.333) se distribuíram entre 100 e 999 km e 38,17% (3.477) apresentaram dispersão acima de 1.000 km de distância.

Domínio da Amazônia

A Amazônia suporta 60,18% (5.482) da riqueza de espécies arbóreas do Brasil, 79,12% (800) dos gêneros e 89,51% (128) das famílias (Figura 3). A análise de

extrapolação estimou um máximo de 5.835 espécies, 871 gêneros e 132 famílias para este domínio (Tabela 2; Material Suplementar 2 e 3). A região amazônica apresentou um grande número de espécies e gêneros exclusivos, correspondendo a 67,78% (3.716) do seu total de espécies arbóreas e 30,37% (243) de seus gêneros (Figura 3). A Floresta Pluvial Sempreverde foi a fitofisionomia mais rica da Amazônia (3.977 espécies arbóreas, com uma extrapolação máxima de 4.251 espécies), seguida pela Floresta Estacional Semidecídua (2.659 espécies, com um máximo de 3.149 espécies arbóreas na análise de extrapolação) (Material Suplementar 10 e 11A).

Quanto aos táxons arbóreos de maior ocorrência na Amazônia, a família Fabaceae (16,51%), o gênero *Inga* (Fabaceae; 3,07%) e a espécie *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae) foram os mais frequentes (Material Suplementar 4A-C). A família Fabaceae também foi a mais rica em gêneros (113 ou 14,12% do total de gêneros deste domínio) e em número de espécies arbóreas (791 ou 14,42% do total de espécies deste domínio). Entre os gêneros, *Miconia* (Melastomataceae; 145 espécies arbóreas ou 2,64% das 5.482 espécies arbóreas encontradas na Amazônia) apresentou a maior riqueza de espécies arbóreas (Material Suplementar 4D-F).

Para a Amazônia, observamos aproximadamente 150 áreas de riqueza de espécies arbóreas, distribuídas ao longo do domínio (Figura 6B). As maiores áreas de riqueza identificadas localizam-se nos estados do Amazonas e Roraima. As regiões sul e nordeste do domínio amazônico apresentaram poucas áreas de alta sobreposição de espécies e, conseqüentemente, baixo número de áreas de riqueza. As áreas de riqueza de gêneros (Figura 7B) e famílias (Figura 8B) ficaram concentradas no estado do Amazonas, em uma grande região ao redor de Manaus. A maioria das famílias e gêneros arbóreos da Amazônia apresentou distribuição acima de 1.000 km de distância, respectivamente, 112 (87,50%) e 570 (71,25%). Estes números representam a proporção de todas as famílias e gêneros que

ocorrem na Amazônia e têm distribuição circular acima de 1000 km do centroide até o ponto mais distante. Para as espécies arbóreas, identificamos que 2.270 (41,57%) estavam circularmente distribuídas entre 100 a 999 km e 2.402 (43,81%) apresentaram distribuição circular acima de 1.000 km de distância.

Domínio da Mata Atlântica

A Mata Atlântica contemplou 46,80% (4.263) das 9.108 espécies arbóreas, 65,67% (664) dos 1.011 gêneros e 85,31% (122) das 143 famílias que ocorrem no Brasil. Entre os táxons que são únicos nesse domínio, registramos 2.105 (49,37% das 4.263) espécies, 65 (9,78% dos 664) gêneros e cinco (4,09% das 122) famílias (Figura 3). As curvas de extrapolação previram um máximo de 4.488 espécies arbóreas para a Mata Atlântica (Tabela 2), indicando as Florestas Pluvial Sempreverde (3.217 espécies arbóreas, com extrapolação máxima de 3.499 espécies arbóreas), Estacional Semidecídua (3.080 espécies arbóreas, com extrapolação máxima de 3.576 espécies) e Nebular Sempreverde (1.888 espécies arbóreas, com extrapolação máxima de 2.308 espécies de árvores) como as fitofisionomias mais ricas nesse domínio (Material Suplementar 10 e 11B).

Os táxons mais abundantes foram Myrtaceae (12,35%), *Eugenia* (3,75%) e *Casearia sylvestris* Sw. (Material Suplementar 5A-C). Quanto à riqueza, Fabaceae foi a família com maior número de gêneros (96; 14,45% do total de gêneros da Mata Atlântica); Myrtaceae (659; 15,45% das 4.263 espécies) e *Eugenia* (233; 5,46% do total de espécies deste domínio) foram os táxons com maior número de espécies na Mata Atlântica (Material Suplementar 5D-F).

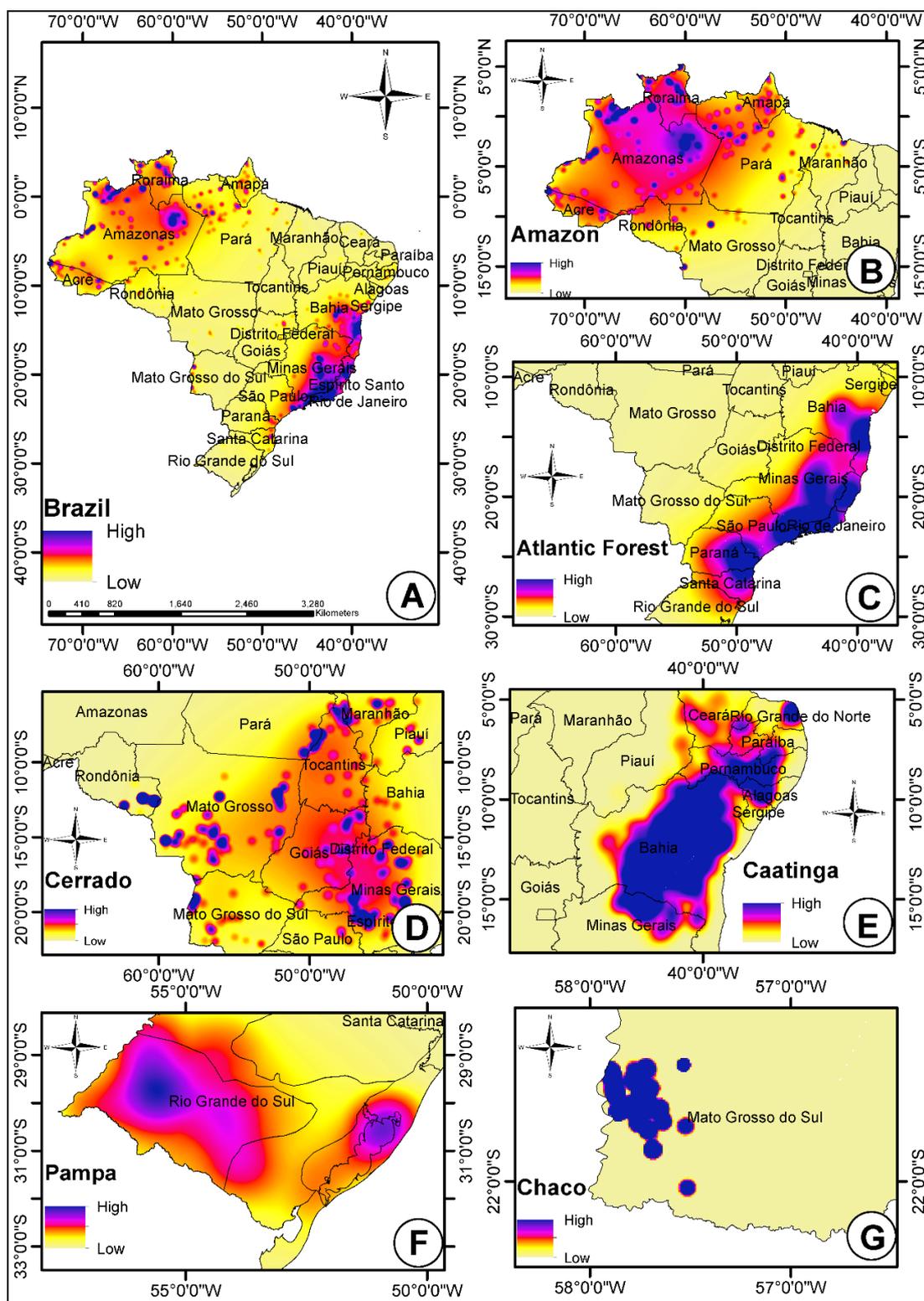


Figura 6. Áreas de riqueza de espécies arbóreas no Brasil identificadas usando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). Regiões mais escuras indicam as áreas de maior sobreposição de espécies. A) Brasil; B) domínio da Amazônia; C) domínio da Mata Atlântica; D) domínio do Cerrado; E) domínio da Caatinga; F) domínio do Pampa; e G) domínio do Chaco.

As áreas de riqueza de espécies arbóreas do domínio atlântico se distribuíram ao longo da zona costeira, cobrindo quase todo o território dos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, estendendo-se a grande parte dos estados de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Bahia. No litoral do estado de São Paulo, em uma pequena região entre o Rio de Janeiro e o Espírito Santo e entre os estados do Espírito Santo e da Bahia, não identificamos áreas de riqueza de espécies arbóreas (Figura 6C). Na análise para gêneros observamos um grande bloco de riqueza que se estendeu de São Paulo até a Bahia, afastando-se da região litorânea (Figura 7C). Para as famílias, as áreas de riqueza ocuparam principalmente os estados de São Paulo e Minas Gerais (Figura 8C). Na Mata Atlântica, o padrão de distribuição indicou que 2.480 (58,17%) espécies arbóreas se distribuíram entre 100 e 999 km (distribuição circular) e 1.031 (24,18%) espécies entre 1.000 e 2.400 km; entre os gêneros e as famílias a maioria, respectivamente, 414 (62,34%) e 105 (86,06%), se distribuiu circularmente acima de 1.000 km de distância.

Domínio do Cerrado

A riqueza de arbóreas do Cerrado distribuiu-se em 2.753 (30,22%) espécies e 610 (60,33%) gêneros circunscritos em 117 (81,81%) famílias (Figura 3). Para o Cerrado encontramos 148 espécies exclusivas e quatro gêneros específicos (Figura 3). A riqueza extrapolada para o Cerrado pode atingir os valores de 3.342 espécies, 667 gêneros e 129 famílias (Tabela 2). A Floresta Ripícola Estacional Semidecídua (2.127 espécies arbóreas; extrapolação até 2.802 espécies arbóreas) foi a fitofisionomia com maior riqueza arbórea no Cerrado, seguida da Floresta Estacional Semidecídua (com 1.017 espécies arbóreas e extrapolação máxima de 1.466 espécies) e da Floresta Estacional Decídua (833 espécies arbóreas, com uma extrapolação máxima de 1.001 espécies de árvores) (Material Suplementar 10 e 11C).

Entre os táxons mais abundantes, identificamos a família Fabaceae (18,18%), o gênero *Myrcia* (Myrtaceae; 2,85%) e a espécie *Casearia sylvestris* Sw. (Material Suplementar 6A-C). *Miconia* (83 ou 3,01% das 2.753 espécies) foi o gênero com maior riqueza de espécies e Fabaceae a família mais rica em espécies (451 ou 16,38% do total de espécies) e gêneros (100 ou 16,39% dos 610 gêneros) no domínio do Cerrado (Material Suplementar 6D-F).

Delimitamos mais de 120 áreas de sobreposição (áreas de riqueza) de espécies distribuídas por todo o Cerrado (Figura 6D). Encontramos várias áreas de riqueza de espécies localizadas nas regiões de transição entre domínios (Figura 6D). Para gêneros e famílias, a análise da GIE revelou grandes blocos de riqueza concentrados principalmente nos estados de Goiás e Tocantins, com maior área de sobreposição delimitada a nível de gênero (Figuras 7D e 8D). No Cerrado, 698 (25,35%) espécies arbóreas se distribuíram até 99 km de distância, 1.326 (48,16%) espécies apresentaram dispersão circular de 100 a 999 km e 729 (26,48%) espécies se dispersaram circularmente acima de 1.000 km de distância. A maioria das famílias e gêneros arbóreos do Cerrado apresentou distribuição circular acima de 1.000 km, correspondendo a 91 (77,77%) das famílias e 352 (57,70%) dos gêneros.

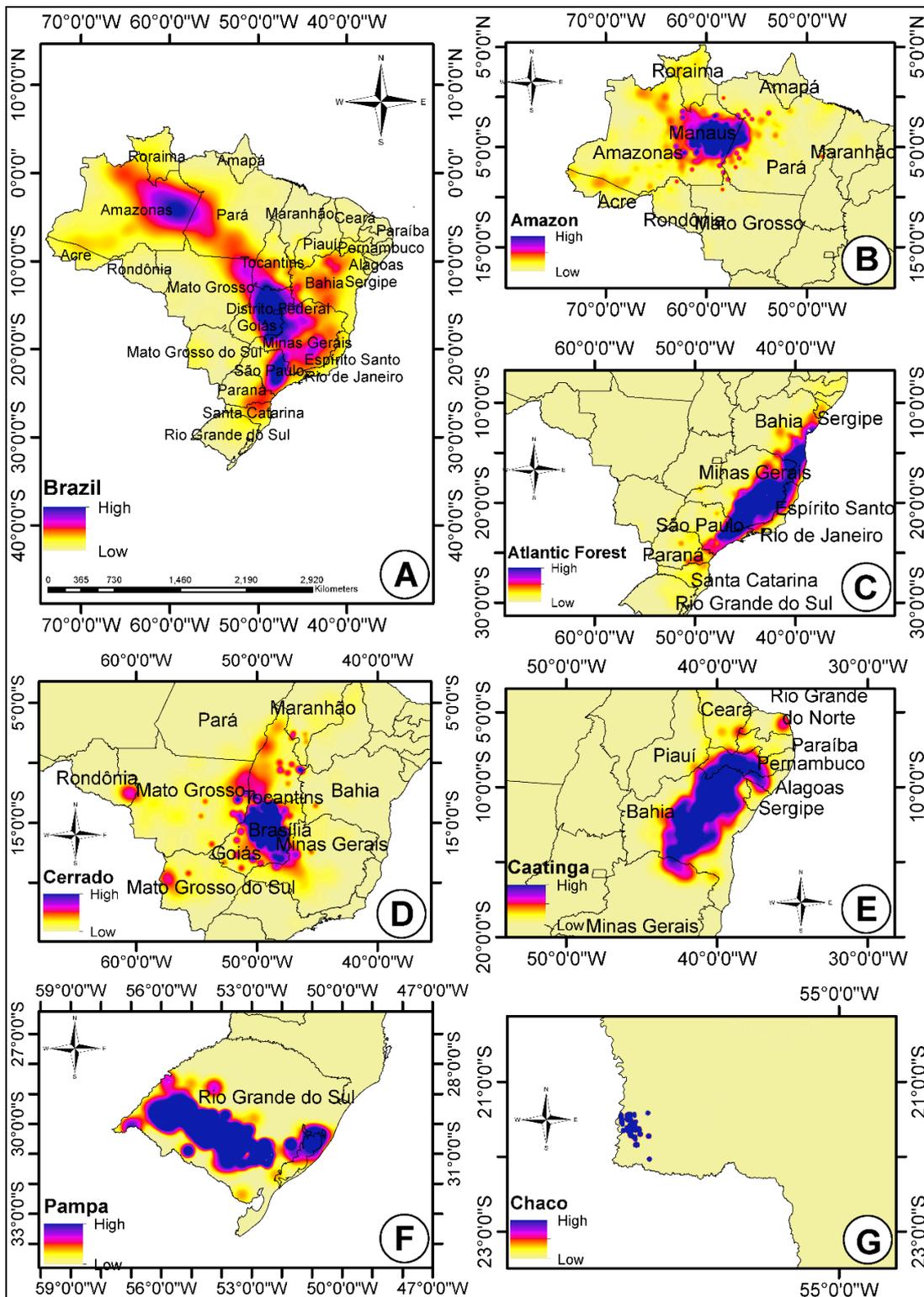


Figura 7. Áreas de riqueza de gêneros arbóreas no Brasil identificadas usando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). Regiões mais escuras indicam as áreas de maior sobreposição de gêneros. A) Brasil; B) domínio da Amazônia; C) domínio da Mata Atlântica; D) domínio do Cerrado; E) domínio da Caatinga; F) domínio do Pampa; e G) domínio do Chaco.

Domínio da Caatinga

A Caatinga apresentou 1.077 (11,82%) espécies arbóreas, das quais 66 são endêmicas. Identificamos 349 (34,52%) gêneros, sendo 11 específicos e 75 (52,44%) famílias, não havendo nenhuma família exclusiva da Caatinga (Figura 3). A análise de extrapolação indicou um valor máximo de riqueza de até 1.226 espécies na Caatinga (Tabela 2). A Floresta Estacional Decídua (Caatinga Arbórea e Floresta Decídua; 949 espécies arbóreas, com uma extrapolação máxima de 1.103 espécies de árvores) foi a mais diversificada desse domínio, seguida da Nanofloresta Rigidifoliada Semiárida Decídua (Caatinga Alcalina, Caatinga Quartzosa e Caatinga Arenícola; com 613 espécies arbóreas e extrapolação máxima de 814 espécies arbóreas) e Nanofloresta Latifoliada Semiárida Decídua (Caatinga Rupícola; 467 espécies arbóreas, com uma extrapolação máxima de 504 espécies arbóreas) (Material Suplementar 10 e 11D).

As dez famílias mais frequentes da Caatinga corresponderam a 70,67% do total de registros de ocorrência das famílias desse domínio. O gênero *Senna* (Fabaceae; 4,09%) e a espécie *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (Apocynaceae) também foram os mais ocorrentes, além da família Fabaceae, que teve o maior número de ocorrências na Caatinga (Material Suplementar 7A-C), sendo também a família mais rica em gêneros (82 ou 23,49% do total de gêneros) e espécies (269 ou 24,97% do total de espécies). O gênero *Eugenia* (34 ou 3,15% do total de espécies) apresentou a maior riqueza de espécies (Material Suplementar 7D-F).

Para a Caatinga, identificamos grandes áreas de riqueza de espécies abrangendo a região norte de Minas Gerais, a maioria dos estados da Bahia, Alagoas e Pernambuco, e áreas de riqueza de menor extensão nos estados do Rio Grande do Norte e Paraíba (Figura 6E). A região norte da Caatinga apresentou um número reduzido de áreas de riqueza de espécies. Para gêneros, uma grande área de riqueza ocorreu principalmente nos estados da

Bahia e Pernambuco (Figura 7E) e, para famílias, as regiões com áreas de riqueza concentraram-se na Bahia, com áreas menores distribuídas no Piauí, no Rio Grande do Norte, em Alagoas, Pernambuco e Minas Gerais (Figura 8E). A maioria dos táxons arbóreos da Caatinga apresentou distribuição circular entre 100 e 999 km de distância, representando 800 espécies (75,28% das 1.077 espécies), 290 gêneros (83,09% do total de 349 gêneros) e 69 famílias (92,00% das 75 famílias da flora arbórea da Caatinga).

Domínio do Pampa

Esse domínio conteve 322 (3,53% das espécies brasileiras) espécies arbóreas (quatro delas exclusivas), 176 gêneros (17,40% do total de gêneros) e 64 famílias (44,75% do total de famílias do Brasil) (Figura 3). A Floresta Ripícola Estacional Semidecídua foi estimada como a fitofisionomia mais diversificada do Pampa, apresentando potencial de abrigar até mais de 369 espécies arbóreas, dado indicado por sua linha ascendente no gráfico de extrapolação (Material Suplementar 10 e 11E).

Os dez gêneros mais frequentes corresponderam a 25,65% dos registros de ocorrência dos gêneros no domínio e as dez famílias mais abundantes atingiram 53,33% do total de ocorrências das famílias (Material Suplementar 8A-C). A espécie *Gymnanthes klotzschiana* Müll. Arg. (Euphorbiaceae), o gênero *Eugenia* (5,17%) e a família Myrtaceae (15,27%) foram os táxons com maior ocorrência no Pampa. Em relação à riqueza, a família Fabaceae foi a mais rica em número de gêneros (23), representando 13,06% dos 176 gêneros e a família Myrtaceae (41 ou 12,73%) e o gênero *Eugenia* (15 ou 4,75%) apresentam as maiores riquezas de espécies arbóreas nesse domínio (Material Suplementar 8D-F).

Para o Pampa, duas áreas foram particularmente ricas em espécies: uma na região sul da Lagoa dos Patos e nas proximidades do Lago Guaíba e da capital Porto Alegre e

outra na região central do Domínio Pampeano (Figura 6F). Para gêneros e famílias, grandes áreas de riqueza foram descritas na região central deste domínio, assim como na região sul da Lagoa dos Patos (Figura 7F e 8F). Das 322 espécies arbóreas do Pampa, 106 (32,92%) distribuíram-se até 99 km de distância e as demais, 216 (67,08%) espécies arbóreas, apresentaram dispersão de 100 a 459 km. Entre os gêneros, oito apresentaram distribuição circular até 99 km e 135 (76,71%) se distribuíram de 100 a 459 km. A maioria das famílias (135 ou 87,50% das 64 famílias do Pampa) apresentou distribuição circular entre 100 e 459 km de distância.

Domínio do Chaco

O Chaco apresentou 317 espécies de árvores, correspondendo a 3,48% das espécies arbóreas brasileiras, distribuídas em 194 gêneros (19,18%) e 56 famílias (39,16%) (Figura 3). Para o Chaco, identificamos oito espécies exclusivas e a presença do gênero *Stetsonia* (Cactaceae), endêmico desse domínio. A Floresta Estacional Decídua, com 233 espécies arbóreas e extrapolação máxima de 388 espécies arbóreas, foi o tipo de vegetação com maior riqueza de espécies de árvores no Chaco (Material Suplementar 10 e 11F).

Entre os táxons mais frequentes, destacaram-se a família Fabaceae (21,72%), o gênero *Aspidosperma* (Apocynaceae; 3,77%) e a espécie *Libidibia paraguariensis* (D. Parodi) G.P.Lewis (Fabaceae). Os dez gêneros mais prevalentes corresponderam a 16,92% do total de registros e as dez famílias mais abundantes representaram 55,79% da ocorrência total de famílias (Material Suplementar 9A-C). A família Fabaceae (60 ou 31,70%) e o gênero *Aspidosperma* (9 ou 2,83%) apresentaram o maior número de espécies; Fabaceae também foi a família mais rica em gêneros, compreendendo 36 (18,55%) dos 194 gêneros que ocorrem no Chaco (Material Suplementar 9D-F).

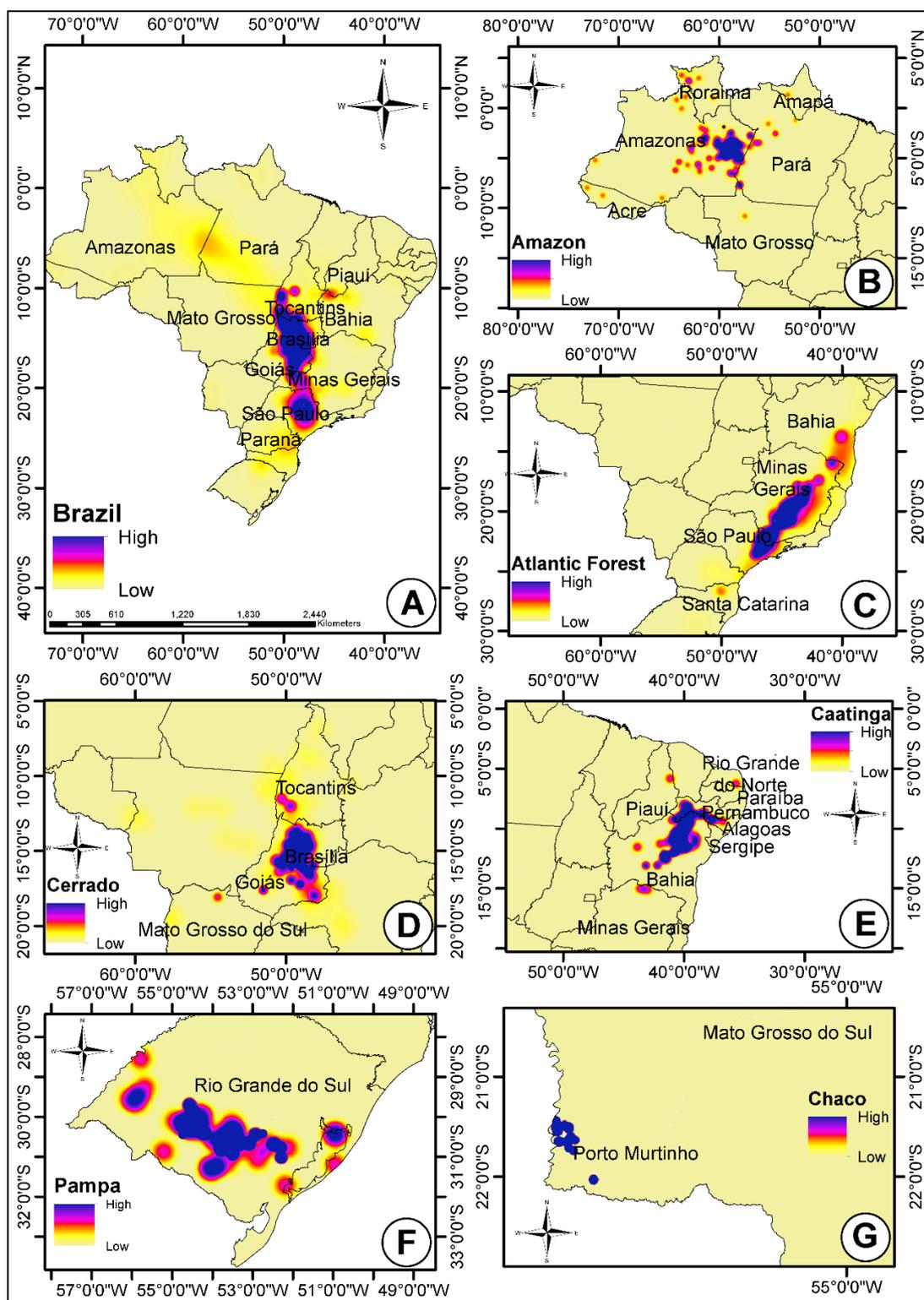


Figura 8. Áreas de riqueza de famílias arbóreas no Brasil identificadas usando a Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE). Regiões mais escuras indicam as áreas de maior sobreposição de famílias. A) Brasil; B) domínio da Amazônia; C) domínio da Mata Atlântica; D) domínio do Cerrado; E) domínio da Caatinga; F) domínio do Pampa; e G) domínio do Chaco.

As análises de Interpolação Geográfica de Endemismo (GIE), no Chaco, identificaram esse domínio como uma região rica em espécies, gêneros e famílias (Figuras 6G, 7G e 8G). Entretanto, esse resultado deve ser interpretado com cautela, pois esse domínio contém uma área muito restrita no Brasil. Todos os táxons desse domínio se distribuíram até a distância circular de 52 km.

4. DISCUSSÃO

DOMÍNIOS PREDOMINANTEMENTE FLORESTAIS APRESENTARAM AS MAIORES RIQUEZAS - Os domínios predominantemente florestais (Amazônia e Mata Atlântica) apresentaram as maiores riquezas observadas, rarefeitas e extrapoladas de táxons arbóreos no Brasil, seguidas pelo Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco. Esse resultado foi consistente com o padrão encontrado na base de dados da Flora do Brasil 2020 (BFG 2015; Flora do Brasil 2020 em construção 2019) e também já era esperado, pois se sabe, por exemplo, que a Amazônia abriga cerca de ~11% das espécies arbóreas estimadas em todo o mundo (Cardoso *et al.* 2017), além dessa bacia corresponder à floresta tropical mais diversificada do planeta, não havendo nenhuma outra região da América Tropical que a supere em termos de contribuição para a biodiversidade (Antonelli *et al.* 2018), assim como a Mata Atlântica, um dos principais focos do mundo para conservação (Myers *et al.* 2000), que também é uma região com excepcional diversidade de espécies (Morellato & Haddad 2000).

A proporção de táxons exclusivos por domínios no Brasil foi significativa, indicando que a heterogeneidade ambiental é um dos principais fatores que determinam a composição e riqueza florística de um local (Oliveira-Filho 1989). Considerando os domínios, a Amazônia e a Mata Atlântica também apresentaram as maiores particularidades em nível de espécie sugerindo que, no Brasil, os ambientes

predominantemente florestais foram mais propensos aos processos de especiação de espécies arbóreas. A alta diversidade, além de estar associada à variedade de habitats, também está relacionada à presença de fatores que promovem o crescimento das árvores, como a disponibilidade de água e nutrientes e a capacidade da planta no uso dos recursos dos ambientes florestais (Murphy & Bowman 2012), resultando em grande número de espécies consideradas localmente raras (Hubbell & Foster 1986; Kochummen *et al.* 1990; Lieberman & Lieberman 1994). Nossa estimativa de extrapolação no número de espécies arbóreas para o Brasil foi de 9.525 espécies (das 9.108 observadas), mas note que essa estimativa não indica que existam apenas 417 espécies de árvores a serem descritas/encontradas no Brasil. Essa é uma estimativa estatística gerada pelos métodos desenvolvidos por Chao & Jost (2012) e Chao *et al.* (2014), que permite uma extrapolação de confiança, que não corresponde a uma expectativa de números de espécie a serem descritas ou encontradas no futuro.

FABACEAE E MYRTACEAE EMERGIRAM COMO AS FAMÍLIAS MAIS REPRESENTATIVAS NO BRASIL E EM CADA DOMÍNIO FITOGEOGRÁFICO, CONFIRMANDO MACROPADRÕES - Esses resultados eram esperados uma vez que Fabaceae é a família com o maior número de espécies arbóreas no mundo e Myrtaceae é a terceira família mais diversificada em espécies de árvores (Beech *et al.* 2017). A alta riqueza de Fabaceae parece ser uma constante nas florestas neotropicais (Beech *et al.* 2017) e a alta riqueza de Myrtaceae parece ser uma característica das florestas do leste brasileiro (Peixoto *et al.* 2008). De fato, os padrões encontrados na Mata Atlântica e Pampa suportam a proposta de alguns estudos que indicam as florestas do Brasil Costeiro como um importante centro de diversidade para a família Myrtaceae (Mori *et al.* 1983; Amorim *et al.* 2008; Murray-Smith *et al.*, 2008). A maior ocorrência das famílias Fabaceae

e Myrtaceae também explica a maior frequência dos gêneros *Eugenia* e *Myrcia* na Mata Atlântica, Pampa e Cerrado, e *Inga* e *Senna* na Amazônia e na Caatinga, respectivamente.

As famílias mais frequentes no Brasil e em seus domínios são geralmente as mais ricas. O padrão de riqueza nos domínios brasileiros mostra o predomínio de algumas famílias, dentre as quais as dez mais ricas representam pelo menos metade das espécies e aproximadamente 50% dos gêneros de cada domínio. Os três maiores e mais ricos domínios brasileiros em espécies arbóreas (Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado) apresentaram grandes diferenças em número de espécies. O Cerrado apresentou 2.753 espécies, a Mata Atlântica (4.263) teve cerca de 1.500 espécies a mais que o Cerrado, e a Amazônia (5.482) abrigou aproximadamente o dobro do número de espécies do Cerrado. Por outro lado, o Cerrado, a Mata Atlântica e a Amazônia apresentaram menor diferença no número de gêneros (610, 664 e 800, respectivamente) e maior similaridade no número de famílias (117, 122 e 133, respectivamente).

Nos domínios fitogeográficos brasileiros, o padrão de frequência das dez espécies mais ocorrentes mostra que quanto maior a riqueza de espécies do domínio, menor a ocorrência dessas dez espécies. Interações competitivas poderiam explicar esse resultado, embora para confirmar essa possibilidade estudos específicos devam ser realizados. A competição entre plantas é um importante determinante da estrutura de uma comunidade (Aschehoug *et al.* 2016); a coexistência implica na sobreposição espaço-temporal da distribuição de algumas espécies que competem por recursos limitantes e, dessa forma, pode dirigir a estruturação dos padrões de composição, riqueza e frequência da vegetação (Craine & Dybzinski 2013).

AS FLORESTAS PLUVIAIS SEMPREVERDE APRESENTARAM O MAIOR NÚMERO DE ESPÉCIES DE ÁRVORES NO BRASIL - A extraordinária diversidade de

árvores das Florestas Pluviais Sempreverde confirma, por exemplo, os achados de Oliveira-Filho & Fontes (2000), que relataram a presença de expressiva porção de espécies da Mata Atlântica concentradas nesse tipo de vegetação, enfatizando que a flora da Floresta Pluvial era consideravelmente mais rica e tinha maior exclusividade de espécies arbóreas do que a da Floresta Estacional Semidecídua. Por outro lado, nossos resultados também confirmam Eisenlohr & Oliveira-Filho (2015a), mostrando que a flora da Floresta Estacional Semidecídua Atlântica tem alta riqueza de espécies e não deve ser considerada um subconjunto empobrecido da flora da Floresta Pluvial Sempreverde, como havia sido sugerido por Oliveira-Filho & Fontes (2000). Para o Cerrado e Pampa, a Floresta Ripícola deteve a maior riqueza para o componente arbóreo. Essa floresta passa por diferentes regiões biogeográficas e possivelmente conecta as floras dos principais domínios de florestas tropicais (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Oliveira-Filho & Ratter 2000). A Caatinga e o Chaco abrigam grande parte de sua riqueza de espécies arbóreas na Floresta Estacional Decídua, fitofisionomia referida como predominante no nordeste brasileiro e no Chaco (Veloso 1992; Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000).

HOTSPOTS DE RIQUEZA DE ÁRVORES NO BRASIL - A distribuição não aleatória de espécies arbóreas, gêneros e famílias permitiu a delimitação de áreas de riqueza no Brasil e em seus domínios fitogeográficos. As áreas com riqueza de espécies no Brasil predominaram na Amazônia e na Mata Atlântica, regiões dominadas por florestas tropicais. As florestas tropicais são geralmente muito diversas (alta riqueza) e têm baixa dominância de espécies (Pitman *et al.* 2001; McGill *et al.* 2007; Ter Steege *et al.* 2013). Assim, em uma análise em grande escala para o Brasil, já era esperado que os domínios florestais apresentassem maior sobreposição de espécies arbóreas e, conseqüentemente, mais áreas definidas com maior riqueza.

A região central do território brasileiro, que abriga parte dos domínios da Amazônia, do Cerrado e da Mata Atlântica, destacou-se como a área de maior riqueza de gêneros e famílias. Um fato que deve ser considerado é o padrão de distância de distribuição dos gêneros e famílias, em que a maioria apresentou distribuição em distâncias superiores a 1.000 km. Essa ampla distribuição permite que a região central do Brasil seja a área principal de sobreposição dos raios de distribuição desses táxons. Dessa forma, evidenciamos que as áreas de riqueza de gêneros e famílias no Brasil central formam o corredor central de riqueza Noroeste/Sudeste.

Na Amazônia, muitas áreas de riqueza de espécies arbóreas distribuíram-se em todo o domínio, mostrando maior riqueza nos arredores de Manaus - região com grande número de pesquisadores - e menor riqueza de espécies na Amazônia Meridional e Oriental. Esse padrão de distribuição de riqueza associado a locais de alta intensidade de esforços de coleta tem sido considerado um 'efeito museu' (Nelson *et al.* 1990; Ponder *et al.* 2001; Werneck *et al.* 2011). De certa forma, nossos resultados também podem ser interpretados com sugestão de existência de um viés relacionado ao esforço de amostragem, que tem sido evidenciado por décadas na ciência brasileira (Nelson *et al.* 1990; Ponder *et al.* 2001; Moerman & Estabrook 2006; Werneck *et al.* 2011; Ribeiro *et al.* 2016).

Na Mata Atlântica, as maiores áreas riqueza de espécies foram congruentes com áreas de endemismo identificadas em outros estudos, como para mamíferos (Costa *et al.* 2000), angiospermas endêmicas (Werneck *et al.* 2011) e artrópodes (Oliveira *et al.* 2015; Hoffmeister & Ferrari 2016). Embora esse padrão tenha sido associado ao "efeito museu", ele tem se mantido em vários grupos de organismos, incluindo este nosso estudo, em que utilizamos um número significativo de registros de ocorrência (330.225 na Mata Atlântica). As áreas de riqueza de espécies se distribuíram nos habitats costeiros do domínio atlântico, enquanto as áreas de riqueza de gêneros e famílias se concentraram em

áreas mais distantes da região litorânea, formando uma faixa de riqueza no continente entre os corredores sudeste e central da Mata Atlântica (ver Werneck *et al.* 2011). Esses padrões de distribuição de riqueza podem ter sido fortemente influenciados pela filtragem ambiental (litoral-continente) relacionada à sazonalidade climática da Mata Atlântica (Scarano 2002; Neves *et al.* 2017), que estaria atuando ao nível de espécie, resultando na alta diversidade dos habitats marginais/costeiros.

Para o domínio do Cerrado, identificamos grande número de áreas com riqueza de espécies, principalmente nas transições Cerrado-Amazônia e Cerrado-Mata Atlântica. Essas zonas de transição ecológica entre domínios são comumente áreas de alta riqueza, pois abrigam espécies das duas regiões de contato, possuem espécies raras (Pianka 1994; Araújo 2002) e são consideradas berços evolutivos (Smith *et al.* 1997). No Cerrado, mostramos que a região central do Brasil, no estado de Goiás, foi a área de maior riqueza (maior sobreposição) de gêneros e famílias. No entanto, é preciso cuidado com as interpretações a esse respeito, pois outras análises apropriadas precisariam ser conduzidas para confirmar esses padrões, como por exemplo, as que envolvem abordagens filogenéticas, moleculares e de fluxo migratório por dinâmica de populações. A posição geográfica do Cerrado, no Brasil Central, parece mediar a maioria das migrações de espécies em todos os domínios brasileiros.

A Caatinga apresentou grandes áreas de riqueza que foram congruentes entre os diferentes níveis taxonômicos (espécie, gênero e família). A aridez do solo tem sido proposta como filtro biogeográfico para a flora lenhosa da Caatinga, atuando na seleção de espécies com estratégias ecológicas particulares (Silva & Souza 2018). Além disso, as grandes áreas de riqueza que encontramos indicam que esse ambiente árido também está agindo de forma semelhante nos níveis de gêneros e famílias. Por sua vez, as grandes áreas de riqueza do Pampa mantiveram-se próximas às bacias hidrográficas, principalmente na

proximidade sul da extensa Lagoa dos Patos, uma região de transição com a Mata Atlântica, e na porção central do domínio. Este fato pode ser explicado pela localização da vegetação florestal pampeana, que se concentra nas regiões próximas aos cursos fluviais (Joly *et al.* 1999), como a Mata Ciliar. A área norte da Área de Proteção Ambiental do Ibirapuitã também foi contemplada com áreas ricas em espécies, gêneros e famílias.

Os padrões de distribuição da riqueza de vegetação no Brasil parecem ser controlados por escalas espaciais que atuam de forma diferente para espécies arbóreas, gêneros e famílias. O estabelecimento de grupos florísticos é importante para estudos comparativos ecológicos, evolutivos e biogeográficos, e o reconhecimento de áreas de riqueza pode ser o ponto de partida para a documentação eficiente de padrões de diversidade para fins de conservação (Morrone & Escalante, 2002). Um esforço recente neste assunto foi realizado pelo BFG (2015), que apresentou as áreas de alta riqueza de espécies de plantas de sementes no Brasil. Aqui, destacamos essas áreas especificamente para o componente florístico arbóreo, com forte suporte estatístico e detalhamento sobre os principais tipos de vegetação do sistema proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015). As áreas de riqueza de espécies arbóreas, gêneros e famílias identificadas neste estudo representam diferentes conjuntos de táxons espacialmente agrupados. Essas áreas indicam alta diversidade biológica e se encaixam como áreas de importância biológica para a conservação (MMA 2007). A maioria das áreas de riqueza de espécies arbóreas do Cerrado situou-se nas bordas desse domínio. Zonas de transição como essa podem ser áreas geográficas de alta sobreposição de espécies e, conseqüentemente, de alta riqueza (Pianka 1994; Araújo 2002), merecendo atenção especial para a conservação. Assim, os padrões apresentados em nosso estudo podem apoiar a identificação de áreas prioritárias, sendo de grande relevância para a formulação de estratégias de conservação da biodiversidade no país mais megadiverso da Terra.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber AN. 2003. Potencialidades Paisagísticas Brasileiras. São Paulo, Ateliê Editorial.
- Amorim AM, Thomas W, Carvalho AM, Jardim JG. 2008. Floristics of the Una Biological Reserve, Bahia, Brazil. In: Thomas W (Ed.) The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil. New York: Memoirs of the New York Botanical Garden, p. 67-146.
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA *et al.* 2018. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: 6034-6039.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Araújo EL, Castro CC, Albuquerque UP. 2007. Dynamics of Brazilian Caatinga-A Review Concerning the Plants, Environment and People. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 15-28.
- Araújo MB. 2002. Biodiversity hotspots and zones of ecological transition. *Conservation Biology* 16: 1662-1663.
- Aschehoug ET, Brooker R, Atwater DZ, Maron JL, Callaway RM. 2016. The Mechanisms and Consequences of Interspecific Competition among Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47: 263-81.

Beech E, Rivers M, Oldfield S, Smith PP. 2017. GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. *International Journal of Sustainable Future for Human Security* 36: 454-489.

Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365-377.

BFG. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.

BFG. 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69(4): 1513-1527.

Brasil LS, Silveiro DV, Cabette HSR, *et al.* 2019. Net primary productivity and seasonality of temperature and precipitation are predictors of the species richness of the Damselflies in the Amazon. *Basic and Applied Ecology* 35: 45-53.

Brito A, Ferreira MZ, Mello JM, Scolforo JRS, Oliveira AD, Acewrbí FW. 2007. Comparação entre os métodos de quadrantes e PRODAN para análises florística, fitossociológica e volumétrica. *Revista Cerne* 13: 399-405.

Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, *et al.* 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.

Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, *et al.* 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 10695-10700.

Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, *et al.* 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecology Monographs* 84: 45-67.

Chao A, Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.

Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, *et al.* 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21.

Costa LP, Leite YLR, Fonseca G, Fonseca MT. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 872.

Coutinho LM. 2016. *Biomass brasileiros*. São Paulo, Oficina de Textos.

Craine JM, Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology* 27: 833-840.

DETER/INPE. 2019. Alerta de desmatamento na Amazônia. <http://www.obt.inpe.br/>
Accessed: 21 Jun. 2019.

ECOIA - ONG. 2019. Gran Chaco: o bioma esquecido. <https://ecoia.org.br/gran-chaco-o-bioma-esquecido/>. Accessed: 21 Jun. 2019.

Eisenlohr PV, Melo MMRF, Silva MR, *et al.* 2011. Floristic variations in a woody plant community along a trail in a Semideciduous Seasonal Forest. *Hoehnea* 38: 61-71.

Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT. 2015a. Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their Driving Forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Biotropica* 47: 689-701.

Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT. 2015b. Obtenção e estruturação de metadados para trabalhos fitogeográficos de síntese e o banco de dados NeoTropTree como estudo de caso. In: Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo MMRF, Andrade LA, Neto JAAM. (eds). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Vol. 2. Belo Horizonte, Editora UFV. p. 385-411.

Fiaschi P, Pirani JR. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematic and Evolution* 47: 477-496.

Fávero AA, Costa MP, Figueira M, Andriollo DD, Longhi SJ. 2015. Distribuição de abundância de espécies da comunidade arbórea do topo de um morro na floresta estacional subtropical. *Ciência Rural* 45: 806-813.

Flora do Brazil 2020 under construction. 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Accessed: 22 Jan. 2019.

Freitas WK, Magalhães LMS. 2012. Métodos e parâmetros para estudo da vegetação com ênfase no estrato arbóreo. *Floresta e Ambiente* 19: 520-540.

Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

Gentry AH. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.

Giulietti AM, Rapini A, Andrade MJG, Queiroz LP, Silva JMC. 2009. Plantas raras do Brasil. Belo Horizonte, MG, Conservação Internacional. 496p.

Hoffmeister CH, Ferrari A. 2016. Areas of endemism of arthropods in the Atlantic Forest (Brazil): an approach based on a metaconsensus criterion using endemism analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 119: 126-144.

Hsieh TC, Ma KH, Chao A. 2019. iNEXT-package: Interpolation and extrapolation for species diversity. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>. Accessed: 2 Apr. 2019.

Hubbell SP, Foster RB. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: Soulé ME. (ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Massachusetts. p. 205-231.

Huang JH. 1994. The spatial pattern of species diversity and its forming mechanism. *Chin Biodiv* 2: 103-107.

Huston MA. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7: 147-157.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de Biomas do Brasil. Rio de Janeiro, IBGE. file: <https://www.ibge.gov.br/geociencias-novoportal/informacoes-ambientais/estudos-ambientais>. Accessed: 2 Apr. 2019.

Joly CA, Aidar MPM, Klink CA, *et al.* 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51: 331-348.

Kochummen KM, Lafrankie JV, Manokaran N. 1990. Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 3: 1-13.

Lieberman M, Lieberman D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. In: McDade LA, Bawa KS, Hespeneide HA, Hartshorn GS. (eds.), *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago, University of Chicago Press. p. 106-119.

Lima HC, Pessoa SVA, Guedes-Bruni RR, *et al.* 2006. Caracterização Fisionômico-Florística e Mapeamento da Vegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57: 369-389.

Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. Malden, MA, Blackwell Publishing.

McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, *et al.* 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10: 995-1015.

McPeck M, Miller TE. 1996. Special feature. Evolutionary biology and community ecology. *Ecology* 77: 1319-1320.

MMA- Ministério do Meio Ambiente. 2019a. Caatinga. <http://www.mma.gov.br/biomas/caatinga>. Accessed 28 Feb. 2019.

MMA- Ministério do Meio Ambiente. 2019b. Supressão da vegetação nativa do Pampa tem dados consolidados. <http://www.mma.gov.br/informma/item/6441-supressao-da-vegetacao-nativa-do-pampa-tem-dados-consolidados>. Accessed: 21 Jun. 2019.

MMA- Ministério do Meio Ambiente. 2007. Áreas Prioritárias para Conservação, Uso Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade Brasileira: Atualização - Portaria MMA nº9, de 23 de janeiro de 2007. / Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas. Brasília (Série Biodiversidade, 31).

Moerman DE, Estabrook GF. 2006. The botanist effect: counties with maximal species richness tend to be home to universities and botanists. *Journal of Biogeography* 33: 1969-1974.

Morellato LPC, Haddad CF. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 786-792.

Mori SA, Boom BM, Carvalino AM, Santos TS. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in a eastern Brazilian wet forest. *Biotropica* 15: 68-70.

Morrone JJ, Escalante T. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29: 1095-1104.

Murphy BP, Bowman DMJS. 2012. What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters* 15: 748-758.

Murray-Smith C, Brummitt N, Oliveira-Filho AT, *et al.* 2008. Plant diversity hotspots in the Atlantic Coastal Forests of Brazil. *Conserv. Biol.* 23: 151-163. PMID:18950472. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01075.x>

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Nelson BW, Ferreira CAC, Silva MF, Kawasaki MJ. 1990. Endemism centres, refugia, and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.

Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, *et al.* 2017. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions* 23: 898-909.

Oliveira U, Brescovit AD, Santos AJ. 2015. Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation. *PLoS ONE* 10(1): e0116673.

Oliveira U, Soares-Filho BS, Santos AJ, *et al.* 2019. Modelling Highly Biodiverse Areas in Brazil. *Nature Scientific Reports* 9: 6355.

Oliveira-Filho AT. 1989. Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do córrego da Paciência, Cuiabá, (MT). *Acta Botanica Brasilica* 3: 91-112.

Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da Região do Cerrado e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o Quaternário Tardio. In: Rodrigues RR, Leitão-Filho HF (eds.) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo, Edusp. p. 73-90.

Oliveira-Filho AT, Van Den Berg E, Machado ELM, *et al.* 2008. Espécies de ocorrência exclusiva do Domínio do Cerrado. In: Oliveira-Filho AT, Scolforo JRS (orgs) Inventário Florestal de Minas Gerais: Espécies arbóreas da flora nativa. Lavras, Editora UFLA. p. 157-208.

Oliveira-Filho AT. 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60: 237-258.

Oliveira-Filho AT. 2015. Um Sistema de classificação fisionômico-ecológica da vegetação Neotropical. In: Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo MMRF, Andrade LA, Neto JAAM. (eds). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Vol. 2. Belo Horizonte, Editora UFV. p. 452-473.

Oliveira-Filho AT. 2017. NeoTropTree: tree flora of the Neotropical region: a database involving biogeography, diversity and conservation. Universidade Federal de Minas Gerais. <http://www.neotroptree.info>.

Peixoto AL, Gentry A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiros na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 13: 19-25.

Peixoto AL, Silva IM, Pereira OJ, Simonelli M, *et al.* 2008. Tabuleiro Forests North of the Rio Doce: Their representation in the Vale do Rio Doce Natural Reserve, Espírito Santo, Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 100: 319-350.

Pennington TR, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.

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, Lewis GP, Ratter JA (eds.) *Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. Oxford, Taylor & Francis CRC Press, 1-29.

Pennington RT, 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.

Pianka ER. 1994. *Evolutionary Ecology*. 5 edn. New York, Harper Collins.

Pitman NC, Ter Borgh JW, Silman MR, *et al.* 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117.

Ponder WF, Carter GA, Flemons P, Chapman RR. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15: 648-657.

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, Gibbs PE. 1993 Patterns of Species Distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.

Prado DE. 2003. As caatingas da América do Sul. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds.) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Recife, Universitária da UFPE. p. 3-74.

QGIS- Development Team. 2015. QGIS: Sistema de Informação Geográfica. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/en/site/>.

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*. Boca Raton, Taylor & Francis. p. 121-157.

Queiroz LP. 2009. *Leguminosas da caatinga*. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana: Royal Botanic Gardens, Kew: Associação Plantas do Nordeste.

R Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Available online at <http://www.R-project.org/>.

Ribeiro MC, Martensen AC, Metzger JP, Tabarelli M, Scarano F, Fortin MJ. 2011. The Brazilian Atlantic Forest: A Shrinking Biodiversity Hotspot. In: Zachos F, Habel JC. (eds). *Biodiversity Hotspots*. Berlin, Springer. p. 405-434.

Ribeiro GVT, Teixeira AL, Barbosa NPU, Silveira FAO. 2016. Assessing bias and knowledge gaps on seed ecology research: implications for conservation agenda and policy. *Ecological Applications* 26: 2033-2043.

Ricklefs R. 2002. Rarity and diversity in Amazonian forest trees. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 83-84.

Rizzini CT. 1997. *Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Rio de Janeiro, Brazil, Âmbito Cultural Edições Ltda.

Roesch LF, Vieira F, Pereira V, *et al.* 2009. The Brazilian Pampa: A Fragile Biome. *Diversity* 1: 182-198.

Scarano FR. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

SOS Mata Atlântica. 2019. Mata Atlântica. <https://www.sosma.org.br/nossas-causas/mata-atlantica/>. Accessed: 22 Jan 2019.

Silva AC, Souza AF. 2018. Aridity Drives Plant Biogeographical Subregions in the Caatinga, the Largest Tropical Dry Forest and Woodland Block in South America. *PLoS One*. 13 (4): e0196130.

Smith TB, Wayne RK, Girman DJ, Bruford MW. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.

Ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342(6156):1243092.

Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton, New Jersey, USA, Princeton University Press.

Veloso HP. 1992. Sistema fitogeográfico. In Manual técnico da vegetação brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências, IBGE 1: 8-38.

Walter H. 1986. Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global. São Paulo, EPU.

Werneck MDS, Sobral MEG, Rocha CTV, Landau EC, Stehmann JR. 2011. Distribution and Endemism of Angiosperms in the Atlantic Forest. *Natureza & Conservação* 9: 188-193.

WWF Brasil. 2019. Nas mãos do mercado, o futuro do Cerrado: É preciso interromper o desmatamento. https://www.wwf.org.br/natureza_brasileira/areas_prioritarias/cerrado/manifestodocerrado/ Accessed: 21 Jun 2019.

Zhao CM, Chen WL, Tian ZQ, Xie ZQ. 2005. Altitudinal Pattern of Plant Species Diversity in Shennongjia Mountains, Central China. *Journal of Integrative Plant Biology* 47: 1431-1449.

6. MATERIAL SUPLEMENTAR

Material Suplementar 1. Principais tipos de vegetação do Brasil agrupados de acordo com o regime climático e o regime de renovação foliar, baseado no Sistema de Classificação Neotropical Fisionômico-ecológico proposto por Oliveira-Filho (2009; 2015). Adaptado de Oliveira-Filho (2015).

Principais tipos de vegetação	Critérios descritivos	Subtipos de vegetação	Domínios
Nanofloresta Nebular Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel baixo de 3 a 4 m de altura; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Nebular	Nanofloresta Nebular Sempreverde; Nanofloresta Nebular Sempreverde Rupícola	Amazônia Mata Atlântica
Floresta Nebular Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel de 5 a 30 m de altura; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Nebular	Floresta Nebular Sempreverde; Floresta de Araucaria Nebular Sempreverde	Amazônia Mata Atlântica
Floresta Inundável Marítima Sempreverde	Predominância do componente arbóreo em solos alternadamente alagados; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Marítimo	Floresta Inundável Marítima Sempreverde; Manguezal	Amazônia
Floresta Inundável Pluvial Sempreverde	Predominância do componente arbóreo, solos periodicamente inundados pelo transbordamento dos rios; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Pluvial	Floresta Inundável Pluvial Sempreverde; Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Arenícola	Amazônia
Floresta Inundável Estacional Sempreverde	Predominância do componente arbóreo, solos periodicamente inundados pelo transbordamento dos rios; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Floresta Inundável Estacional Sempreverde; Floresta Inundável Estacional Sempreverde Arenícola	Amazônia Cerrado
Mosaico Marítimo Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel baixo; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Marítimo	Nanofloresta Marítima Sempreverde Arenícola Costeira; Savana Marítima Sempreverde Rupícola Costeira; Restinga	Amazônia Mata Atlântica Pampa
Nanofloresta Pluvial Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel baixo de 3 a 4 m de altura; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Pluvial	Nanofloresta Pluvial Sempreverde Arenícola; Nanofloresta Pluvial Sempreverde Rupícola	Amazônia

Floresta Pluvial Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel de 5 a 30 m de altura e árvores esparsas emergentes que podem alcançar até 60 m de altura; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Pluvial	Floresta Pluvial Sempreverde	Amazônia Mata Atlântica
Savana Florestada Pluvial Sempreverde	Sinúsia florestal com componente arbóreo formando quase um dossel contínuo sobre um sub-bosque de arbustos; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Pluvial	Savana Florestada	Amazônia
Floresta Ripícola Estacional Semidecídua	Predominância do componente arbóreo na fitomassa em margens úmidas a saturadas de rios e lagos sem inundações de longa duração; entre 30% e 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Floresta Ripícola; Mata de Galeria; Floresta Ripária	Amazônia Cerrado Pampa
Nanofloresta Estacional Decídua	Predominância do componente arbóreo com dossel baixo de 3 a 4 m de altura; mais de 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Nanofloresta Estacional Decídua; Nanofloresta Estacional Decídua Arenícola	Caatinga Cerrado
Floresta Estacional Decídua	Predominância do componente arbóreo com dossel de 5 a 30 m de altura; mais de 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Floresta Decídua; Caatinga arbórea	Caatinga Cerrado Chaco
Savana Estacional Decídua	Predominância do componente arbustivo distribuído sobre sinúsia campestre; mais de 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Espinilho	Pampa
Nanofloresta Estacional Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel baixo de 3 a 4 m de altura; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Nanofloresta Estacional Sempreverde Rupícola; Nanofloresta Estacional Sempreverde Arenícola	Amazônia Mata Atlântica
Floresta Estacional Sempreverde	Predominância do componente arbóreo com dossel de 5 a 30 m de altura e árvores esparsas emergentes que podem alcançar até 60 m de altura; menos de 30% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Floresta de Araucaria	Mata Atlântica
Nanofloresta Estacional Semidecídua	Predominância do componente arbóreo com dossel baixo de 3 a 4 m de altura; entre 30% e 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Nanofloresta Estacional Semidecídua Rupícola; Nanofloresta Estacional Semidecídua Arenícola	Amazônia Mata Atlântica Cerrado

Floresta Estacional Semidecídua	Predominância do componente arbóreo com dossel de 5 a 30 m de altura e árvores esparsas emergentes que podem alcançar até 60 m de altura; entre 30% e 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Floresta Estacional Semidecídua	Amazônia Mata Atlântica Cerrado Chaco
Savana Florestada Estacional Semidecídua	Sinússia florestal com componente arbóreo formando quase um dossel contínuo sobre um sub-bosque de arbustos; entre 30% e 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Cerradão	Amazônia Cerrado
Savana Estacional Semidecídua	Predominância do componente arbustivo distribuído sobre sinússia campestre; entre 30% e 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Estacional	Cerrado; Cerrado de Murundus; Cerrado Rupícola (rupestre); Campo Rupícola	Amazônia Mata Atlântica Cerrado
Nanofloresta Latifoliada Semiárida Decídua	Dossel baixo aberto com 3 a 5 m de altura, espécies arbóreas e arbustivas decíduas. Árvores mais altas e esparsas podem emergir do dossel; mais de 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Semiárido	Caatinga Rupícola	Caatinga
Nanofloresta Rigidifoliada Semiárida Decídua	Dossel baixo aberto com 3 a 5 m de altura, espécies arbóreas e arbustivas decíduas e presença de plantas suculentas como as cactáceas; mais de 60% da massa foliar cai na estação seca e/ou fria; e regime climático Semiárido	Caatinga Alcalina; Caatinga quartzosa; Caatinga Arenícola	Caatinga

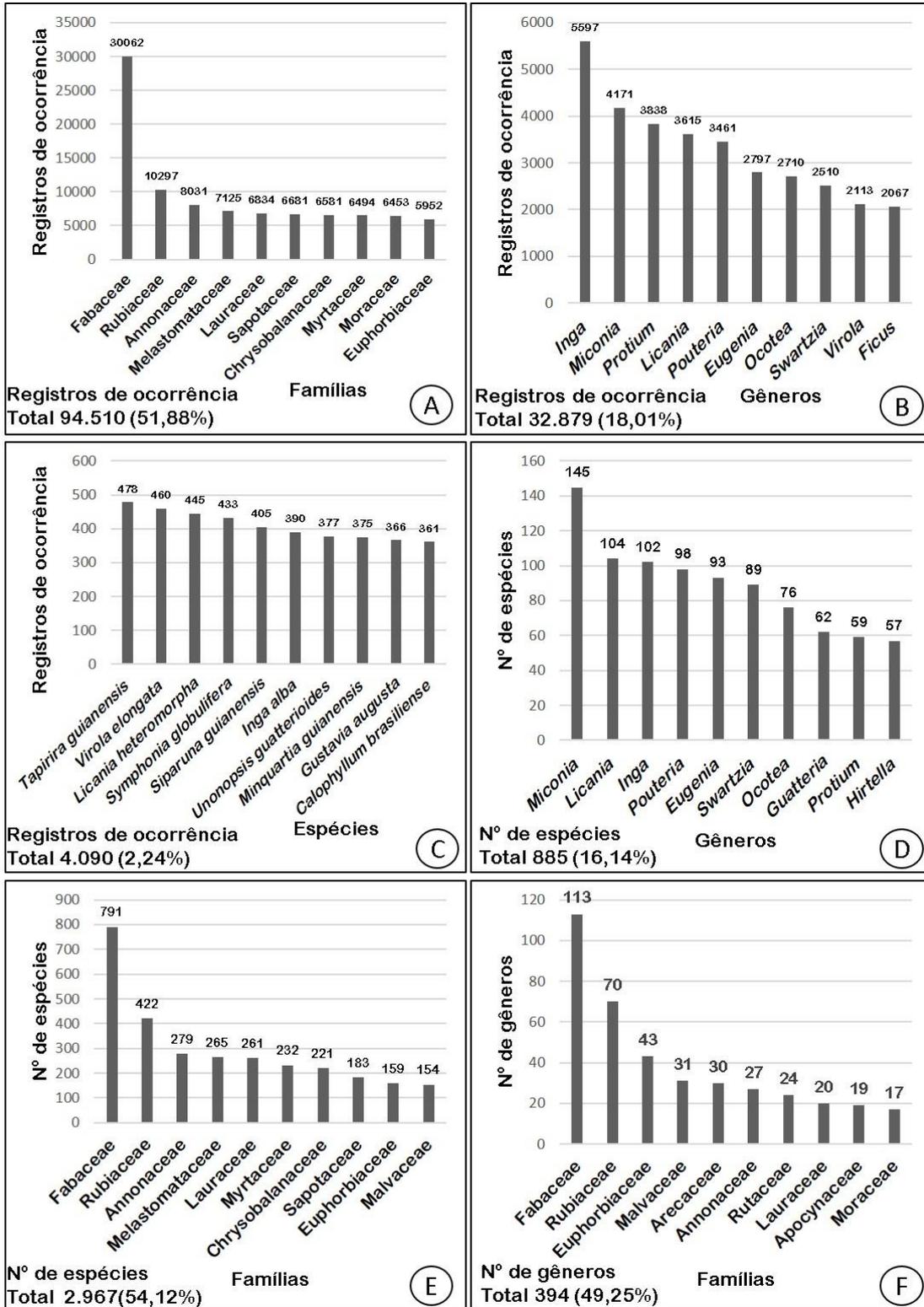
Material Suplementar 2. Riqueza de gêneros arbóreos no Brasil e seus domínios fitogeográficos:
Valores observados e extrapolados (95% de intervalo de confiança).

Região	Riqueza de gêneros observada	Riqueza de gêneros estimada\pm Desvio padrão	Limite de confiança inferior	Limite de confiança superior
Brasil	1.011	1.055,45 \pm 20,71	1.029,65	1.116,96
Amazônia	800	830,21 \pm 13,84	812,84	871,08
Mata Atlântica	664	679,74 \pm 8,98	669,56	708,55
Cerrado	610	636,82 \pm 10,75	622,39	666,78
Caatinga	349	362,19 \pm 7,22	353,84	384,99
Pampa	176	195,86 \pm 10,90	183,26	230,30
Chaco	194	240,26 \pm 14,42	219,46	278,04

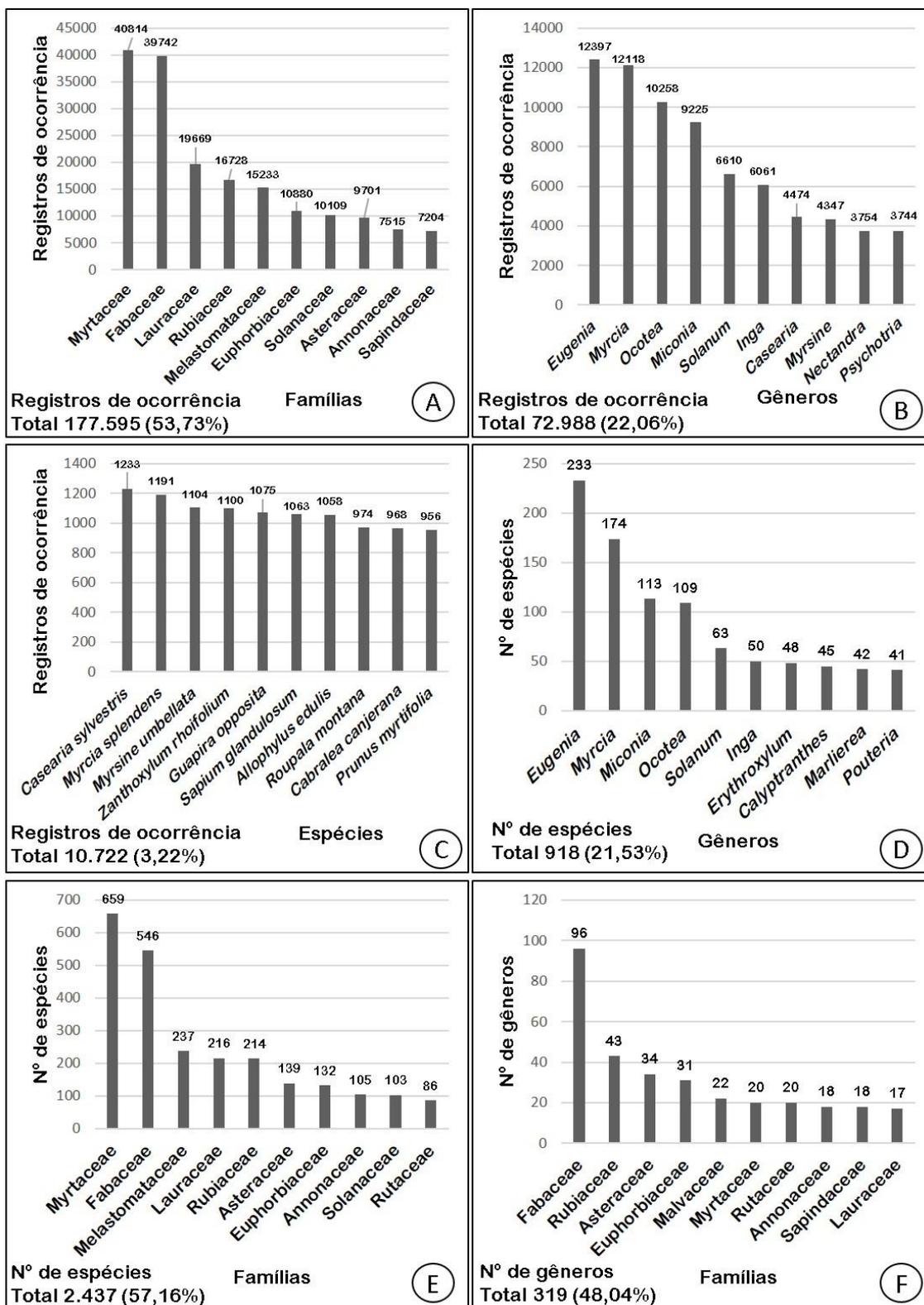
Material Suplementar 3. Riqueza de famílias arbóreas no Brasil e seus domínios fitogeográficos:
Valores observados e extrapolados (95% de intervalo de confiança).

Região	Riqueza de famílias observada	Riqueza de famílias estimada\pm Desvio padrão	Limite de confiança inferior	Limite de confiança superior
Brasil	143	144,00 \pm 2,34	143,07	157,56
Amazônia	128	128,25 \pm 0,73	128,01	132,73
Mata Atlântica	122	122,00 \pm 0,53	122,00	123,46
Cerrado	117	118,60 \pm 2,16	117,22	128,78
Caatinga	75	76,00 \pm 2,33	75,07	89,49
Pampa	64	68,07 \pm 4,78	64,66	89,22
Chaco	56	76,42 \pm 15,61	61,40	133,19

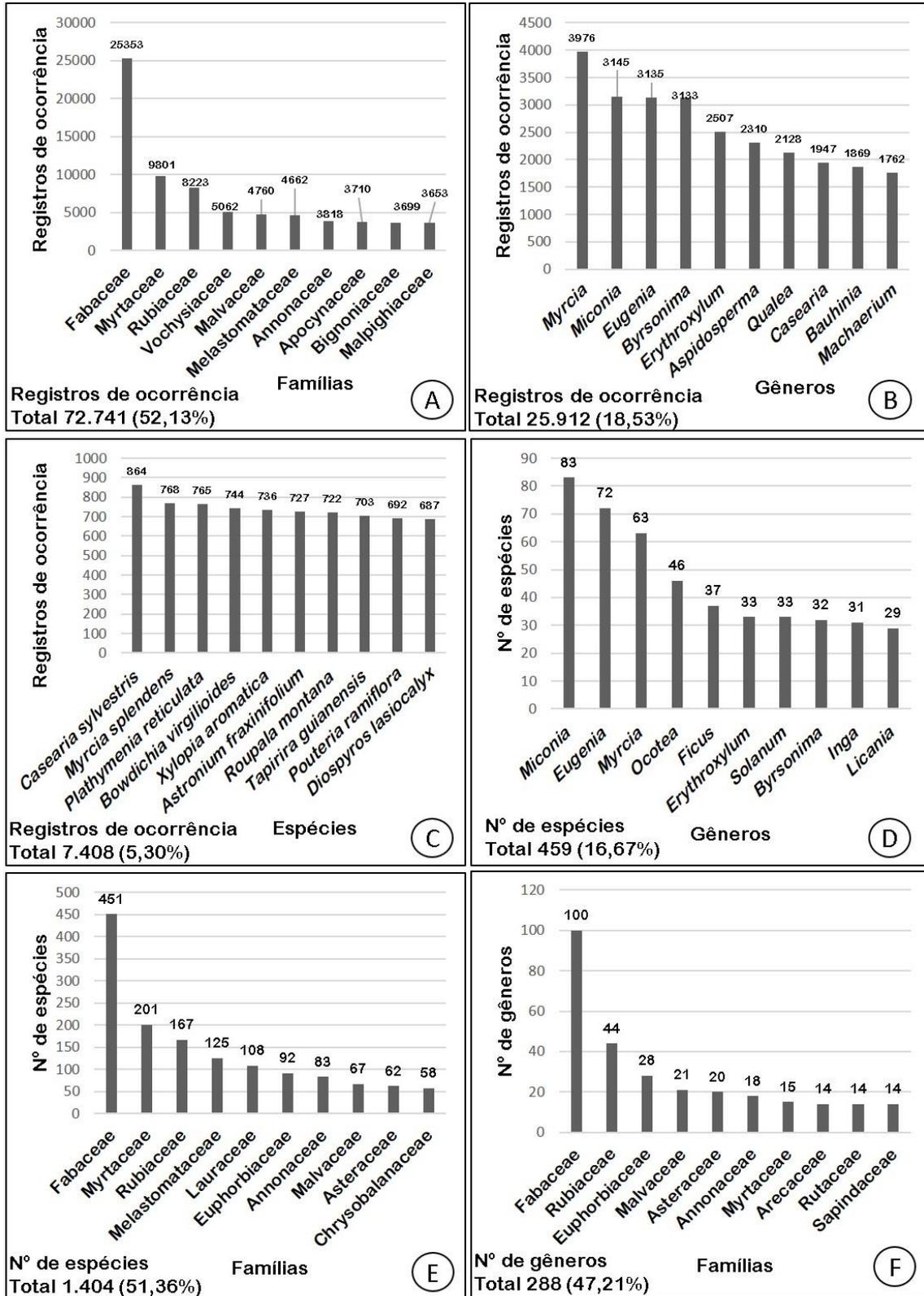
Material Suplementar 4. Dados florísticos da Amazônia obtidos do *NeoTropTree (NTT)*. A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.



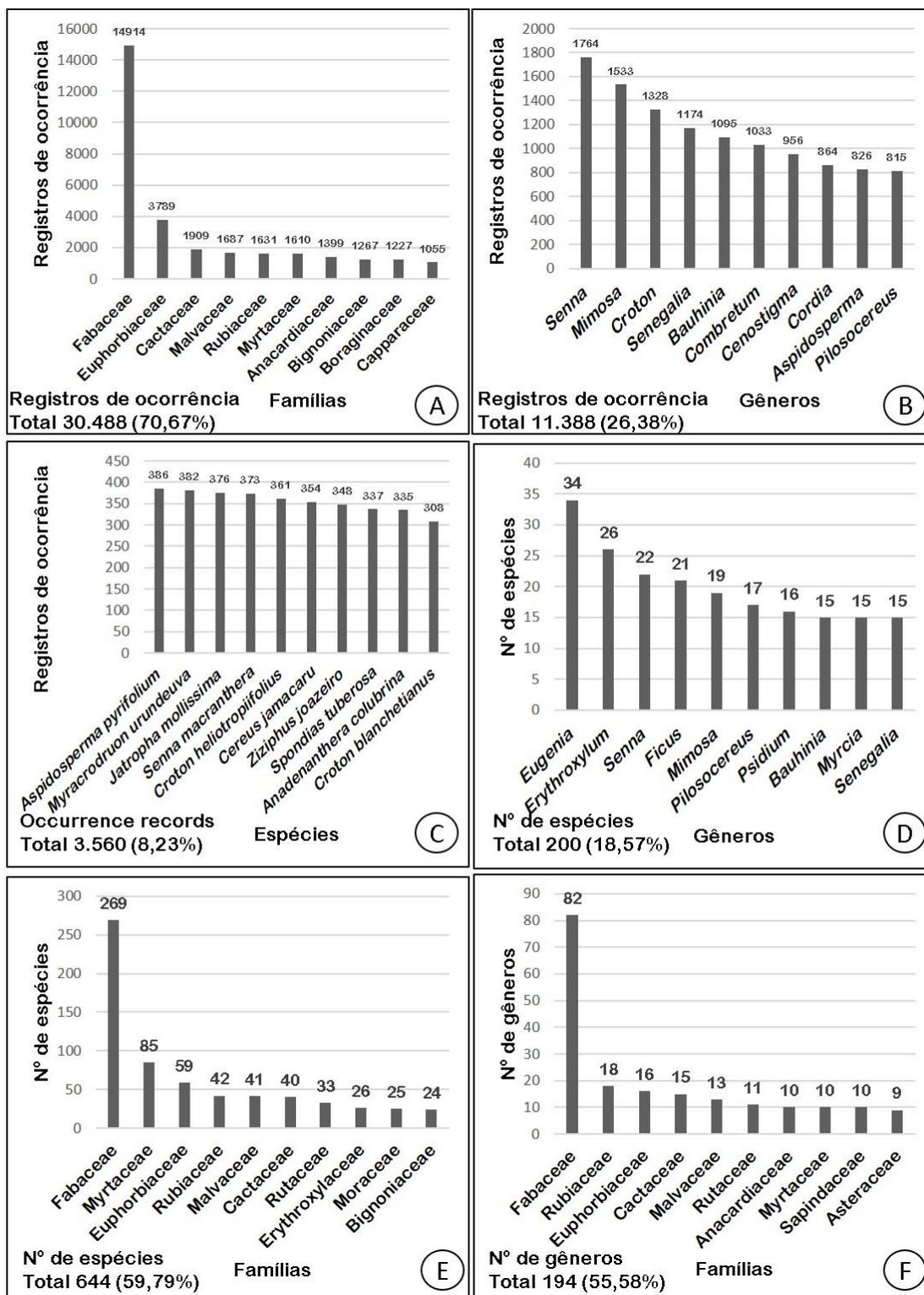
Material Suplementar 5. Dados florísticos da Mata Atlântica obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.



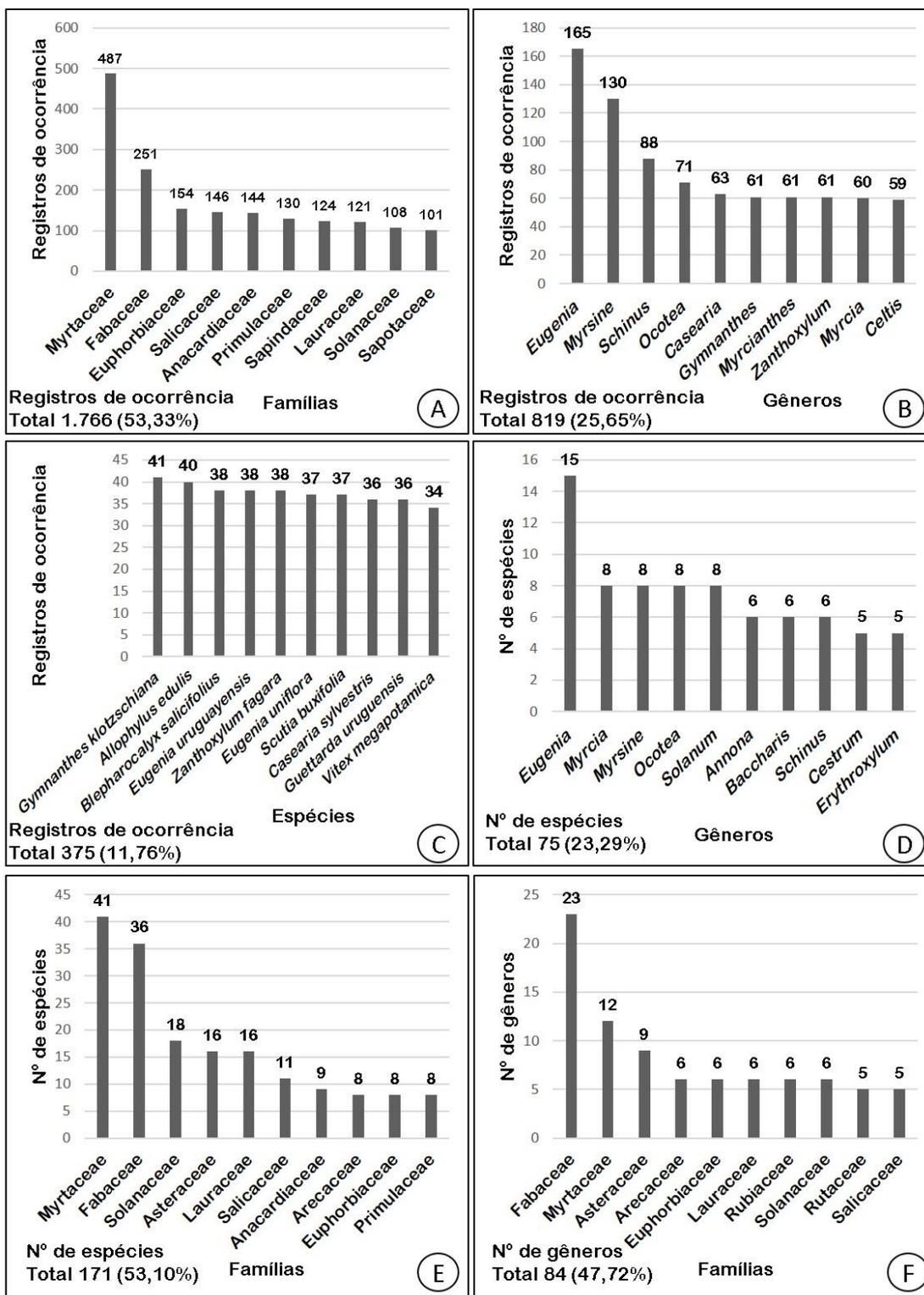
Material Suplementar 6. Dados florísticos do Cerrado obtidos do *NeoTropTree (NTT)*. A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.



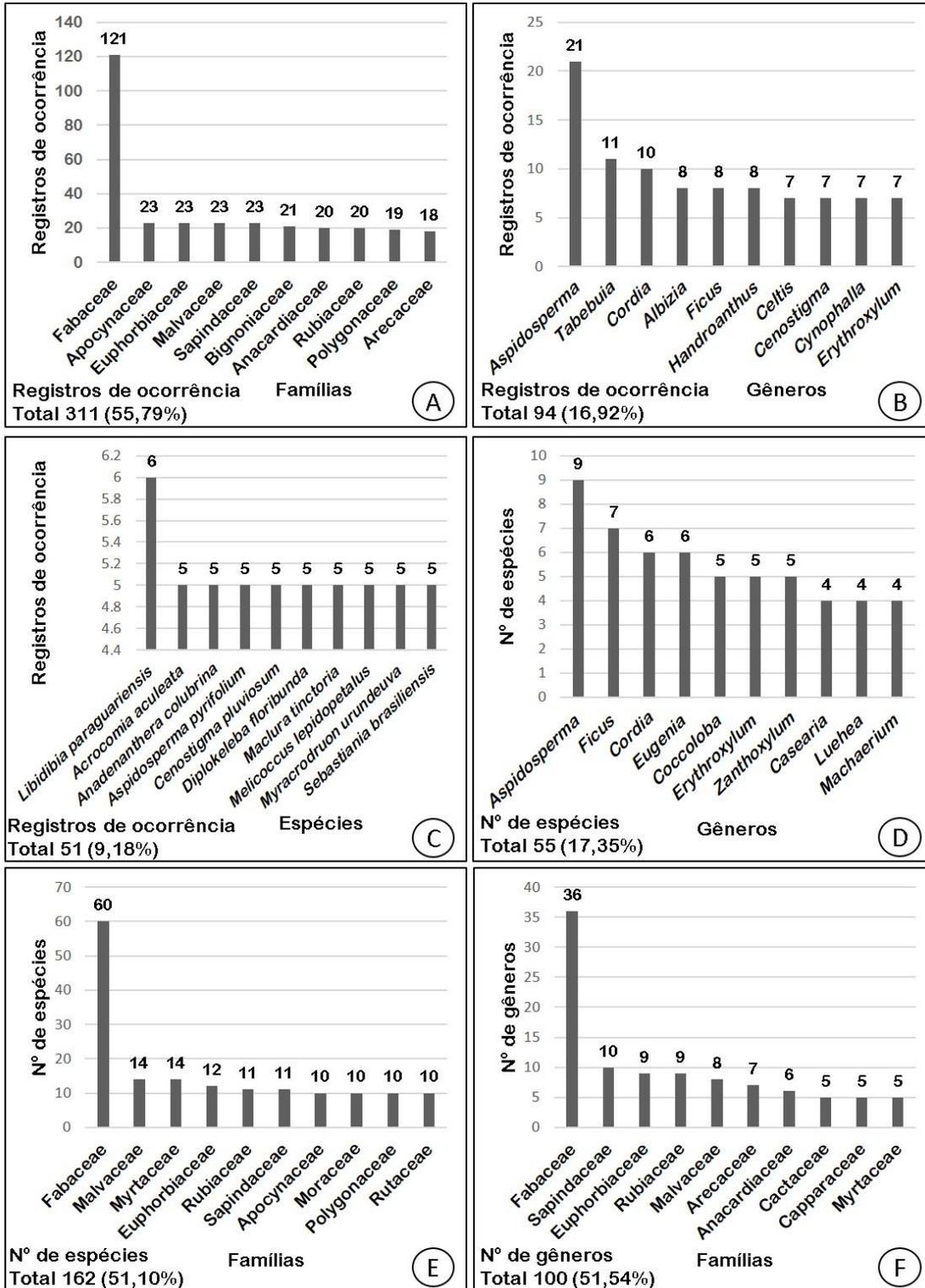
Material Suplementar 7. Dados florísticos da Caatinga obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.



Material Suplementar 8. Dados florísticos do Pampa obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.



Material Suplementar 9. Dados florísticos do Chaco obtidos do *NeoTropTree* (NTT). A) As dez famílias mais frequentes; B) Os dez gêneros mais frequentes; C) As dez espécies mais frequentes; D) Os dez gêneros mais ricos em espécies; E) As dez famílias mais ricas em espécies; e F) As dez famílias mais ricas em gêneros.

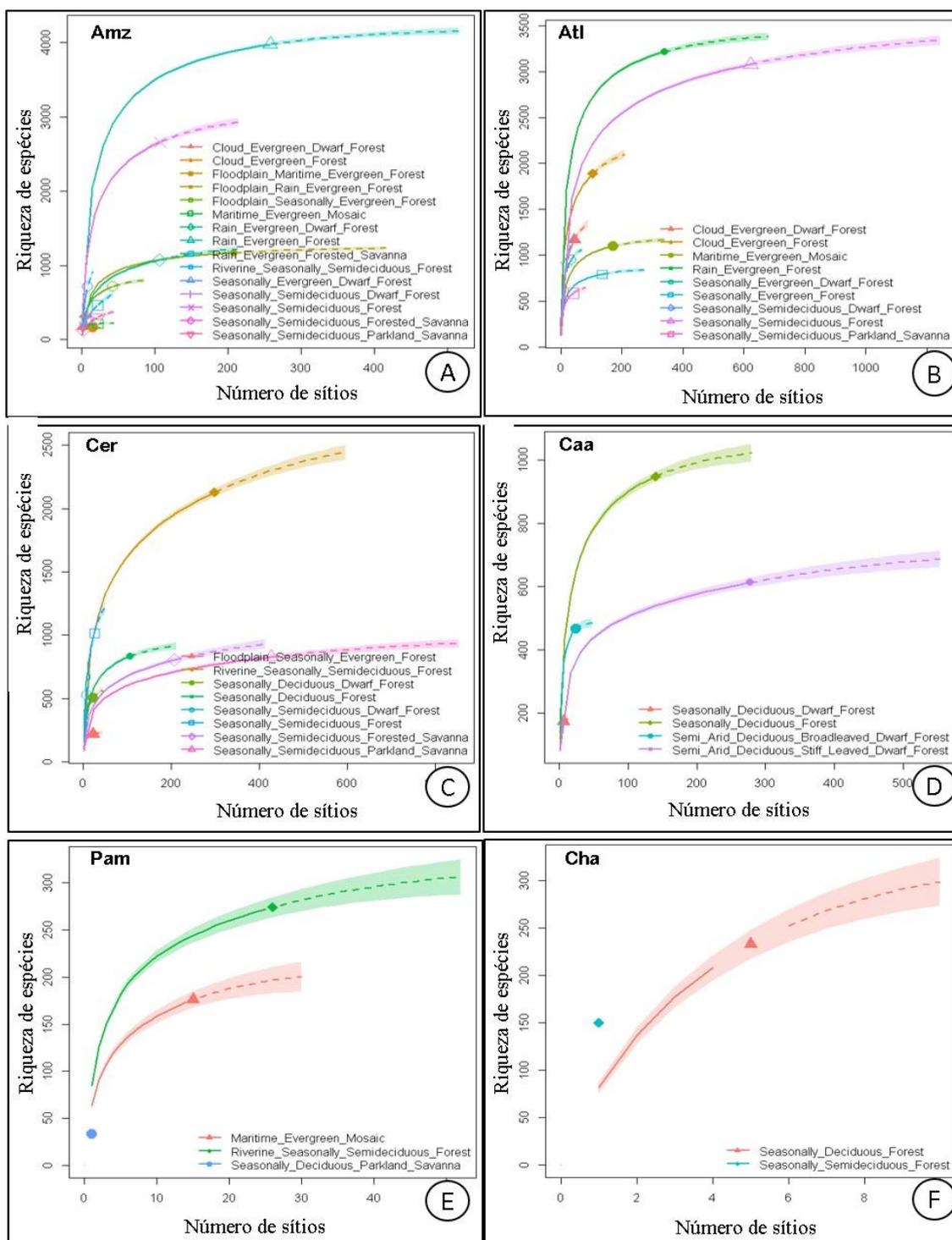


Material Suplementar 10. Riqueza de espécies arbóreas para cada tipo de vegetação do Brasil: Valores observados e extrapolados (95% de intervalo de confiança).

	Tipos de vegetação (Fitofisionomias do Brasil)	Riqueza de espécies Observada	Riqueza de espécies estimada± Desvio padrão	Limite de confiança inferior	Limite de confiança superior
Amazônia					
1	Floresta Pluvial Sempreverde	3.977	4.188,40± 28,48	4.139,532	4.251,96
2	Floresta Estacional Semidecídua	2.659	3.046,20± 46,73	2.964,89	3.149,11
3	Floresta Inundável Pluvial Sempreverde	1.169	1.245,59± 18,37	1.217,18	1.290,76
4	Nanofloresta Pluvial Sempreverde	1.071	1.295,85± 38,11	1.232,67	1.383,71
5	Floresta Inundável Estacional Sempreverde	715	827,83± 23,98	789,73	885,36
6	Floresta Ripícola Estacional Semidecídua	711	1.009,10± 42,12	937,3	1.103,69
7	Savana Florestada Pluvial Sempreverde	463	828,75± 72,61	711,78	1.000,71
8	Floresta Nebular Sempreverde	307	402,71± 21,67	368,75	455,36
9	Nanofloresta Estacional Semidecídua	299	445,68± 38,98	386,9	543,76
10	Savana Estacional Semidecídua	299	438,17± 36,62	382,82	530,08
11	Nanofloresta Estacional Sempreverde	273	360,77± 24,08	324,76	421,83
12	Mosaico Marítimo Sempreverde	210	222,31± 7,42	214,13	246,64
13	Nanofloresta Nebular Sempreverde	174	397,44± 58,86	308,49	545,22
14	Floresta Inundável Marítima Sempreverde	158	158,89± 1,21	158,12	164,59
15	Savana Florestada Estacional Semidecídua	136	169,92± 10,53	154,72	197,46
Mata Atlântica					
1	Floresta Pluvial Sempreverde	3.217	3.429,71± 31,00	3.377,1	3.499,61
2	Floresta Estacional Semidecídua	3.080	3.468,17± 49,10	3.383,23	3.576,91
3	Floresta Nebular Sempreverde	1.888	2.207,59± 44,86	2.131,06	2.308,23
4	Nanofloresta Nebular Sempreverde	1.166	1.425,81± 38,72	1.360,32	1.513,38
5	Mosaico Marítimo Sempreverde	1.099	1.182,55± 19,25	1.152,5	1.229,48
6	Nanofloresta Estacional Sempreverde	947	1.103,66± 29,39	1.055,81	1.172,57
7	Nanofloresta Estacional Semidecídua	920	1.371,90± 61,36	1.266,73	1.508,97
8	Floresta Estacional Sempreverde	791	852,85± 17,05	827,39	896,13
9	Savana Estacional Semidecídua	585	663,75± 20,24	632,96	714,29
Cerrado					
1	Floresta Ripícola Estacional Semidecídua	2.127	2.660,04± 64,64	2.547,64	2.802,47
2	Floresta Estacional Semidecídua	1.017	1.354,37± 49,60	1.270,3	1.466,35
3	Floresta Estacional Decídua	833	943,43± 24,09	905,37	1.001,51
4	Savana Estacional Semidecídua	827	1.002,99± 36,06	945,26	1.088,89

5	Savana Florestada Estacional Semidecídua	804	1.022,33± 43,13	952,79	1.124,37
6	Nanofloresta Estacional Semidecídua	523	800,01± 43,91	726,42	900,22
7	Nanofloresta Estacional Decídua	503	584,67± 20,36	553,47	635,17
8	Floresta Inundável Estacional Sempreverde	218	229,52± 6,06	222,38	248,34
Caatinga					
1	Floresta Estacional Decídua	949	1.048,80± 22,38	1.013,65	1.103,07
2	Nanofloresta Rigidifoliada Semiárida Decídua	613	737,51± 31,09	689,89	814,62
3	Nanofloresta Latifoliada Semiárida Decídua	467	485,19± 6,90	475,86	504,32
4	Nanofloresta Estacional Decídua	173	181,28± 4,57	176,02	195,74
Pampa					
1	Floresta Ripícola Estacional Semidecídua	274	322,48± 17,25	298,63	369,39
2	Mosaico Marítimo Sempreverde	176	209,75± 13,25	192,07	246,9
3	Savana Estacional Decídua	33	33	-	-
Chaco					
1	Floresta Estacional Decídua	233	330,62± 23,59	294,21	388,71
2	Floresta Estacional Semidecídua	150	150	-	-

Material Suplementar 11. Curvas de rarefação (linhas contínuas) e extrapolação (linhas tracejadas) com 95% de intervalo de confiança para os números de Hill $q = 0$ (riqueza), representando o número de espécies arbóreas das fitofisionomias dos domínios fitogeográficos brasileiros. A) Amazônia (Amz); B) Mata Atlântica (Atl); C) Cerrado; D) Caatinga (Caa); E) Pampa (Pam); e F) Chaco (Cha). Os intervalos de confiança de 95% (área sombreada colorida que acompanha as linhas) foram obtidos através do método Bootstrap. Dados observados (sites) são indicados pelos pontos sólidos coloridos.



CAPÍTULO 2 – CONEXÕES FLORÍSTICAS DO COMPONENTE ARBÓREO DO BRASIL

Artigo será submetido para publicação no periódico: *Anais da Academia Brasileira de Ciências*

RESUMO

Investigamos as conexões florísticas entre os diferentes domínios fitogeográficos e entre diferentes tipos de vegetação do Brasil utilizando um amplo banco de dados (*NeoTropTree*). Avaliamos as particularidades e afinidades florísticas entre os domínios fitogeográficos e suas fitofisionomias apresentando seus padrões de variação utilizando mapas de distribuição geográfica, diagramas de Venn e de NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) e Análise de Espécies Indicadoras. O domínio Amazônico apresentou a maioria dos táxons exclusivos, o Cerrado teve o maior número de espécies compartilhadas e a Mata Atlântica foi o único domínio que manteve conexões florísticas exclusivas com todos os outros domínios, além de apresentar maior afinidade florística com a Caatinga e o Pampa. A Floresta Ripícola do Cerrado foi confirmada como possível rota migratória entre a Amazônia e a Mata Atlântica, bem como o Mosaico Marítimo Sempreverde (Restinga). Ainda, as Florestas Decíduas e as fitofisionomias da Caatinga evidenciaram-se como possíveis rotas de dispersão ao longo do diagonal Chaco-Cerrado-Caatinga. A maioria das espécies arbóreas do Brasil (~66%) é restrita a um único domínio. A disposição geográfica dos domínios e os eventos históricos (Quaternário) apareceram

como importantes mecanismos reguladores da riqueza de espécies nas comunidades. Os domínios fitogeográficos brasileiros apresentaram histórias evolutivas entrelaçadas, com grande similaridade de famílias e gêneros, mas com ampla diferenciação em nível de espécie, indicando processos de especiação regional e intercâmbio de espécies arbóreas entre os tipos de vegetação mais próximos. Esses padrões, embora previamente evidenciados em estudos regionais, surgiram pela primeira vez em uma análise integrada para todo o território do país de maior biodiversidade da Terra.

Palavras-chave: distribuição de espécies; *NeoTropTree*; rotas migratórias.

ABSTRACT

We investigated the floristic connections between different phytogeographic domains and between different vegetation types in Brazil using a large database (*NeoTropTree*). We evaluated the particularities and floristic affinities between the phytogeographic domains and their phytophysionomies by assessing floristic variation patterns using geographic distribution maps, Venn and NMDS diagrams, and Indicator Species Analysis. The Amazon domain had the most exclusive taxa, the Cerrado had the largest number of shared species, and the Atlantic Forest was the only domain that maintained exclusive floristic connections with each other domain, besides having the highest floristic affinity with Caatinga and Pampa. The Cerrado Riparian Forest has been confirmed as a possible migratory route between the Amazon and the Atlantic Forest, as well as the Evergreen Maritime Mosaic (Restinga). Besides, the Deciduous Forests and Caatinga's Phytophysionomies were evidenced as possible dispersal routes along the Chaco-Cerrado-Caatinga diagonal. Most tree species in Brazil (~66%) are exclusive to a single domain. The geographical arrangement of domains and historical (Quaternary) events appeared as important regulators of species richness in the communities. The Brazilian phytogeographic domains presented intertwined evolutionary histories, with great similarity of families and genera, but with wide differentiation at the species level, indicating processes of regional speciation and exchange of tree species among the nearest vegetation types. These patterns, although previously evidenced in regional studies, first emerged in an integrated analysis for the entire territory of the Earth's most biodiverse country.

Keywords: migratory routes; *NeoTropTree*; species distribution.

1. INTRODUÇÃO

O território brasileiro constitui-se das principais paisagens do mundo tropical (Mittermeier *et al.* 2005), organizado em seis domínios fitogeográficos (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Chaco e Pampa; Oliveira-Filho 2017) e constituído com a mais diversificada flora arbórea do planeta (Giulietti *et al.* 2005; Beech *et al.* 2017). Acredita-se que as paisagens atuais da vegetação brasileira tenham sido significativamente moldadas pela retração e expansão das florestas e savanas tropicais, no Quaternário (Joly *et al.* 1999), e que a dispersão e o intercâmbio de espécies entre as biotas continuam ocorrendo e sejam dependentes das configurações geográficas e desses eventos históricos, os quais são importantes mecanismos reguladores da riqueza de espécies nas comunidades (Schluter and Ricklefs 1993a; 1993b).

A dinâmica da retração e expansão das florestas atribuídas às flutuações climáticas do Quaternário retratam períodos úmidos, durante os quais as florestas tropicais Amazônica e Atlântica se expandiram formando um contínuo que isolou a vegetação seca da Caatinga e do Chaco, e períodos mais secos e frios, em que a vegetação úmida retraiu-se, havendo a expansão da vegetação seca, unindo a Caatinga e o Chaco, através do Cerrado, dessa forma isolando a vegetação úmida das florestas tropicais brasileiras (Bigarella 1975; Prado and Gibbs 1993; Gentry 1982; Joly *et al.* 1999). Como consequência dessa dinâmica, a distribuição atual da vegetação no Brasil apresenta-se organizada geograficamente com dois blocos de vegetação úmida separados por um corredor de vegetação aberta que transpassa a região central do Brasil (Prado and Gibbs 1993; Oliveira-Filho *et al.* 2006). O Pampa, no sul do Brasil, com sua vegetação predominantemente campestre, mas possuindo formações florestais, também é tido como resultado dessa dinâmica de distribuição da vegetação com processos de expansão e retração das florestas e savanas (Joly *et al.* 1999; Vélez *et al.* 2009).

O compartilhamento disjunto de espécies de plantas entre os domínios fitogeográficos brasileiros, fisicamente separados, ocorre em quantidade considerável e costuma ser explicado pela existência de vínculos florestais no passado (Andrade-Lima 1966; Mori *et al.* 1981; Oliveira-Filho and Ratter 1995; Ledo and Colli 2017). No entanto, esses padrões de distribuição disjuntos também são explicados por rotas migratórias sugeridas como corredores de conexão florística. Entre a Amazônia e a Mata Atlântica algumas rotas já foram descritas, como por exemplo: i) a rota de dispersão através das matas ciliares do Brasil Central, considerada o elo mais importante entre essas florestas tropicais da América do Sul (Oliveira-Filho and Ratter 2000; Oliveira-Filho and Fontes 2000); ii) a conexão florística "Ponte Nordeste", ligando a Amazônia Oriental à Mata Atlântica do Sudeste (Andrade-Lima 1982); iii) a "Ponte Sudeste-Noroeste", ocorrendo na forma de um corredor florestal contínuo e/ou vários fragmentos de floresta através dos quais as espécies poderiam ter "saltado ilhas" (Bigarella 1975); e iv) a possível rota migratória por corredores florestais que teriam atravessado o atual domínio da Caatinga em vários episódios desde o terciário tardio (Rizzini 1963; Andrade-Lima 1964). Para a diagonal seca, também foi proposta uma rota de migração na qual a Floresta Estacional Decídua seria um possível corredor de "pista dupla" entre a vegetação da Caatinga e o domínio do Chaco em toda a sua extensão (Taylor and Zappi 2004; Lemos and Zappi 2012).

A similaridade florística entre tipos de vegetação tem sido fortemente relacionada à distribuição espacial da vegetação (Jarenkow and Budke 2009). As distâncias geográficas, além das características climáticas e geoquímicas de cada área, são consideradas aspectos importantes para a diferenciação florística de um local (Tuomisto *et al.* 2003). A proximidade de fitofisionomias e as condições ambientais de uma região resultam em afinidades florísticas entre fitofisionomias diferentes, porém geograficamente próximas,

como o que acontece com as florestas ribeirinhas que possuem grande riqueza florística, reflexo da proximidade a diferentes tipos florestais e da heterogeneidade dos ambientes em que se distribuem (Oliveira-Filho *et al.* 1990; Oliveira-Filho *et al.* 2006; Giehl *et al.* 2011).

Nesse contexto, a conformação geográfica entre os domínios fitogeográficos possibilita e justifica a maioria dos padrões de compartilhamento de espécies de plantas no Brasil e a compreensão dessa fitogeografia é um passo importante para a conservação da sua rica biodiversidade. Assim, tomamos vantagem de um amplo banco de dados (*NeoTropTree*; Oliveira-Filho 2017) com listagens de táxons arbóreos do Brasil e sintetizamos as conexões da flora arbórea brasileira, buscando responder às seguintes perguntas: i) como a composição de espécies, gêneros e famílias varia no Brasil? ii) Quais as relações florísticas entre os domínios fitogeográficos brasileiros e quais são suas espécies indicadoras? Esperávamos encontrar maior similaridade entre domínios e formações vegetacionais geograficamente próximos e com fatores ambientais semelhantes, uma vez que a heterogeneidade ambiental e a substituição de espécies em diferentes regiões do Brasil proporcionam maior similaridade entre habitats diferentes, mas especialmente próximos (Oliveira-Filho *et al.* 2006; Giehl *et al.* 2011). Por outro lado, também tínhamos a expectativa de identificar evidências de conexões florísticas disjuntas, dirigidas pela retração e expansão da vegetação brasileira, devido às drásticas mudanças climáticas ocorridas no período quaternário (Ledru 1993; Prado and Gibbs 1993; Joly *et al.* 1999). Dessa forma, neste estudo apresentamos como novidades as relações florísticas entre todos os domínios fitogeográficos e as fitofisionomias mais ricas em espécies arbóreas do Brasil.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Trabalhamos com o território brasileiro, para o qual utilizamos as delimitações de domínios fitogeográficos de Oliveira-Filho (2017; Figura 1): Domínio Amazônico (Amz): região norte do Brasil; Domínio da Mata Atlântica (Atl): região leste, envolvendo o litoral brasileiro, adentrando no continente, particularmente no sudeste; Domínio do Cerrado (Cer): região central do Brasil; Domínio da Caatinga (Caa): região nordestina brasileira; Domínio do Pampa (Pam): extremo sul do Brasil; e Domínio do Chaco (Cha): limita-se a uma pequena porção localizada no sudoeste do Brasil, no estado de Mato Grosso do Sul (Prado and Gibbs 1993) (para detalhes, ver Castuera-Oliveira *et al.* dados não publicados – Capítulo 1 desta Tese).

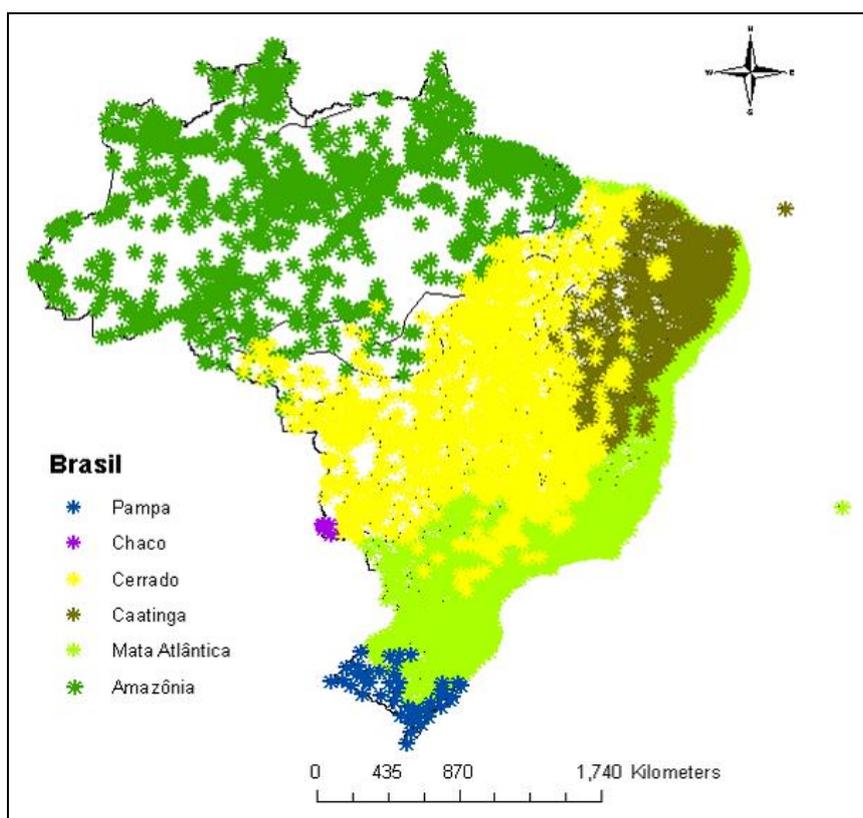


Figura 1. Território brasileiro e seus domínios fitogeográficos de acordo com o Sistema Fitogeográfico de Classificação proposto por Oliveira-Filho (2017): Domínios da Amazônia, da Mata Atlântica, da Caatinga, do Cerrado, do Pampa e do Chaco. Os asteriscos representam os sítios do *NeoTropTree*.

2.2. Banco de dados

Utilizamos o banco de dados *NeoTropTree* – *NTT* (Oliveira-Filho 2017) e obtivemos uma lista florística dos táxons arbóreos do Brasil. O *NTT* fornece a ocorrência de espécies arbóreas organizadas em sítios de 5 km de raio. Cada sítio corresponde a uma fitofisionomia. Para o *NTT*, árvores são definidas como plantas que atingem mais de 3 m de altura, sem se apoiar em outras plantas (Eisenlohr and Oliveira-Filho 2015). Os dados bióticos obtidos corresponderam a uma lista florística com 9.108 espécies arbóreas, 1.011 gêneros e 143 famílias, conforme o APG III (2009), distribuídas nos seis domínios fitogeográficos brasileiros (Tabela 1) e em 20 tipos de vegetação agrupados de acordo com o regime climático e o regime de renovação foliar, baseado no Sistema de Classificação Fitogeográfico descrito por Oliveira-Filho (2009; 2015; Figura 2).

Tabela 1. Constituição do banco de dados para os domínios fitogeográficos brasileiros de acordo com o *NeoTropTree* (*NTT*).

Regiões	Número de espécies	Número de gêneros	Número de famílias
Amazônia	5.482	800	128
Mata Atlântica	4.263	664	122
Cerrado	2.753	610	117
Caatinga	1.077	349	75
Pampa	322	176	64
Chaco	317	194	56
Total - Brasil	9.108	1.011	143

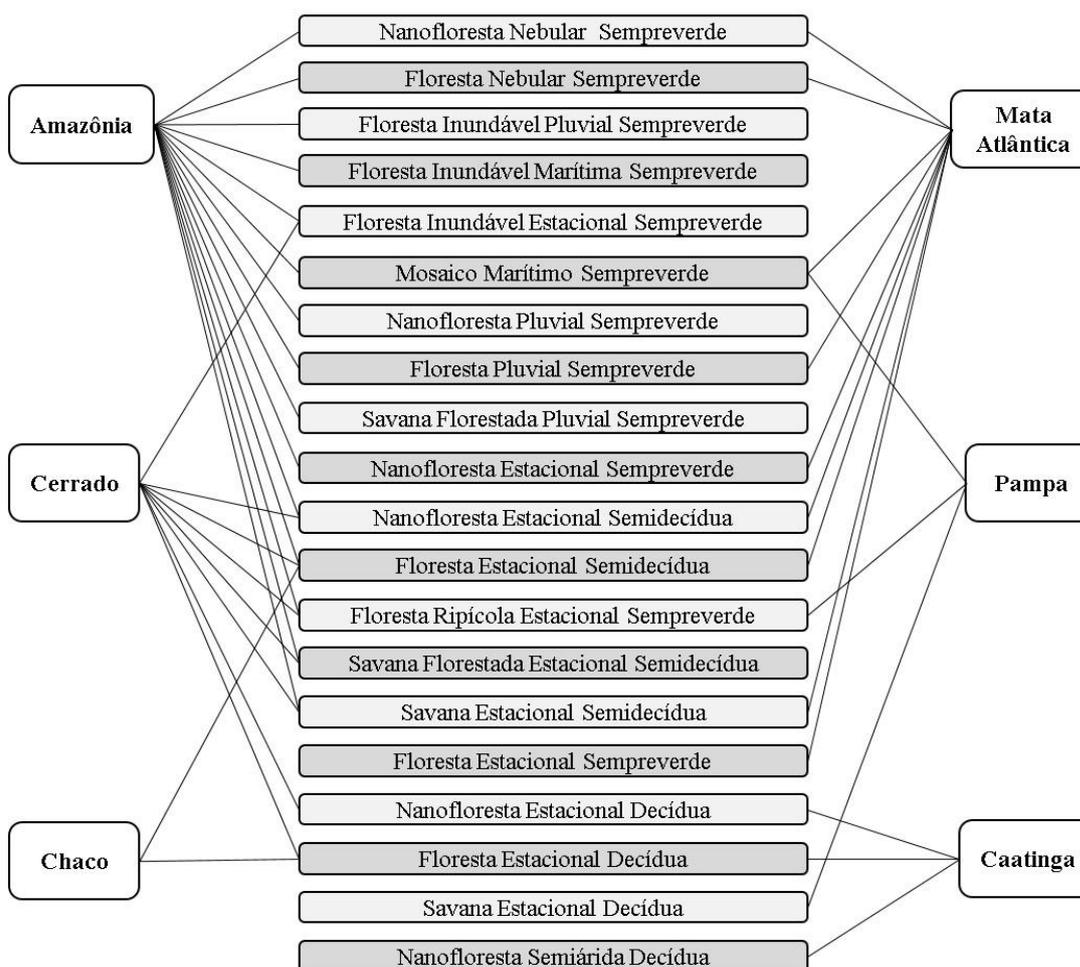


Figura 2. Tipos de vegetação (20 fitofisionomias) baseados no Sistema de Classificação Fitogeográfico descrito por Oliveira-Filho (2009; 2015), distribuídos entre os seis domínios fitogeográficos brasileiros.

2.3. Análise de dados

Para as análises de conexões florísticas, preparamos matrizes com listas florísticas por domínios e por fitofisionomias e matrizes de presença/ausência de registros de ocorrência para as espécies, gêneros e famílias arbóreas do Brasil. As matrizes de presença/ausência continham os sítios (localidades do *NeoTropTree*) nas linhas, as espécies arbóreas, os gêneros e as famílias (em planilhas separadas) posicionados nas colunas e os dados binários (0 ou 1) dispostos nas células. Construímos Diagramas de Venn para identificar os compartilhamentos e particularidades florísticas de cada domínio

e suas fitofisionomias. Plotamos os registros de ocorrências em mapas para ilustrar a distribuição geográfica das espécies arbóreas entre os domínios fitogeográficos.

Efetuamos uma Análise de Espécies Indicadoras (De Cáceres and Legendre 2009) para determinar as espécies mais associadas a cada domínio fitogeográfico do Brasil. A partir dessa análise obtivemos uma lista de espécies indicadoras que foram avaliadas de acordo com os valores bioindicadores: i) componente “A”, que indica a espécie que ocorre apenas em sítios pertencentes ao domínio fitogeográfico alvo; ii) componente “B”, que corresponde à frequência relativa de ocorrência da espécie nos sítios pertencentes ao total de sítios do domínio fitogeográfico alvo; e iii) “stat”, que é a média entre os componentes “A” e “B”. Selecionamos apenas as espécies com valor indicador de $A=1$ e $B=1$, pois espécies com valores altos em ambos os componentes (A e B) são consideradas boas para serem usadas como bioindicadores, uma vez que apresentam alto valor preditivo positivo (A) e são fáceis de encontrar (B) (De Cáceres and Legendre 2009).

Ordenamos os dados de ocorrência das espécies, gêneros e famílias por meio de NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) em duas dimensões, com 1.000 iterações, utilizando a distância de Simpson, que é indicada para casos de discrepância na riqueza entre os sítios (Baselga 2007). Interpretamos o *stress* conforme as “regras de ouro” de Clarke (1993), que sugere: i) $stress < 0,05$ = representação excelente; ii) $stress < 0,1$ = boa ordenação de NMDS; iii) $stress < 0,2$ = ordenação razoável, entretanto não é possível discutir detalhes minuciosos; iv) $stress > 0,2$ = ordenação inviável e a interpretação pode ficar comprometida; v) $stress$ entre 0,35 e 0,4 = amostras posicionadas aleatoriamente, mantendo pouca ou nenhuma relação com a similaridade original. Removemos as espécies, gêneros e famílias com até 10 registros de ocorrência para reduzir o *stress* a níveis aceitáveis (i.e., $< 0,2$).

Utilizamos o programa *Quantum GIS* (QGIS Development Team 2015; <http://www.qgis.org/en/site/>) para preparar os mapas de distribuição geográfica e a ferramenta <http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn/> para construir os diagramas de Venn. Realizamos as análises de Espécies Indicadoras e NMDS em ambiente R (R Core Team 2018). Utilizamos os pacotes: a) “indicspecies” (De Caceres and Legendre 2009), para efetuar a Análise de Espécies Indicadoras; b) “recluster” (Dapporto *et al.* 2015), para preparar a matriz de distância de Simpson; c) “vegan” (Oksanen *et al.* 2018), para processar o NMDS e d) “flora” (Carvalho 2017), para conferir e atualizar os nomes científicos de acordo com a Flora do Brasil 2020.

3. RESULTADOS

Conexões florísticas

Nossas análises indicaram a Amazônia como o domínio com maior número de táxons arbóreos exclusivos, o Cerrado como o que mais compartilha espécies arbóreas com os outros domínios fitogeográficos brasileiros (Figura 3) e a Mata Atlântica como o único domínio que mantém conexões florísticas exclusivas com cada um dos outros domínios no Brasil. Pampa e Caatinga apresentam maior similaridade florística com a Mata Atlântica e o Chaco brasileiro compartilha a maioria das suas espécies arbóreas com o Cerrado (Material Suplementar 2A).

No Brasil, 66,39% (6.047 das 9.108) de suas espécies arbóreas são únicas de algum dos seus domínios fitogeográficos (Figura 3 e Material Suplementar 1; ver também Castuera-Oliveira *et al.* dados não publicados¹). O domínio amazônico apresenta exclusividade de aproximadamente 70% (3.716) de suas 5.482 espécies arbóreas, além de 243 gêneros e 12 famílias que também foram específicos para esse domínio. A Mata Atlântica (com 4.263 espécies arbóreas) apresenta exclusividade de aproximadamente

metade de suas espécies arbóreas (2.105), contando também com 65 gêneros e cinco famílias exclusivas. O Cerrado possui apenas 148 espécies de árvores exclusivas (Figura 3), compartilhando 94,62% (2.605) de suas 2.753 espécies, das quais 756 são especificamente compartilhadas com a Amazônia e 422 espécies exclusivamente compartilhadas com a Mata Atlântica (Material Suplementar 1 e 2). Considerando o total de espécies compartilhadas pelo Cerrado, identificamos maior afinidade florística com a Mata Atlântica, com a qual compartilhou 1.703 espécies, correspondendo a 65,37% das espécies compartilhadas do Cerrado; no entanto, também identificamos alta similaridade do Cerrado com a Amazônia, compartilhando 1.616 espécies arbóreas (62,03% do total compartilhado). Assim, identificamos que 90,04% das espécies arbóreas do Cerrado também são encontradas no domínio da Amazônia, no domínio da Mata Atlântica ou em ambos (Figuras 3 e 5A; Material Suplementar 1 e 2).

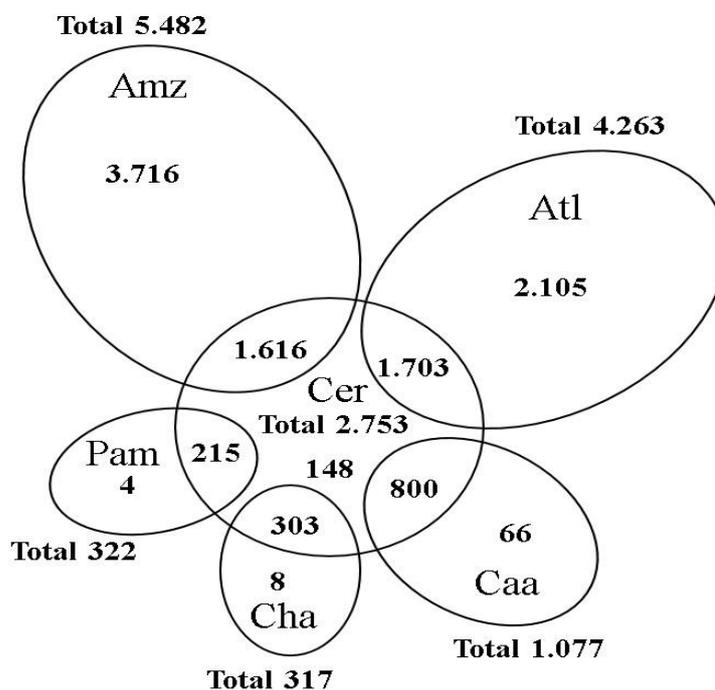


Figura 3. Diagrama esquemático representando o compartilhamento de espécies arbóreas do domínio do Cerrado com os demais domínios fitogeográficos do Brasil, o total de espécies arbóreas e o número de espécies exclusivas por domínio: Amazônia (Amz), Mata Atlântica (Atl), Cerrado (Cer), Caatinga (Caa), Pampa (Pam) e Chaco (Cha). O tamanho da forma representa a proporção de riqueza de espécies arbóreas em cada domínio fitogeográfico.

Entre as conexões exclusivas da Mata Atlântica, encontramos o compartilhamento único de 422 espécies com o Cerrado; 202 com a Caatinga; 142 com a Amazônia; 99 com o Pampa; e uma espécie exclusiva compartilhada com o Chaco. A Mata Atlântica é também o domínio que apresenta a maior afinidade florística (914 espécies) com a Caatinga e maior similaridade de espécies arbóreas (98,44% ou 317 árvores compartilhadas) com o Pampa (Material Suplementar 1, 2 e 5).

As maiores diferenças florísticas nos domínios fitogeográficos brasileiros ocorreram ao nível de espécies, evidenciando a grande exclusividade de arbóreas presentes na Amazônia e na Mata Atlântica (Figuras 3). Para gêneros e famílias, os diagramas apontaram que as diferenças no número de compartilhamentos são menores entre os domínios, como, por exemplo, para o Chaco, em que cada um dos outros domínios compartilharam uma média de 54 famílias com o mesmo (Material Suplementar 1 e 2). Além disso, a quantidade de famílias compartilhadas entre os três maiores domínios fitogeográficos do Brasil - Cerrado, Mata Atlântica e Amazônia - também foi semelhante (Cerrado e Mata Atlântica compartilharam 109 famílias; Cerrado e Amazônia, 111; Mata Atlântica e Amazônia, 110; e Cerrado, Mata Atlântica e Amazônia, 105) e as diferenças no número de gêneros compartilhados entre esses domínios foram similares (Cerrado e Mata Atlântica compartilharam 517 gêneros; Cerrado e Amazônia, 510; Mata Atlântica e Amazônia, 482; e esses três domínios compartilharam 435 gêneros; Material Suplementar 1 e 2).

Ao quantificarmos os quatro maiores domínios - Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica - encontramos quase todos os táxons arbóreos do Brasil, compreendendo 9.096 (99,86% das 9.108) espécies, 1.010 (99,9% dos 1.011) gêneros e 143 (100%) famílias (Figura 4A-B e Material Suplementar 3A-B). Identificamos maior afinidade florística do Cerrado e da Caatinga com a Mata Atlântica (1.703 e 914 espécies

compartilhadas, respectivamente), embora exista uma similaridade florística representativa entre o Cerrado e a Amazônia (1.616 espécies compartilhadas) e entre o Cerrado e a Caatinga (800 espécies compartilhadas; Figura 4A-B).

O Cerrado, a Mata Atlântica e o Pampa também apresentaram forte ligação florística entre si. Houve, principalmente, similaridade da flora arbórea da Mata Atlântica com composição de espécies de árvores do Pampa, destacando que 98,44% das espécies desse domínio também são encontradas no domínio atlântico (Figura 4C). Quanto aos táxons exclusivos, Cerrado e Mata Atlântica apresentaram proporções numéricas semelhantes aos níveis de gênero e família e grande quantidade de espécies exclusivas na Mata Atlântica (Figura 4C-D e Material Suplementar 3C-D).

Para os domínios pertencentes ao diagonal das formações abertas da América do Sul (Cerrado, Caatinga e Chaco), encontramos 33,41% (3.043) das 9.108 espécies arbóreas ocorrentes no Brasil, 63,50% (642) dos 1.011 gêneros e 82,51% (118) das 143 famílias (Figura 4E-F e Material Suplementar 3E-F). O Chaco apresentou forte ligação florística com o Cerrado e a Caatinga, compartilhando 95,90% (304) de suas 317 espécies, 96,90% (188) de seus 194 gêneros e 98,21% (55) de suas 55 famílias, embora tenhamos detectado maior similaridade florística do Chaco com o Cerrado (303 espécies, 188 gêneros e 55 famílias) e do Cerrado com a Caatinga (800 espécies, 323 gêneros e 75 famílias; Figura 4E e Material Suplementar 3E). Por outro lado, o diagrama de Venn produzido para esses três domínios apontou grande exclusividade de espécies arbóreas para o Cerrado (1.833 espécies), evidenciando que, mesmo pertencendo a esse grupo, o Cerrado estabeleceu maiores conexões florísticas arbóreas com a Amazônia e a Mata Atlântica, fato também confirmado no diagrama produzido para esses três maiores domínios (Figura 5A).

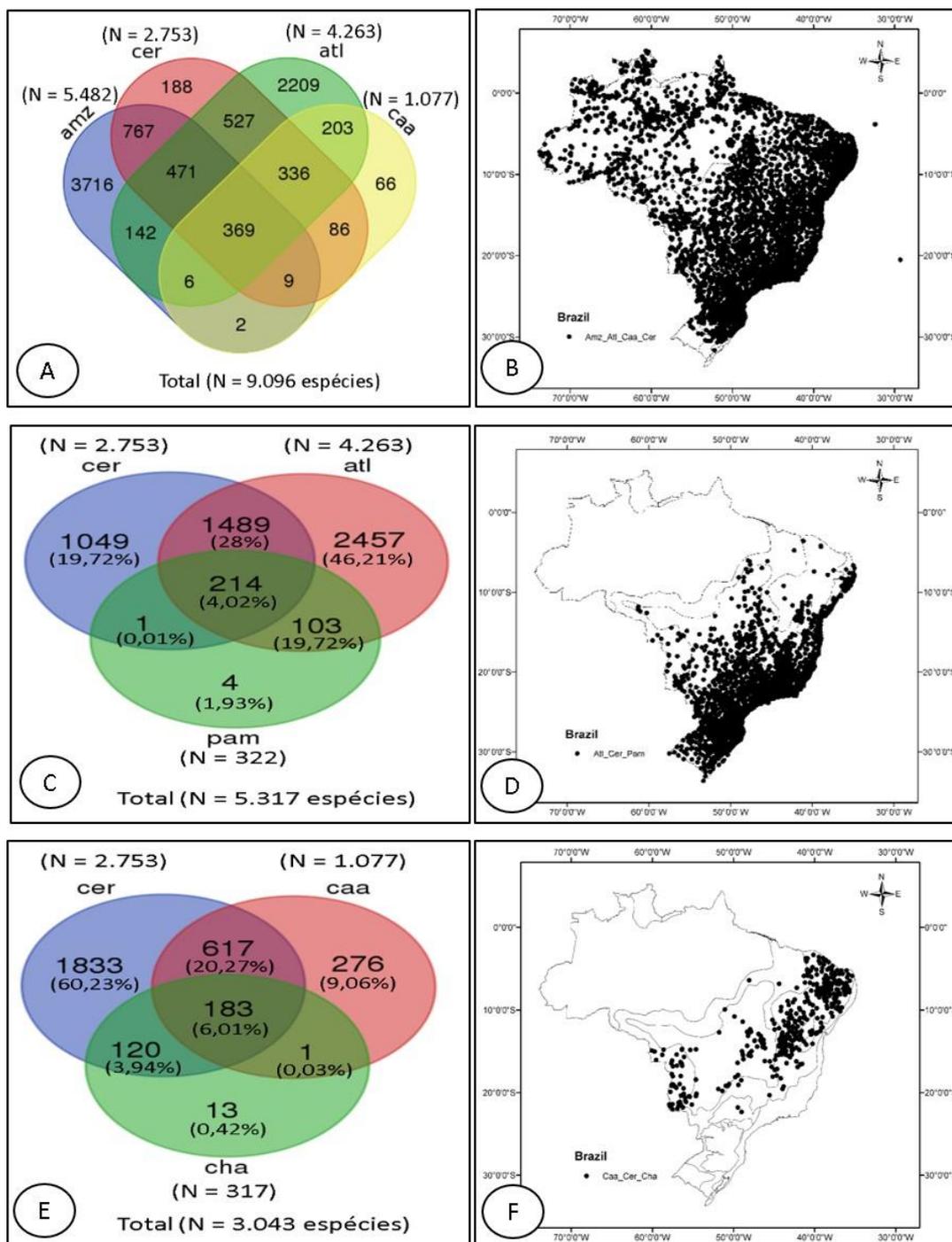


Figura 4. Diagramas de Venn e mapas de distribuição dos registros de ocorrência de espécies arbóreas obtidos do banco de dados *NeoTropTree* (Oliveira-Filho 2017). A) Compartilhamento de espécies arbóreas entre os quatro maiores domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); B) Distribuição geográfica dos registros de ocorrência das espécies arbóreas compartilhadas entre Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); C) Compartilhamento de espécies arbóreas entre os domínios do Cerrado (Cer), da Mata Atlântica (Atl) e do Pampa (Pam); D) Distribuição geográfica dos registros de ocorrência das espécies arbóreas compartilhadas entre Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Pampa (Pam); E) Compartilhamento de espécies arbóreas entre os domínios do diagonal das

formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha); e F) Distribuição geográfica dos registros de ocorrência das espécies arbóreas compartilhadas entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha).

Quanto aos táxons que possuem registros de ocorrências em todos os domínios fitogeográficos brasileiros (aqui referidos como táxons de ampla distribuição), o Brasil apresenta 44 (30,76% das 143) famílias, 81 (8,01% dos 1.011) gêneros e 39 (0,42% das 9.108) espécies arbóreas (Tabela 2). As famílias Fabaceae, Euphorbiaceae e Rubiaceae apresentaram o maior número de gêneros de ampla distribuição, com 12, cinco e cinco gêneros, respectivamente. O gênero *Zanthoxylum* (Rutaceae) conta com três espécies arbóreas (*Zanthoxylum caribaeum* Lam., *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg e *Zanthoxylum rhoifolium* Lam.) que ocorreram em todos os domínios fitogeográficos do Brasil (Tabela 2). Dentre as 39 espécies com ampla distribuição, 14 estão entre as 20 espécies arbóreas mais frequentes no Brasil e seus domínios.

Tabela 2. Táxons de ampla distribuição no Brasil. Lista de famílias, gêneros e espécies que ocorrem nos seis domínios fitogeográficos brasileiros: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco (Oliveira-Filho 2017).

Famílias (44) / Gêneros (81) / Espécies (39)
Anacardiaceae
<i>Schinus</i>
Annonaceae
<i>Annona</i>
Apocynaceae
<i>Aspidosperma</i>
<i>Tabernaemontana</i>
Araliaceae
<i>Schefflera</i>
Arecaceae
<i>Syagrus</i>
<i>Acrocomia</i>
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.
Asteraceae
Bignoniaceae

Handroanthus

Boraginaceae

Cordia

Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.

Cactaceae

Cereus

Cannabaceae

Celtis

Celtis iguanaea (Jacq.) Sarg.

Trema

Trema micrantha (L.) Blume

Caricaceae

Vasconcellea

Celastraceae

Maytenus

Clusiaceae

Garcinia

Garcinia gardneriana (Planch. & Triana) Zappi

Combretaceae

Terminalia

Cyatheaceae

Cyathea

Erythroxylaceae

Erythroxylum

Erythroxylum deciduum A.St.-Hil.

Euphorbiaceae

Alchornea

Gymnanthes

Manihot

Sapium

Sapium glandulosum (L.) Morong

Sebastiania

Sebastiania brasiliensis Spreng.

Fabaceae

Albizia

Albizia inundata (Mart.) Barneby & J.W.Grimes

Bauhinia

Cassia

Enterolobium

Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong

Erythrina

Inga

Inga vera Willd.

Machaerium

Mimosa

Mimosa bimucronata (DC.) Kuntze

Muelleria

Senegalia

Senna

Vachellia

Vachellia farnesiana (L.) Wight & Arn.

Lamiaceae

Aegiphila

Vitex

Lauraceae

Nectandra

Ocotea

Loganiaceae

Malpighiaceae

Bunchosia

Malvaceae

Luehea

Melastomataceae

Miconia

Meliaceae

Cedrela

Cedrela fissilis Vell.

Guarea

Guarea macrophylla Vahl

Trichilia

Trichilia elegans A.Juss.

Moraceae

Ficus

Maclura

Maclura tinctoria (L.) D.Don ex Steud.

Sorocea

Myrtaceae

Campomanesia

Eugenia

Eugenia florida DC.

Myrcia

Psidium

Nyctaginaceae

Pisonia

Phytolaccaceae

Seguiera

Seguiera americana L.

Picramniaceae

Picramnia

Picramnia sellowii Planch.

Piperaceae

Piper

Piper amalago L.

Polygonaceae

Coccoloba

Ruprechtia

Primulaceae

Myrsine

Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze

Rhamnaceae

Rubiaceae

Chomelia

Chomelia obtusa Cham. & Schltdl.

Guettarda

Machaonia

Machaonia brasiliensis (Hoffmanns. ex Humb.) Cham. & Schltdl.

Psychotria

Psychotria carthagenensis Jacq.

Randia

Randia calycina Cham.

Rutaceae

Esenbeckia

Pilocarpus

Zanthoxylum

Zanthoxylum caribaeum Lam.

Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.

Zanthoxylum rhoifolium Lam.

Salicaceae

Banara

Casearia

Casearia sylvestris Sw.

Xylosma

Sapindaceae

Allophylus

Allophylus edulis (A.St.-Hil., Cambess. & A.Juss.) Hieron. ex Niederl.

Cupania

Sapotaceae

Chrysophyllum

Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler) Engl.

Pouteria

Pouteria gardneriana (A.DC.) Radlk.

Simaroubaceae

Solanaceae*Cestrum**Cestrum strigilatum* Ruiz & Pav.*Solanum**Solanum caavurana* Vell.**Styracaceae***Styrax***Urticaceae***Cecropia**Cecropia pachystachya* Trécul*Urera**Urera baccifera* (L.) Gaudich. ex Wedd.**Verbenaceae***Aloysia**Aloysia virgata* (Ruiz & Pav.) Juss.*Citharexylum**Citharexylum myrianthum* Cham.

Para as fitofisionomias mais ricas em táxons arbóreos do Brasil (ver detalhes em Castuera-Oliveira *et al.* dados não publicados – Capítulo 1 desta Tese), os diagramas indicaram maior afinidade florística das Florestas Pluviais, Florestas Estacionais Semidecíduas e Florestas Nebulares com a flora arbórea da Floresta Ripícola do Cerrado (Figura 5C-F), quando comparadas com o mesmo tipo de fitofisionomia, porém de domínios diferentes. A Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado compartilhou mais espécies arbóreas com as Florestas Amazônica e Atlântica do que com as fitofisionomias do Cerrado (Figura 5B-C). Identificamos que, dentre as 3.716 espécies arbóreas da Amazônia compartilhadas com os demais domínios, 1.616 o são exclusivamente com o Cerrado e, dessas, 1.448 espécies ocorreram na Floresta Ripícola do Cerrado (Figura 5A-B). Considerando a Mata Atlântica, das 2.105 espécies compartilhadas com outros domínios, 1.703 foram compartilhadas com o Cerrado e 1.372 também foram encontradas na Floresta Ripícola ao longo do Cerrado (Figura 5A-B). Entre as maiores fitofisionomias do domínio do Cerrado, encontramos menor similaridade florística, mostrando que a Floresta Ripícola compartilha 612 espécies arbóreas com a Savana

Florestada Estacional Semidecídua (Cerradão) e 553 com a fitofisionomia Savana Estacional Semidecídua (Cerrado, Cerrado de Murundus e Cerrado rupícola; Figura 5C).

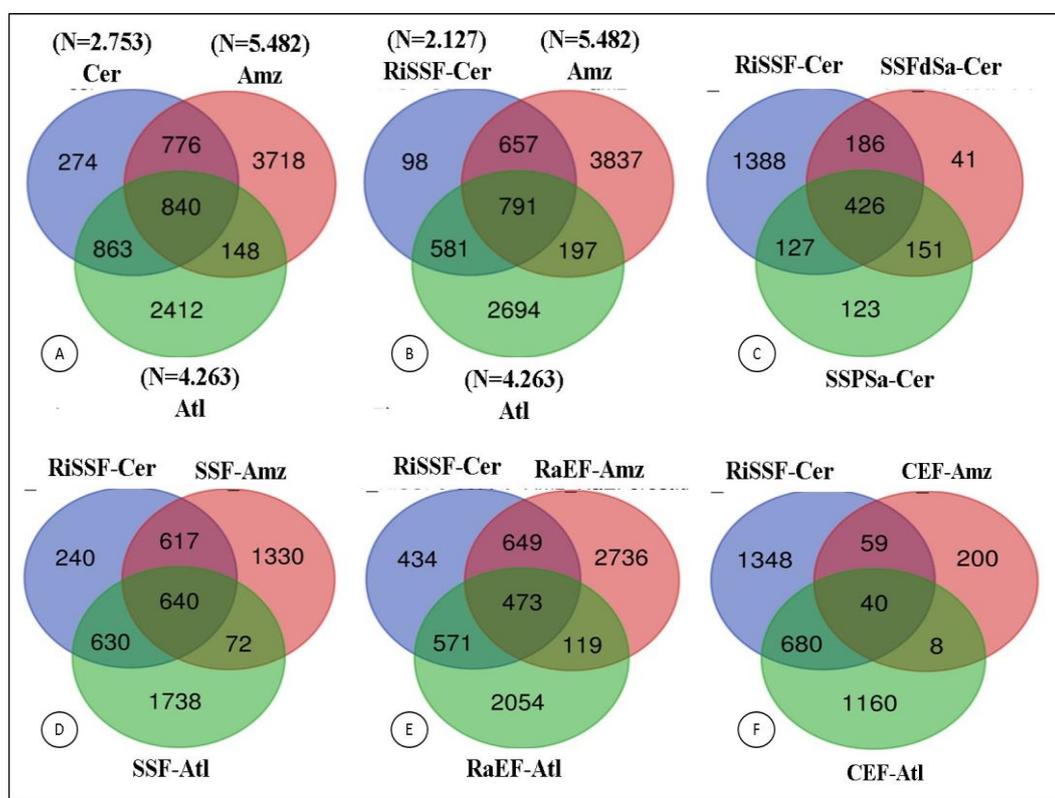


Figura 5. Diagramas de Venn com compartilhamento de espécies arbóreas do Brasil. A) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Cerrado (Cer), Amazônia (Amz) e Mata Atlântica (Atl); B) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer) e os domínios da Amazônia (Amz) e da Mata Atlântica (Atl); C) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer) e as fitofisionomias do Cerrado Savana Estacional Semidecídua (SSPSa-Cer) e Savana Florestada Estacional Semidecídua (SSFfSa-Cer); D) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer), a Floresta Estacional Semidecídua da Amazônia (SSF-Amz) e Floresta Estacional Semidecídua da Mata Atlântica (SSF-Atl); E) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer), a Floresta Pluvial Sempreverde da Amazônia (RaEF-Amz) e a Floresta Pluvial Sempreverde da Mata Atlântica (RaEF-Atl); e F) Compartilhamento de espécies arbóreas entre Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado (RiSSF-Cer), a Floresta Nebular Sempreverde da Amazônia (CEF-Amz); e Floresta Nebular Sempreverde da Mata Atlântica (CEF-Atl).

Espécies indicadoras

A Amazônia apresentou 1.072 espécies indicadoras, dentre as quais 700 foram de ocorrência específica desse domínio (valor bioindicador A=1); a Mata Atlântica apresentou 296 espécies indicadoras, sendo 112 específicas (A=1); o Cerrado teve 117, sendo 11 específicas (A=1); na Caatinga identificamos 222 espécies indicadoras, com 48 de ocorrência específica (A=1) desse domínio; no Pampa, 88 espécies indicadoras e dessas, apenas quatro ocorre unicamente nesse domínio (A=1); e no Chaco, 126, com oito espécies indicadoras específicas (A=1) e uma espécie indicadora que ocorre em todos os sítios do domínio chaquenho no Brasil (valor bioindicador B=1).

Dentre todas as espécies indicadoras, as que apresentaram maior valor indicador (“stat”) foram *Virola elongata* (Benth.) Warb. (Myristicaceae) para a Amazônia, *Aniba firmula* (Nees and Mart.) Mez (Lauraceae) para a Mata Atlântica, *Pterodon pubescens* (Benth.) Benth (Fabaceae) para o Cerrado, *Neocalyptrocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo and Iltis (Capparaceae) para a Caatinga, *Cereus hildmannianus* subsp. *uruguayanus* (R.Kiesling) N.P.Taylor (Cactaceae) para o domínio do Pampa e *Cereus stenogonus* K.Schum. (Cactaceae) para o domínio do Chaco (Tabela 3).

As 10 espécies indicadoras da Amazônia com valor bioindicador A=1 e com os maiores valores de “stat” têm registros de ocorrência na Floresta Inundável Pluvial Sempreverde, na Floresta Pluvial Sempreverde e na Floresta Estacional Semidecídua, além de outras fitofisionomias dentro do domínio amazônico. Na Mata Atlântica, as 10 espécies indicadoras com os valores de “stat” mais altos ocorrem simultaneamente na Floresta Nebular Sempreverde e na Floresta Pluvial Sempreverde; dessas 10 espécies, oito também ocorrem na Floresta Estacional Sempreverde e seis no Mosaico Marítimo Sempreverde. Para o Cerrado, as espécies indicadoras (A=1) possuem registros de ocorrência nas fitofisionomias características desse domínio (Savana Estacional Semidecídua e Savana

Florestada Estacional Semidecídua). Na Caatinga, nove das 10 espécies bioindicadoras mais representativas ocorrem na Nanofloresta Semiárida Decídua e na Floresta Estacional Decídua. Três das quatro espécies indicadoras (A=1) exclusivas do domínio do Pampa ocorrem na Savana Estacional Decídua (Espinilho). Para o Chaco, as oito espécies arbóreas bioindicadoras exclusivas desse domínio (A=1) ocorrem apenas na Floresta Estacional Decídua (Tabela 3).

Tabela 3. Lista das principais espécies arbóreas indicadoras, com os maiores valores de “stat” e valores bioindicadores A=1 e B=1, de cada domínio fitogeográfico brasileiro (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco) e os tipos de fitofisionomias em que ocorrem. *p*: significância estatística.

Espécies (Famílias)	A	B	stat	p	Fitofisionomias
Amazônia					
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb. (Myristicaceae)	1	0,550898	0,742	0,001	Floresta Pluvial Sempreverde Nanofloresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Nanofloresta Estacional Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde
<i>Gustavia hexapetala</i> (Aubl.) Sm. (Lecythidaceae)	1	0,347305	0,589	0,001	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Marítima Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde
<i>Mabea nitida</i> Spruce ex Benth. (Euphorbiaceae)	1	0,320958	0,567	0,002	Floresta Pluvial Sempreverde Nanofloresta Pluvial Sempreverde Savana Florestada Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Inundável Marítima Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Nanofloresta Estacional Sempreverde
<i>Carapa guianensis</i> Aubl. (Meliaceae)	1	0,257485	0,507	0,003	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Marítima Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	1	0,250299	0,5	0,004	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua

(Sapotaceae)					Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Nebular Sempreverde Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
<i>Eschweilera albiflora</i> (DC.) Miers (Lecythidaceae)	1	0,233533	0,483	0,008	Floresta Pluvial Sempreverde Nanofloresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua
<i>Micropholis egensis</i> (A.DC.) Pierre (Sapotaceae)	1	0,233533	0,483	0,006	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua
<i>Theobroma subincanum</i> Mart. (Malvaceae)	1	0,233533	0,483	0,003	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Inundável Marítima Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
<i>Crudia amazonica</i> Spruce ex Benth. (Fabaceae)	1	0,222754	0,472	0,002	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua
<i>Guatteria megalophylla</i> Diels (Annonaceae)	1	0,222754	0,472	0,003	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Pluvial Sempreverde Floresta Inundável Semidecídua Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua

Mata Atlântica

<i>Aniba firmula</i> (Nees & Mart.) Mez (Lauraceae)	1	0,29062	0,539	0,005	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Nanofloresta Estacional Sempreverde Mosaico Marítimo Sempreverde Nanofloresta Estacional Semidecídua Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde
<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek (Aquifoliaceae)	1	0,2424	0,492	0,016	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Estacional Sempreverde
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg. (Rubiaceae)	1	0,2358	0,486	0,011	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Nanofloresta Estacional Sempreverde Floresta Estacional Sempreverde

<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez (Lauraceae)	1	0,23118	0,481	0,005	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Estacional Sempreverde Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O.Berg (Myrtaceae)	1	0,22853	0,478	0,008	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Estacional Sempreverde Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde Mosaico Marítimo Sempreverde
<i>Inga subnuda</i> Salzm. ex Benth. (Fabaceae)	1	0,21731	0,466	0,015	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Mosaico Marítimo Sempreverde Floresta Estacional Sempreverde Nanofloresta Estacional Sempreverde Nanofloresta Estacional Semidecídua Floresta Nebular Sempreverde
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb. (Myristicaceae)	1	0,214	0,463	0,01	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Nebular Sempreverde Mosaico Marítimo Sempreverde
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne (Fabaceae)	1	0,19485	0,441	0,005	Floresta Nebular Sempreverde Mosaico Marítimo Sempreverde Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Nanofloresta Estacional Semidecídua Floresta Estacional Sempreverde
<i>Leandra regnellii</i> (Triana) Cogn. (Melastomataceae)	1	0,19419	0,441	0,009	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde
<i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn. (Lauraceae)	1	0,18032	0,425	0,01	Floresta Pluvial Sempreverde Floresta Estacional Semidecídua Floresta Estacional Sempreverde Nanofloresta Estacional Sempreverde Floresta Nebular Sempreverde Nanofloresta Nebular Sempreverde Mosaico Marítimo Sempreverde
Cerrado					
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth. (Fabaceae)	1	0,23946	0,489	0,008	Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
<i>Copaifera oblongifolia</i>	1	0,17937	0,424	0,034	Savana Florestada Estacional Semidecídua

Mart. ex Hayne (Fabaceae)					Savana Estacional Semidecídua Nanofloresta Estacional Semidecídua Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
<i>Eriotheca pubescens</i> (Mart. & Zucc.) Schott & Endl. (Malvaceae)	1	0,15695	0,396	0,031	Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua
<i>Kielmeyera speciosa</i> A.St.-Hil. (Calophyllaceae)	1	0,15426	0,393	0,027	Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua
<i>Aspidosperma nobile</i> Müll.Arg. (Apocynaceae)	1	0,12735	0,357	0,021	Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua
<i>Myrcia albotomentosa</i> DC. (Myrtaceae)	1	0,10942	0,331	0,007	Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua
<i>Copaifera elliptica</i> Mart. (Fabaceae)	1	0,01794	0,134	0,047	Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua
<i>Chamaecrista machaerifolia</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby (Fabaceae)	1	0,01614	0,127	0,038	Floresta Estacional Decídua Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua
<i>Eugenia matogrossensis</i> Sobral (Myrtaceae)	1	0,01525	0,123	0,047	Floresta Estacional Semidecídua Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
<i>Talisia subalbans</i> Radlk. (Sapindaceae)	1	0,01525	0,123	0,038	Floresta Estacional Semidecídua Savana Florestada Estacional Semidecídua Savana Estacional Semidecídua Floresta Ripícola Estacional Semidecídua

Caatinga

<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Iltis (Capparaceae)	1	0,489933	0,7	0,001	Nanofloresta Semiárida Decídua Floresta Estacional Decídua
<i>Colicodendron yco</i> Mart. (Capparaceae)	1	0,380313	0,617	0,001	Nanofloresta Semiárida Decídua Floresta Estacional Decídua
<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A.Robyns (Malvaceae)	1	0,302013	0,55	0,004	Nanofloresta Semiárida Decídua Floresta Estacional Decídua
<i>Senegalia piauhiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger (Fabaceae)	1	0,302013	0,55	0,001	Nanofloresta Semiárida Decídua Floresta Estacional Decídua
<i>Pithecellobium diversifolium</i> Benth. (Fabaceae)	1	0,279642	0,529	0,003	Nanofloresta Semiárida Decídua Floresta Estacional Decídua
<i>Erythroxylum pungens</i> O.E.Schulz (Erythroxylaceae)	1	0,250559	0,501	0,002	Nanofloresta Semiárida Decídua Floresta Estacional Decídua

Harrisia adscendens
(Gürke) Britton &
Rose (Cactaceae) 1 0,223714 0,473 0,007 Nanofloresta Semiárida Decídua
Floresta Estacional Decídua

Jatropha mutabilis
(Pohl) Baill. 1 0,223714 0,473 0,012 Nanofloresta Semiárida Decídua
(Euphorbiaceae) Floresta Estacional Decídua

Coursetia rostrata
Benth. (Fabaceae) 1 0,199105 0,446 0,01 Nanofloresta Semiárida Decídua
Floresta Estacional Decídua

Pilosocereus
chrysostele (Vaupel)
Byles & G.D.Rowley 1 0,187919 0,433 0,008 Nanofloresta Semiárida Decídua
(Cactaceae) Floresta Estacional Decídua

Pampa

Cereus hildmannianus
subsp. *uruguayanus*
(R.Kiesling) 1 0,28571 0,535 0,001 Mosaico Marítimo Sempreverde
N.P.Taylor (Cactaceae) Floresta Ripícola Estacional Semidecídua

Prosopis affinis
Spreng. (Fabaceae) 1 0,04762 0,218 0,005 Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
Savana Estacional Decídua

Prosopis nigra
(Griseb.) Hieron. 1 0,04762 0,218 0,005 Floresta Ripícola Estacional Semidecídua
(Fabaceae) Savana Estacional Decídua

Lycium cestroides
Schltdl. (Solanaceae) 1 0,02381 0,154 0,013 Savana Estacional Decídua

Chaco

Cereus stenogonus
K.Schum. (Cactaceae) 1 0,5 0,707 0,001 Floresta Estacional Decídua

Schinopsis balansae
Engl. (Anacardiaceae) 1 0,5 0,707 0,001 Floresta Estacional Decídua
Floresta Estacional Semidecídua

Senegalia praecox
(Griseb.) Seigler &
Ebinger (Fabaceae) 1 0,3333 0,577 0,001 Floresta Estacional Decídua

Stetsonia coryne
(Salm-Dyck) Britton
& Rose (Cactaceae) 1 0,3333 0,577 0,001 Floresta Estacional Decídua

Trithrinax
schizophylla Drude 1 0,3333 0,577 0,001 Floresta Estacional Decídua
(Arecaceae)

Acanthosyris falcata
(Mart. & Eichler) 1 0,1667 0,408 0,001 Floresta Estacional Decídua
Griseb. (Santalaceae)

Coccoloba
paraguariensis Lindau 1 0,1667 0,408 0,003 Floresta Estacional Decídua
(Polygonaceae)

Zygia morongii
Barneby &
J.W.Grimes 1 0,1667 0,408 0,001 Floresta Estacional Decídua
(Fabaceae)

<i>Libidibia paraguariensis</i> (D.Parodi) G.P.Lewis (Fabaceae)	0,9946	1	0,997	0,001	Floresta Estacional Decídua (Cer) Floresta Estacional Decídua (Cha) Floresta Estacional Semidecídua
---	--------	---	-------	-------	---

Gradientes da Vegetação

Os domínios fitogeográficos brasileiros formaram um contínuo florístico ao longo do primeiro eixo do NMDS, da esquerda para a direita, iniciando pela Amazônia, seguindo pelo Cerrado e Mata Atlântica, passando pelo Pampa e Chaco e chegando ao domínio da Caatinga (Figura 6A). Esse padrão reforça os resultados dos diagramas de Venn, ilustrando a grande exclusividade de espécies arbóreas da Amazônia, porém mantendo similaridades com Cerrado e Mata Atlântica e maior distinção com relação à flora da Caatinga. O domínio do Pampa concentrou-se na região superior do gráfico, apresentando distância florística com a Amazônia e grande afinidade com a flora arbórea da Mata Atlântica. Os diagramas para gêneros e famílias (Material Suplementar 4A-B) indicaram maior afinidade entre os diferentes domínios fitogeográficos, quando comparados ao diagrama para espécie (Figura 6A). O estresse foi de 0,1894, indicando que a análise apresentou nível aceitável para discussão dos dados.

Em termos fitofisionômicos, o diagrama de ordenação apontou grande distinção florística das Florestas Inundáveis com as demais fitofisionomias brasileiras (extremo esquerdo da ordenação). As fitofisionomias florestais Pluvial Sempreverde, Estacional Semidecídua, Ripícola e Nebular dos domínios Atlântico, do Cerrado e do Pampa formaram um grupo contínuo e coeso, apresentando maior distinção florística com a Floresta Pluvial Sempreverde e a Floresta Estacional Semidecídua da Amazônia. No diagrama de ordenação, toda a vegetação da Floresta Ripícola manteve-se na região central intermediária em relação às demais fitofisionomias do Brasil, indicando que as possíveis conexões entre os domínios brasileiros provavelmente ocorre, majoritariamente, através

dessa formação vegetal, assim como uma parte da fitofisionomia Mosaico Marítimo Sempreverde, que também se organizou em posição florística intermediária à maioria das fitofisionomias. O Mosaico Marítimo Sempreverde também se distribuiu paralelamente à maioria das fitofisionomias na Mata Atlântica. As formações típicas da Caatinga (Caatinga rupícola, Caatinga alcalina, Caatinga arenícola e Caatinga Quartzosa) agruparam-se com a vegetação da Floresta Estacional Decídua da própria Caatinga, do Chaco e do Cerrado e conectaram-se às fitofisionomias características do Cerrado, isto é, Savana Florestada Estacional Semidecídua (Cerradão) e Savana Estacional Semidecídua (Cerrado, Cerrado de Murundus e Cerrado Rupícola), que também se agruparam com a Savana Estacional Semidecídua da Mata Atlântica (Campo Rupícola; Figura 6B).

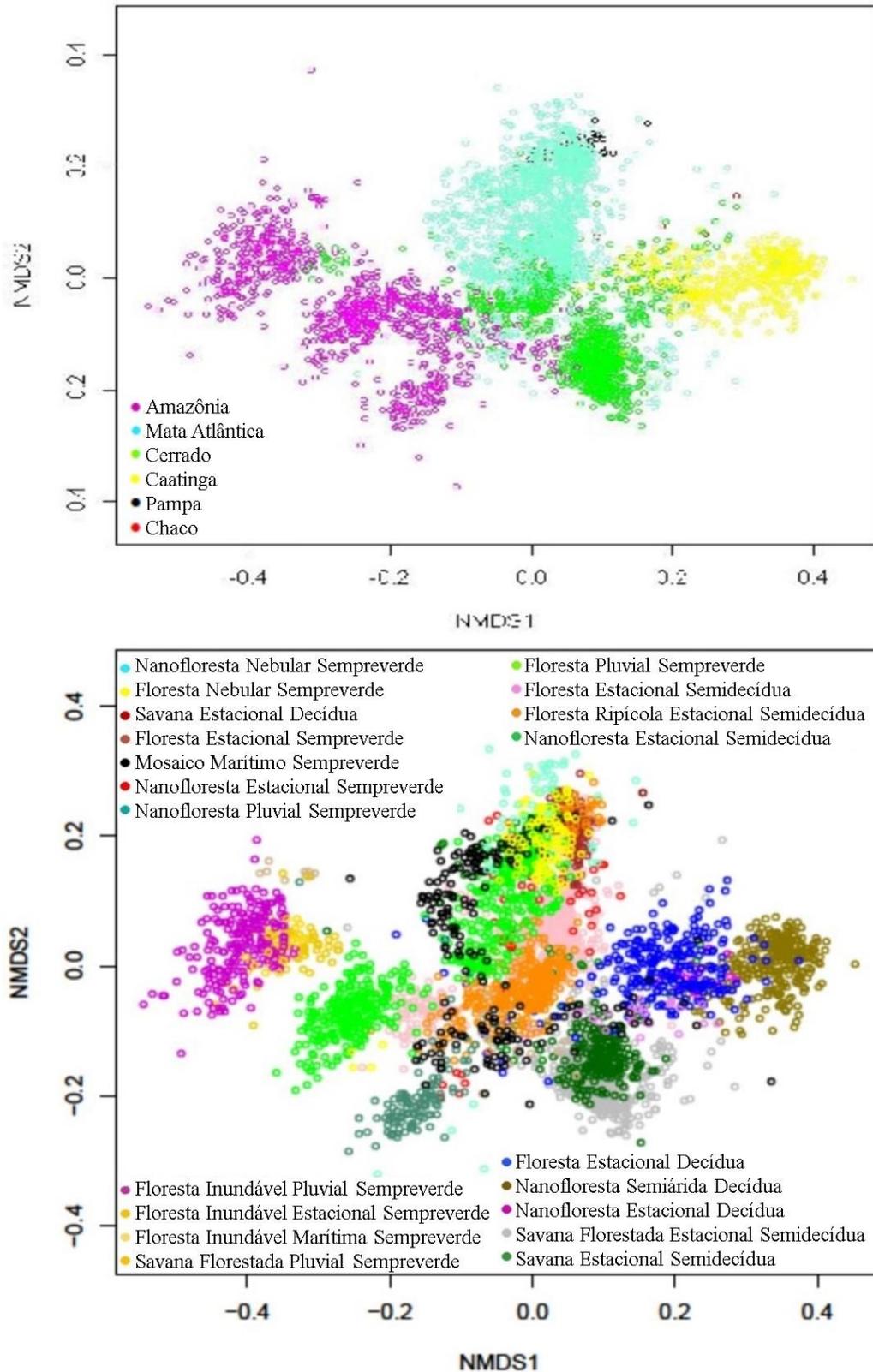


Figura 6. Diagrama de ordenação produzido pelo método NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) para espécies: A) os seis domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco; e B) as 20 fitofisionomias do Brasil. Estresse: 0,1894.

4. DISCUSSÃO

Conexões Florísticas

A Amazônia foi o domínio que deteve o maior número de espécies arbóreas exclusivas no Brasil. Várias justificativas podem explicar esse fato, como, por exemplo, a elevação da Cordilheira dos Andes há aproximadamente 15 milhões de anos, gerando grandes mudanças na drenagem da Bacia Amazônica, alterando drasticamente o solo, originando novos habitats com possíveis processos de especiação; também o intercâmbio de espécies pelo Istmo do Panamá, há cerca de três milhões de anos (Fiaschi and Pirani 2009), e a possível propensão para ocorrência de especiação em ambientes florestais (Gentry 1989). Além disso, as barreiras físicas e climáticas constituídas pelo Cerrado, com a frequência de fogo ocorrendo em média a cada dois anos (Eiten 1972), juntamente com o clima seco e a formação do corredor xérico, somadas à diminuição da temperatura (Nimer 1979) quando comparada aos demais domínios brasileiros, podem ter contribuído para a limitação da dispersão da flora arbórea do domínio amazônico. Nesse sentido, a maioria das espécies da Amazônia é tida como mais sensível ao clima seco e frio (Salati 1985) e isso deve ter limitado o estabelecimento e colonização dessa vegetação em outros domínios e, conseqüentemente, mantido sua composição florística arbórea mais idiossincrática.

A maioria dos compartilhamentos das espécies arbóreas dos domínios fitogeográficos brasileiros envolveu o Cerrado, possivelmente pela sua localização central no Brasil (Méio *et al.* 2003), o que o leva a se conectar fisicamente com a maioria dos demais domínios (Chaco, Caatinga, Mata Atlântica e Amazônia). O Cerrado, constituído em grande parte pela savana tropical mais diversificada do mundo, também compartilhou a maioria de suas espécies arbóreas, gêneros e famílias com os domínios predominantemente florestais (Mata Atlântica e Amazônia), mesmo pertencendo ao diagonal das formações abertas juntamente com a Caatinga e o Chaco (Prado and Gibbs 1993). Essa grande

afinidade florística entre Cerrado e florestas úmidas pode ser resultado da existência do corredor úmido formado pela Floresta Ripícola (Riverine Seasonally Semideciduous Forest) ao longo do Cerrado, pois esse tipo de vegetação tem sido considerado bastante favorável para a presença de muitas espécies oriundas dos ambientes florestais (Oliveira Filho and Ratter 1995; 2000).

Nossos resultados também demonstraram, ao contrário de outros estudos (Rizzini 1963; Oliveira-Filho and Ratter 1995; Oliveira-Filho and Fontes 2000; Méio *et al.* 2003; Françoso *et al.* 2016), que a similaridade florística da Mata Atlântica com o Cerrado não é tão maior que a afinidade florística desse com a Amazônia, sugerindo que a composição de espécies arbóreas do Cerrado teve troca simultânea e similar com a Amazônia e a Mata Atlântica. A similaridade no número e tipo de gêneros e famílias compartilhadas entre os domínios Amazônico, Atlântico e do Cerrado, além da afinidade de gêneros e de famílias entre os quatro maiores domínios brasileiros (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga), indicam histórias evolutivas entrelaçadas, com conexões passadas, sugerindo semelhanças de tempo evolutivo entre esses domínios (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Por outro lado, a discrepância no número de espécies exclusivas nos domínios predominantemente florestais (Amazônia e Mata Atlântica) sugere muitos processos de especiação (tempo evolutivo recente) na flora arbórea do Brasil, ocorrendo principalmente em ambientes de florestas, o que era esperado.

As conexões florísticas do domínio atlântico com todos os demais domínios brasileiros podem ser consequência do fato de a Mata Atlântica ser considerada a formação florestal mais antiga do Brasil (Leitão-Filho 1987; Rizzini 1997; Eberhard and Bermingham 2005; Pennington *et al.* 2006) e apresentar ampla extensão latitudinal e longitudinal, acompanhando o litoral brasileiro desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, adentrando o continente principalmente na região sudeste (Ab'Sáber 2003;

Coutinho 2016), mantendo contato físico com vários domínios fitogeográficos e possibilitando a troca arbórea entre esses. As conexões encontradas para a Mata Atlântica, mostrando a existência de padrões de distribuição disjunta de várias espécies arbóreas compartilhadas com a Floresta Amazônica, são suportadas pelos períodos de expansão das florestas (Ledru 1993) durante as mudanças climáticas do Quaternário e a possibilidade de conexão entre as floras das florestas tropicais úmidas (Rizzini 1963; Prance 1982). A forte ligação florística entre Cerrado, Mata Atlântica e Pampa e, principalmente, a grande influência da Mata Atlântica na flora arbórea do Pampa também evidenciaram a expansão e a retração das florestas, nas quais as florestas atlânticas se estenderam para o domínio pampeano em condições de climas úmidos e, no período de clima semiárido, se retraíram mantendo-se restritas, no Pampa, apenas em regiões úmidas próximas de rios e nascentes (Joly *et al.* 1999), constituindo as atuais formações florestais encontradas nesse domínio (Floresta Ripícola Estacional Semidecídua, Mosaico Marítimo Sempreverde e Savana Estacional Decídua/Espinilho).

A proposta de conexões florísticas recentes entre as florestas tropicais neotropicais (Rizzini 1963; Oliveira-Filho and Ratter 1995; Oliveira-Filho and Fontes 2000) foi reforçada pelos nossos resultados, que indicaram a Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado como a principal rota de dispersão das espécies arbóreas dos domínios Amazônico e Atlântico, conforme amplamente apontado na literatura (Rizzini 1963; Oliveira-Filho and Ratter 1995; Oliveira-Filho and Ratter 2000; Oliveira-Filho and Fontes 2000). Da mesma forma, a presença da flora arbórea do Mosaico Marítimo Sempreverde, na análise de ordenação, intermediando a maioria das fitofisionomias brasileiras sugere que essa fitofisionomia também é uma rota importante para o intercâmbio de espécies arbóreas no Brasil, particularmente entre os habitats atlânticos e desses com a Caatinga, Cerrado e Pampa. Assim como a Floresta Ripícola, o Mosaico

Marítimo Sempreverde mantém conexão com diversos tipos de fitofisionomias ao longo de sua ampla distribuição, que nesse caso percorre o litoral de sul a nordeste do Brasil (ver também Rizzini 1997).

As fitofisionomias mais representativas em riqueza de espécies arbóreas (Floresta Pluvial Sempreverde, Floresta Estacional Semidecídua e Floresta Nebular Sempreverde) apresentaram maior afinidade arbórea com a Floresta Ripícola Estacional Semidecídua do Cerrado do que entre fitofisionomias iguais, porém de domínios diferentes, confirmando a hipótese de que fitofisionomias diferentes, mas geograficamente próximas, têm floras arbóreas mais similares que fitofisionomias semelhantes, mas distantes entre si (Oliveira-Filho *et al.* 2006). Possivelmente, a menor similaridade de espécies arbóreas entre fitofisionomias iguais de domínios diferentes que encontramos aqui seja resultado da alta heterogeneidade ambiental (condições climáticas e edáficas próprias de cada domínio) e substituição de espécies nas diferentes regiões do Brasil (Giehl *et al.* 2011).

O Chaco brasileiro apresentou forte ligação florística com a Caatinga e o Cerrado ao nível de espécies, gêneros e famílias. Entretanto, como analisamos aqui uma área limítrofe e restrita do Chaco (apenas seis sítios), não podemos afirmar ou reforçar a proposta de permanência desse domínio como constituinte do corredor seco (Prado and Gibbs 1993) ou a proposta de exclusão da flora do Chaco como SDTF (Pennington *et al.* 2000; 2009). Caatinga e Cerrado apresentam maior ligação florística, com afinidade principalmente na Floresta Estacional Decídua, assim como relatado por Prado and Gibbs (1993). Por outro lado, o Cerrado, constituinte do corredor xérico, apresentou maior similaridade florística com os domínios predominantemente florestais, fato que não havia sido apresentado nos trabalhos relacionados ao diagonal das formações abertas do Brasil (Prado and Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000; 2009).

Espécies indicadoras

O grande número de espécies indicadoras restritas reflete o grande número de espécies exclusivas que encontramos para os diferentes domínios fitogeográficos, principalmente a Amazônia, com 3.716 (~70% de suas espécies) espécies arbóreas exclusivas e 700 espécies indicadoras restritas desse domínio. As principais espécies indicadoras apresentadas aqui possuem ocorrência restrita aos seus domínios e estão presentes em fitofisionomias características do respectivo domínio, como, por exemplo, a Floresta Inundável Pluvial Sempreverde da Amazônia. Por outro lado, mesmo sendo restritas a um único domínio, as espécies selecionadas não foram indicadoras apenas de um tipo de fitofisionomia, o que sugere que essas espécies não sejam hábitat-específicas, justificando a elevada representatividade delas dentro do domínio, como, por exemplo, a espécie *Virola elongata* (Myristicaceae), que corresponde à segunda espécie mais frequente no domínio amazônico (*NeoTropTree*; Oliveira-Filho 2017).

Dentre as principais espécies indicadoras, três encontram-se listadas em categoria de risco: *Virola bicuhyba*, da Mata Atlântica, e *Schinopsis balansae*, do Chaco, possuem o status “Em perigo (EN)” e *Talisia subalbans*, do Cerrado, consta como “Vulnerável (VU)” (CNCFlora 2019a; 2019b; 2019c). A presença de espécies arbóreas indicadoras em categorias de ameaça na Mata Atlântica, Cerrado e Chaco indica, mais uma vez, a necessidade de conservação dos locais de ocorrência dessas espécies, como: Floresta Nebular Sempreverde, Mosaico Marítimo Sempreverde, Floresta Pluvial Sempreverde, Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Ripícola Estacional Semidecídua, Savana Estacional Semidecídua, Savana Florestada Estacional Semidecídua e Floresta Estacional Decídua. Também identificamos entre as espécies arbóreas indicadoras, quatro espécies que não constam na lista da Flora do Brasil: *Lycium cestroides* do Pampa e *Senegalia praecox*, *Trithrinax schizophylla* e *Acanthosyris falcata* do Chaco. Esse fato pode ser

justificado pela distribuição geográfica dessas espécies arbóreas ocorrer em áreas limítrofes nos domínios do Pampa (apenas na fitofisionomia espinilho – sudoeste do RS) e do Chaco (área restrita – sudoeste de MS), no Brasil. Mesmo não estando listadas na flora do Brasil, estas espécies apresentaram registros de ocorrência no território brasileiro em outros bancos de dados, como speciesLink e GBIF.

Gradientes de Vegetação

As grandes formações predominantemente florestais do Brasil mantiveram-se em um gradiente representado pela proximidade geográfica (Pampa, Mata Atlântica, Cerrado e Amazônia), indicando a maior distinção das fitofisionomias amazônicas em relação às fitofisionomias dos demais domínios. Ainda, as Florestas Inundáveis da Amazônia apresentam clara dissimilaridade florística, inclusive com as demais fitofisionomias de mesmo domínio. A distinção da flora arbórea das Florestas Inundáveis parece ocorrer em função das características ambientais dessas florestas com longos períodos de inundações, tipo de solo, tolerância da planta à inundações, sedimentação e erosão (Junk 1989; Worbes *et al.* 1992; Ayres 1993; Ferreira and Stohlgren 1999; Ferreira 2000; Wittmann *et al.* 2002; Parolin *et al.* 2004; Parolin 2009), sendo o solo permanentemente encharcado o principal direcionador das características florísticas e estruturais particulares dessa formação vegetal (Ivanauskas *et al.* 1997).

O contínuo fitofisionômico encontrado para a flora arbórea da Mata Atlântica concordou com o conceito de delimitação da Mata Atlântica *sensu lato* (sentido amplo) proposto por Oliveira-Filho and Fontes (2000) e confirmado por Eisenlohr and Oliveira-Filho (2015). Na Mata Atlântica, apenas a flora da Savana Estacional Semidecídua/Campo Rupícola apresentou maior distinção florística, não sendo possível detectar mudanças bruscas na composição de espécies ao longo do gradiente constituído pelas demais

fitofisionomias do domínio Atlântico. Esse contínuo da vegetação em que a distinção entre fitofisionomias não constitui uma substituição abrupta já foi relatado para a Floresta Pluvial Sempreverde e a Floresta Estacional Semidecídua (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Essa distinção, de acordo com os mesmos autores, apresentou um padrão vinculado principalmente à sazonalidade da precipitação, no qual predominou a supressão gradativa de espécies mais vinculadas ao clima pluvial na medida em que aumenta a duração da estação seca.

As fitofisionomias características do Cerrado (Savana Estacional Semidecídua e Savana Florestada Estacional Semidecídua), assim como a vegetação típica da Caatinga (Nanofloresta Semiárida Decídua) juntamente com a Floresta Estacional Decídua, se organizaram em grupos específicos, demonstrando a similaridade florística dessas fitofisionomias em seus domínios. Para o Cerrado, a semelhança da flora de suas fitofisionomias pode ser justificada pelo fato de se acreditar que o Cerradão (Savana Florestada Estacional Semidecídua) seria a vegetação primária do Cerrado que, com a ação do fogo, se transformaria em fitofisionomias abertas (Coutinho 2002; Henriques 2005), como o Cerrado Rupícola ou o Cerrado de Murundus (Savana Estacional Semidecídua).

O agrupamento das fitofisionomias típicas da Caatinga com as Florestas Estacionais Decíduas da Caatinga, Chaco e Cerrado reforça a proposta de estudos baseados em distribuição geográfica e evidências paleoclimáticas, os quais sugerem que essas fitofisionomias representam uma unidade fitogeográfica (Prado and Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000; Prado 2000; Santos *et al.* 2012). A forte ligação entre a vegetação da Caatinga e as Florestas Estacionais Decíduas do Brasil também confirma a indicação de que a Caatinga pode ser considerada uma rota de migração entre todas as outras áreas secas da América do Sul, podendo haver fluxo de espécies nos dois sentidos (Taylor and Zappi 2004; Lemos and Zappi 2012).

Em síntese, os padrões florísticos das espécies arbóreas no Brasil refletem a disposição geográfica dos domínios e os eventos históricos (Quaternário) que foram confirmados como importantes mecanismos reguladores da riqueza de espécies nas comunidades. Nossos resultados também indicam que os domínios fitogeográficos brasileiros apresentam histórias evolutivas cruzadas, com grande similaridade de famílias e gêneros, porém com ampla diferenciação em nível de espécies, sugerindo processos de especiação regional e intercâmbio de espécies arbóreas de fitofisionomias próximas. A maioria das espécies arbóreas do Brasil é restrita de um dos seus domínios e a Amazônia possui a flora arbórea mais exclusiva. Esses padrões, embora já tenham sido evidenciados em análises regionais, emergiram pela primeira vez em uma análise integrada para todo o território do país.

Em relação à conservação da biodiversidade, ressaltamos que, apesar de o Cerrado e a Mata Atlântica terem apresentado alto número de compartilhamento de táxons, aqui não queremos desafiar o conceito de *hotspots* para esses domínios - note, por exemplo, que um dos critérios para que uma biorregião seja considerada *hotspot* é possuir pelo menos 0,5% de plantas vasculares endêmicas (Myers *et al.* 2000). O fato de 90% das espécies arbóreas do Cerrado ocorrerem também na Amazônia, na Mata Atlântica ou em ambos não justifica a retirada excessiva da vegetação nesse domínio, mas mostra a importância da manutenção e conservação do Cerrado, que desempenha a função de conexão e rota migratória do componente arbóreo entre as principais florestas tropicais da América do Sul. Da mesma forma, note que no Cerrado não há predominância de vegetação arbórea (Mendonça *et al.* 2008) e a retirada da vegetação desse domínio acarretaria na perda de uma biodiversidade ímpar. O Pampa, com vegetação arbórea quase totalmente similar à da Mata Atlântica, entretanto distribuída apenas ao longo de cursos d'água (Joly *et al.* 1999; Marchiori 2004), também necessita de atenção para a conservação, pois pode auxiliar na

manutenção da Mata Atlântica (*hotspot* para conservação), sendo também essencial para a conservação da fauna de mamíferos que habitam essas florestas na região sul do Brasil (Luza *et al.* 2015). Por fim, evidenciamos as Florestas ripícolas do Cerrado e a vegetação arbórea litorânea constituinte do Mosaico Marítimo Sempreverde como sendo primordiais para a conservação devido ao potencial papel de ligação e distribuição de espécies arbóreas no território brasileiro. O Brasil, além de ser um país mundialmente reconhecido por sua megabiodiversidade, também apresenta grande diversidade de relações e conexões florísticas entre suas regiões, seus domínios fitogeográficos e suas fitofisionomias, o que constitui mais um motivo para que estratégias de conservação sejam continuamente pensadas, articuladas e executadas em todo o seu território.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SÁBER A. 2003. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial.

ANDRADE-LIMA O. 1964. Contribuição dinâmica à flora do Brasil. Arq Inst Ciênc Terra, 2: p. 15-20.

ANDRADE- LIMA D. 1966. Contribuição ao estudo do paralelismo da flora Amazônico- Nordestina. Inst Pesq Agro Pernambuco, Boletim Técnico 19: 3-30.

ANDRADE- LIMA D. 1982. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. Pp. 245-254, in: Prance, GT. (ed.). Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York.

APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society 161: 105-121.

AYRES JMC. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. MCT-CNPq-Programa do trópico úmido. Estudos do Mamirauá. 123p. Sociedade civil de Mamirauá, Brasil.

BASELGA A. 2007. Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Sojininen et al. 2007. Ecography 30: 838-841.

BEECH E, RIVERS M, OLDFIELD S, SMITH PP. 2017. GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. *J Sustain Forest* 36: 454-489.

BIGARELLA JJ. 1975. The barreiras group in Northeastern Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* Rio de Janeiro, v. 47 (Suplemento), p. 365-393.

CARVALHO G. 2017. flora: Tools for interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=flora>

CLARKE KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117-143.

CNCFLORA. 2019a. *Virola bicuhyba* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Virola bicuhyba](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Virola_bicuhyba)>. Acesso em 5 agosto 2019.

CNCFLORA. 2019b. *Schinopsis balansae* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Schinopsis balansae](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Schinopsis_balansae)>. Acesso em 5 agosto 2019.

CNCFLORA. 2019c. *Talisia subalbans* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em

<[http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Talisia subalbans](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Talisia_subalbans)>. Acesso em 5 agosto 2019.

COUTINHO LM. 2002. O bioma do Cerrado; p. 77-91 In: A.L. Klein (ed.). Eugen Warming e o Cerrado brasileiro: um século depois. São Paulo: Editora UNESP; Imprensa Oficial do Estado.

COUTINHO LM. 2016. Biomas brasileiros. São Paulo, Oficina de Textos.

DAPPORTO L, RAMAZZOTTI M, FATTORINI S, VILA R, TALAVERA G, DENNIS R H L. 2015. recluster: Ordination Methods for the Analysis of Beta-Diversity Indices. R package version 2.8. <https://CRAN.R-project.org/package=recluster>

DE CACERES M AND LEGENDRE P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology, URL <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/>

EBERHARD JR AND BERMINGHAM E. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta parrots* and *Pteroglossus toucans*. Mol Phylogenet Evol 36: 288-304.

EISENLOHR PV AND OLIVEIRA-FILHO AT. 2015. Revisiting patterns of tree species composition and their driving forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. Biotropica 47: 689-701.

EITEN G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot Rev* 38: 201-341.

FERREIRA LV. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: implications for future design of protected areas. *Biodivers Conserv* 9: 1-14.

FERREIRA LV, STOHLGREN TJ. 1999. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia. *Oecologia* 120: 582-587.

FIASCHI P, PIRANI JR. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *J Syst Evol* 47: 477-496.

FRANÇO SO D, HAIDAR RF, MACHADO RB. 2016. Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. *Acta Bot Bras* 30: 78-86.

GENTRY AH. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol Biol* 15: 1-84.

GENTRY AH. 1989. Speciation in Tropical Forests. In Holm-Nielsen, L; Nielsen, I; Balslev (eds.). *Tropical Forest: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. London: Academic Press. p. 113-133.

GIEHL ELH, BUDKE JC, OLIVEIRA-FILHO AT AND JARENKOW JA. 2011. Variações florísticas e relação com variáveis geográficas e climáticas em florestas ribeirinhas do sudeste da América do Sul. In: Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JAA. (Eds.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. vol.1, Editora UFV, Viçosa, cap. 20: 504-519.

GIULIETTI AM, HARLEY RM, QUEIROZ LP, WANDERLEY MG AND BERG CVD. 2005. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade* 1: 52-61.

HENRIQUES RPB. 2005. Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. In *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (Souza Silva JC, Felfili JM, eds.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p. 73-92.

IVANAUKAS NM, RODRIGUES RR AND NAVE AG. 1997. Aspectos ecológicos de uma mata de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Rev Bras Bot* 20: 139-153.

JARENKOW, J. A.; BUDKE, J. C. 2009. Padrões florísticos e análise estrutural de remanescentes de Florestas com Araucária no Brasil. In: FONSECA, C. R. *et al.* (Eds.). *Floresta com araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável*. Ribeirão Preto: Holos. p. 113-125.

JOLY CA, AIDAR MPM, KLINK CA, MCGRATH DG, MOREIRA AG, MOUTINHO P, NEPSTAD DC, OLIVEIRA AA, POTT A, RODAL MJN AND SAMPAIO EVSB. 1999.

Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Cienc Cult* 51: 331-348.

JUNK WJ. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonia. In: Holm-Nielsen L.B.; Nielsen, I.C. and Balslev, H. (Eds.) *Tropical Forest Botanical Dynamics. Speciation and Diversity*. London: Academic Press. p. 47-64.

LEDO RMD AND COLLI GR. 2017. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *J Biogeogr* 44: 2551-2563.

LEDRU M. 1993. Late quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quat Res* 39: 90-98.

LEITÃO-FILHO HF. 1987. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. *IPEF* 35: 4-46.

LEMOS JR AND ZAPPI DC. 2012. Distribuição geográfica mundial de plantas lenhosas da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Brasil. *Braz J Biol* 10: 446-456.

LUZA AL, GONÇALVES GL, BOLZAN A AND HARTZ SM. 2015. Biodiversidade de Mamíferos. In *Os Campos do Sul* (Pillar VD and Lange O, eds). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 101-113.

MARCHIORI JNC. 2004. Fitogeografia do RS: Campos sulinos. In: Crawshaw D, Dall'Agnol M, Cordeiro JLP and Hasenack H. *Caracterização dos Campos sul-*

riograndenses: uma Perspectiva da Ecologia de Paisagem. Ed. 33. Porto Alegre: Bol Gaúcho de Geografia p. 233-252.

MÉIO BB, FREITAS CV, JATOBÁ L, SILVA MEF, RIBEIRO JF AND HENRIQUES RPB. 2003. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. *Rev bras bot* 26: 437-444.

MENDONÇA RC, FELFILI JM, WALTER BMT, SILVA JÚNIOR MC, REZENDE AV, FILGUEIRAS TS, NOGUEIRA PE AND FAGG CW. 2008. Flora vascular do Bioma Cerrado - Checklist com 12.356 espécies. In: *Cerrado: Ecologia e Flora* (S.M. Sano; S.P. Almeida; J.F. Ribeiro, eds). Embrapa, Brasília.

MITTERMEIER RA, DA FONSECA GA, RYLANDS AB AND BRANDON K. 2005. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. *Conservation Biology* 19: 601-607.

MORI SA, BOOM BA AND PRANCE GT. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia* 33: 233-245.

MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, FONSECA GAB AND KENT J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

NIMER E. 1979. *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro: IBGE. 422p. (Recursos naturais e meio ambiente).

OKSANEN J, BLANCHET FG, AMIGÁVEL M, KINDT R, LEGENDRE P, MCGLINN D, PR MINCHIN, O'HARA RB, SIMPSON GL, SOLYMOS P, STEVENS MHH, EDUARD SZOEC S, WAGNER H. 2018. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

OLIVEIRA-FILHO AT, RATTER JA AND SHEPHERD GJ. 1990. Floristic composition and community structure of a Central Brazilian gallery forest. *Flora* 184:103-117.

OLIVEIRA-FILHO AT AND RATTER JA. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinb J Bot* 52: 141-194.

OLIVEIRA-FILHO AT AND RATTER JA. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da Região do Cerrado e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o Quaternário Tardio. *In* Matas ciliares: conservação e recuperação (R.R. Rodrigues and H.F. Leitão Filho, eds.). Edusp, São Paulo, p. 73-90.

OLIVEIRA-FILHO AT AND FONTES MAL. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.

OLIVEIRA-FILHO AT, JARENKOW JA AND RODAL MJN. 2006. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. *In*: Pennington RT, Ratter JA, Lewis GP. (eds) Neotropical Savannas

and Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation. Boca Raton, FL: CRC Press.

OLIVEIRA-FILHO AT. 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60: 237-258.

OLIVEIRA-FILHO AT. 2015. Um Sistema de classificação fisionômico-ecológica da vegetação Neotropical. *In*: Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JAA. (Eds.). *Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudos de casos*, vol.2, Editora UFV, Viçosa, cap. 19, p. 452-473.

OLIVEIRA-FILHO AT. 2017. *NeoTropTree*, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Universidade Federal de Minas Gerais. Available at: <http://www.neotropree.info>.

PAROLIN P, DE SIMONE O, HAASE K, WALDHOF D, ROTTENBERGER S, KUHN U. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *The Bot Rev* 70: 357-380.

PAROLIN P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian Floodplains. *Ann Bot* 103: 359-376.

PENNINGTON RT, PRADO DE AND PENDRY CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J Biogeogr* 27: 261-273.

PENNINGTON RT, LEWIS GP AND RATTER JA. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical savannas and seasonally dry forests. *In*: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA, eds. Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, p. 1-29.

PENNINGTON RT, LAVIN M AND OLIVEIRA-FILHO AT. 2009. Woody plant diversity, evolution and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40: 437-457.

PRADO DE. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb J Bot* 57: 437-46.

PRADO DE AND GIBBS PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann Missouri Bot Gard* 80: 902-927.

PRANCE GT. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Ann Missouri Bot Gard* 69: 594-624.

QGIS- DEVELOPMENT TEAM. 2015. QGIS: Sistema de Informação Geográfica. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/en/site/>.

R CORE TEAM. 2018. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Available online at <http://www.R-project.org/>.

RIZZINI CT. 1963. A flora do Cerrado. In: Ferri MG. (ed.) Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo. p. 127-177.

RIZZINI CT. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. 2 ed. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural Edições. 747p.

SALATI E. 1985. "The climatology and hydrology of Amazonia". *In*: Prance, G.T. and Lovejoy, T.E (eds.) Amazonia. Oxford: Pergamon Press, p. 18-48, 442p.

SANTOS RM, OLIVEIRA-FILHO AT, EISENLOHR PV, QUEIROZ LP, CARDOSO DBOS AND RODAL MJN. 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. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.91>.

SCHLUTER D AND RICKLEFS RE. 1993a. Species diversity: an introduction to the problem. In Ricklefs RE and Schluter D, eds. Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago, p. 1-10.

SCHLUTER D AND RICKLEFS RE. 1993b. Species diversity: regional and historical influences. In Ricklefs RE and Schluter D, eds. Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago, p. 350-364.

TAYLOR N. AND ZAPPI D. 2004. Cacti of Eastern Brazil. London: Royal Botanic Gardens, Kew. 499p.

TUOMISTO H, RUOKOLAINEN K AND YLI-HALLA M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.

VÉLEZ E, CHOMENKO L, SCHAFFER W AND MADEIRA M. 2009. Um panorama sobre as iniciativas de conservação dos Campos Sulinos. *In* Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade (VP Pillar, SC Müller, ZMS Castilhos, AVA Jacques, eds.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p. 356-379.

WITTMANN F, ANHUF D AND JUNK WJ. 2002. Tree species distribution and community structure of Central Amazonian várzea forests by remote sensing techniques. *J Trop Ecol.* 18: 805-820.

WORBES M, KLINGE H, REVILLA JD AND MARTIUS C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *J Veg Sci* 3: 553-564.

7. MATERIAL SUPLEMENTAR

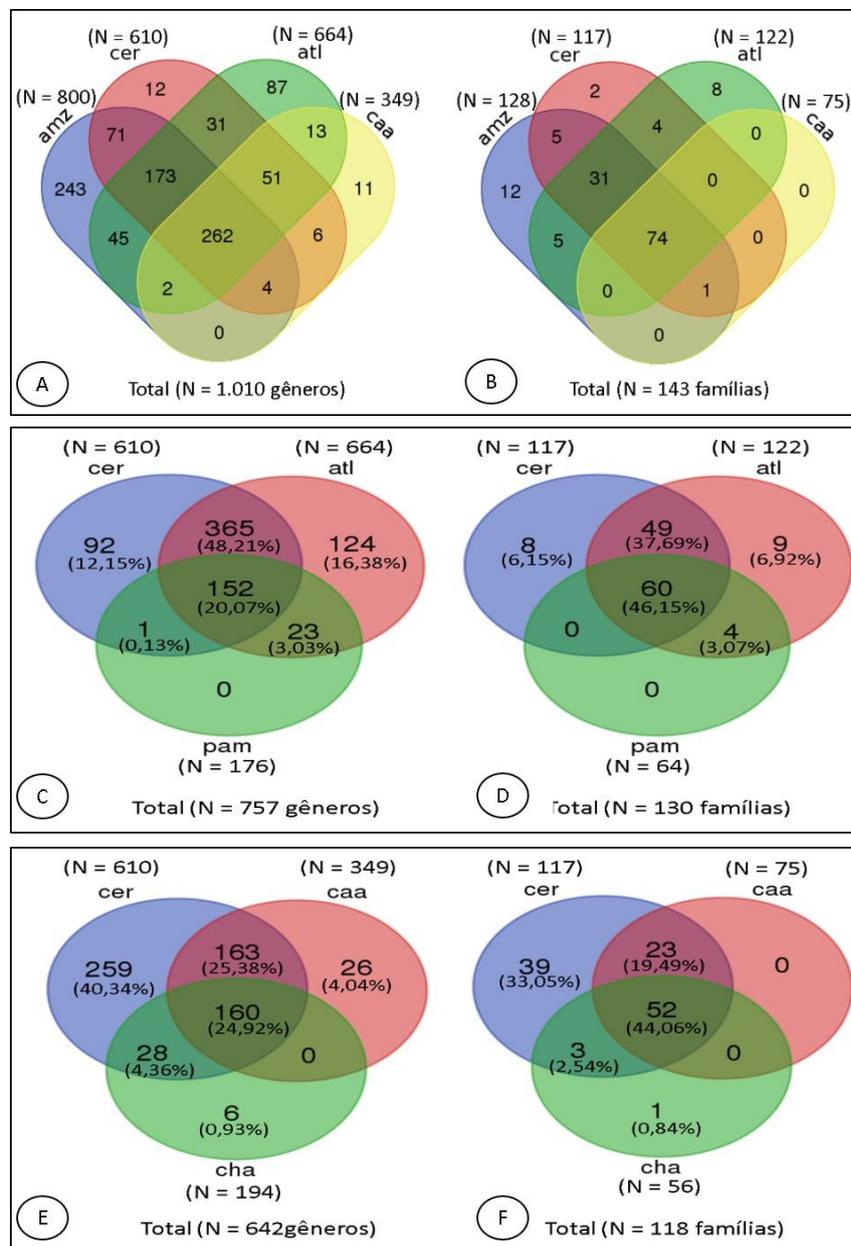
Material Suplementar 1. Quantidade de espécies arbóreas, gêneros e famílias exclusivos de cada domínio fitogeográfico brasileiro (cinza), táxons restritos entre dois domínios específicos (aquamarine) e total de táxons compartilhados entre os domínios (laranja). A) número de espécies arbóreas; B) número de gêneros; e C) número de famílias. (Amz) Amazônia; (Atl) Mata Atlântica; (Cer) Cerrado; (Caa) Caatinga; (Pam) Pampa; e (Cha) Chaco.

A		Número de espécies exclusivas					
Domínios	Total de espécies	Amz	Atl	Cer	Caa	Pam	Cha
Brasil	9.108 (100%)	5.482	4.263	2.753	1.077	322	317
Amz	5.482	3.716 (40,79%)	142	756	2	–	–
Atl	4.263	988	2.105 (23,11%)	422	202	99	1
Cer	2.753	1.616	1.703	148 (1,62%)	77	–	39
Caa	1.077	386	914	800	66 (0,72%)	–	–
Pam	322	79	317	215	99	4 (0,04%)	–
Cha	317	171	247	303	184	86	8 (0,08%)
		Número total de espécies compartilhadas					

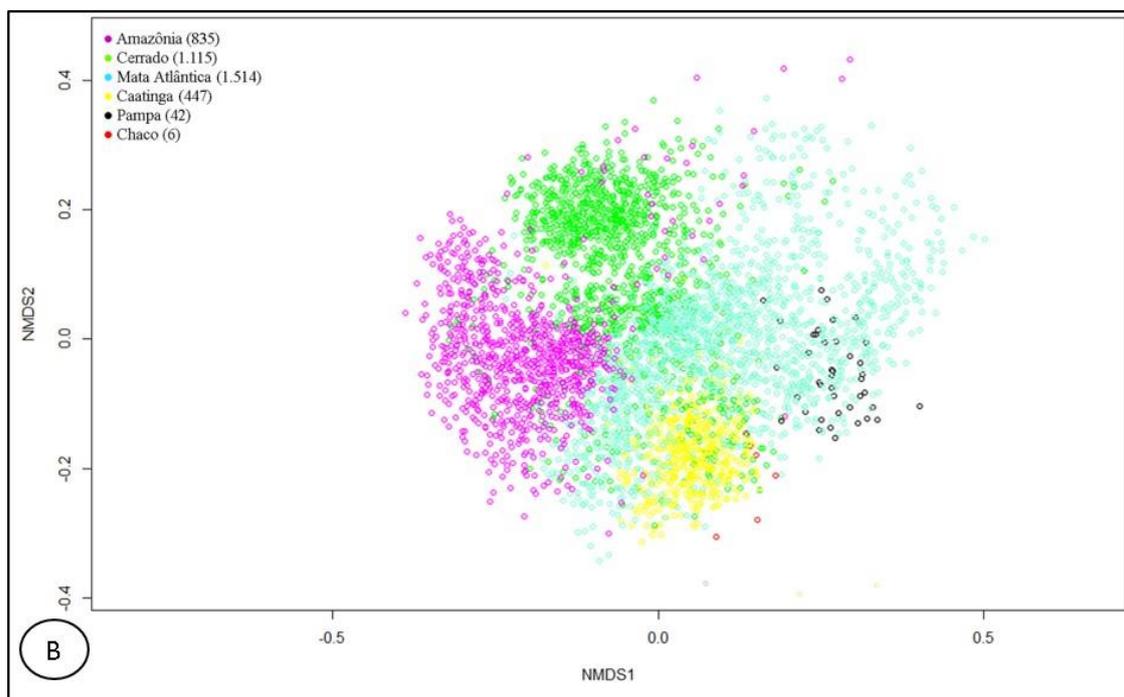
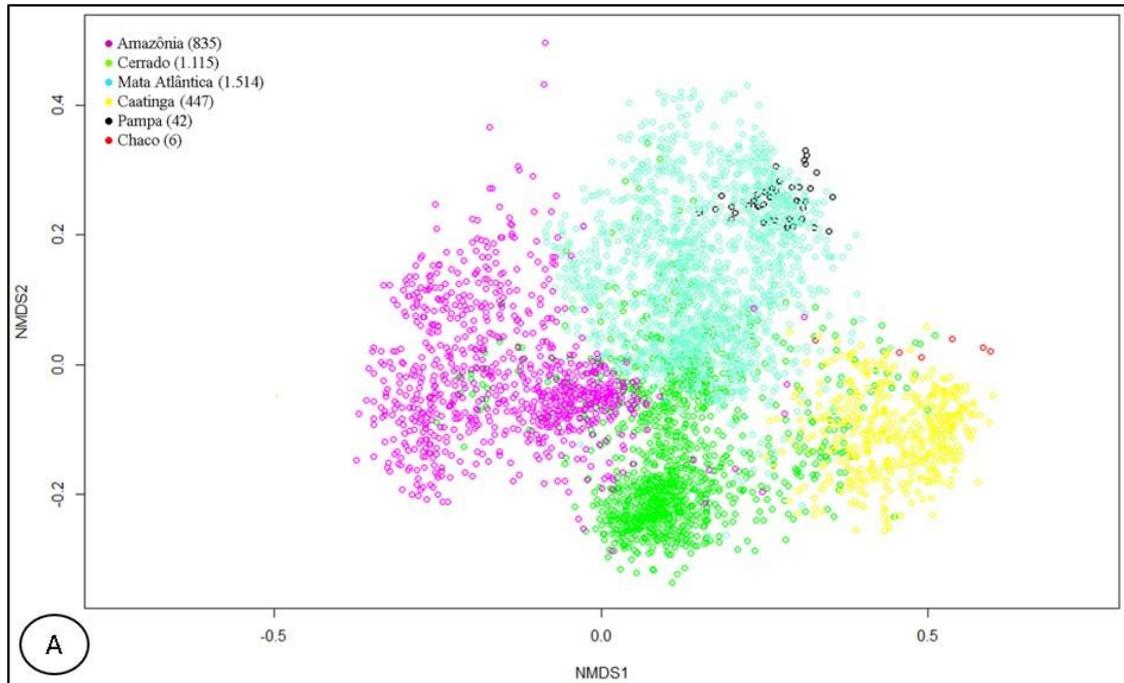
B		Número de gêneros exclusivos					
Domínios	Total de gêneros	Amz	Atl	Cer	Caa	Pam	Cha
Brasil	1.011 (100%)	800	664	610	349	176	194
Amz	800	243 (24,03%)	44	68	–	–	–
Atl	664	482	65 (6,42%)	22	–	18	–
Cer	610	510	517	4 (0,39%)	3	–	8
Caa	349	268	328	323	11 (1,08%)	–	–
Pam	176	131	175	154	118	–	–
Cha	194	156	169	189	160	93	1 (0,09%)
		Número total de gêneros compartilhados					

C		Número de famílias exclusivas					
Domínios	Total de famílias	Amz	Atl	Cer	Caa	Pam	Cha
Brasil	143 (100%)	128	122	117	75	64	56
Amz	128	12 (8,39%)	4	5	–	–	–
Atl	122	110	5 (3,49%)	3	–	3	–
Cer	117	111	109	–	–	–	1
Caa	75	75	74	75	–	–	–
Pam	64	60	64	60	49	–	–
Cha	56	55	55	55	52	55	–
		Número total de famílias compartilhadas					

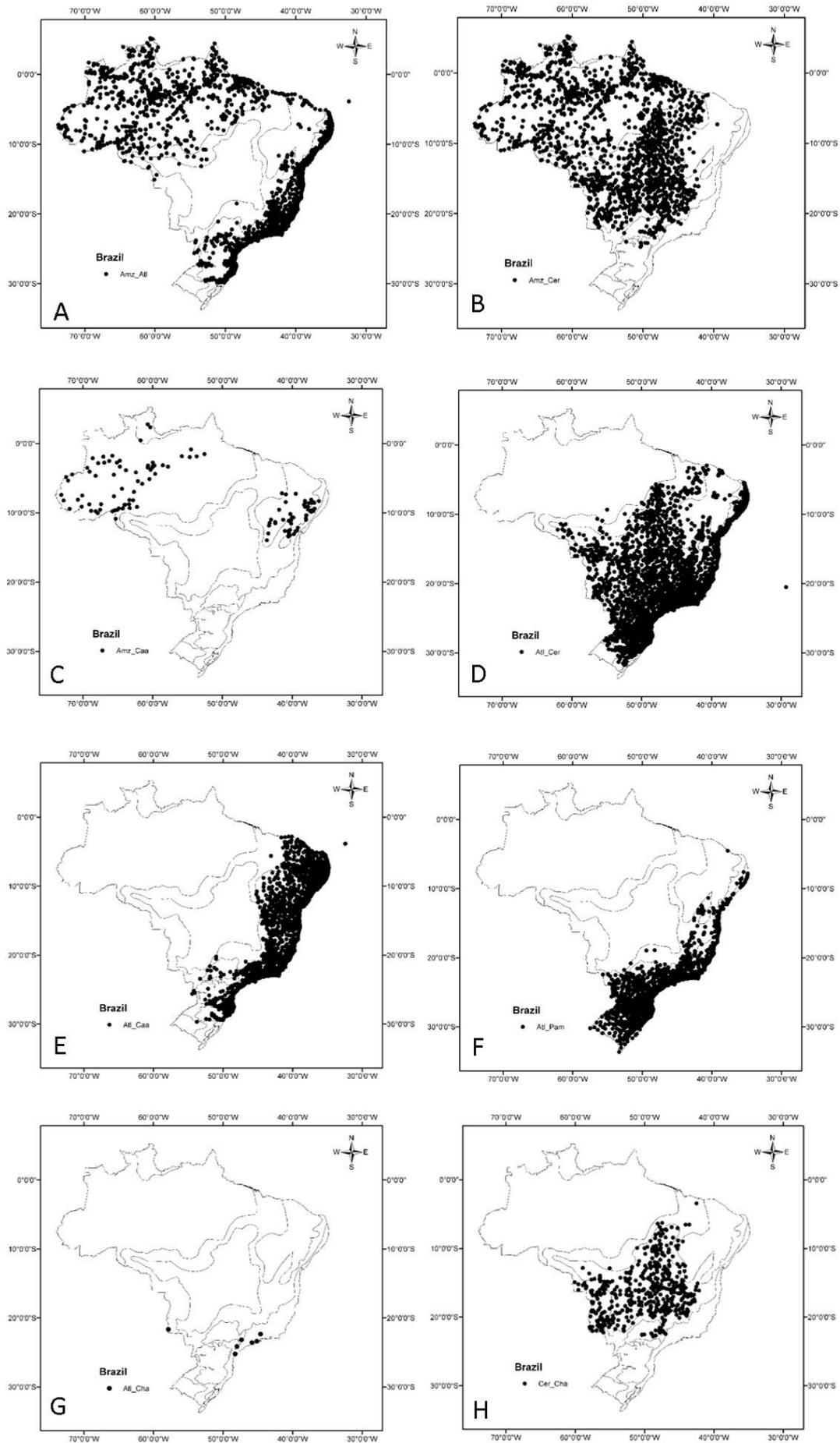
Material Suplementar 3. Diagrama de Venn produzidos para gêneros e famílias obtidos do banco de dados *NeoTropTree* (Oliveira-Filho 2017). A) Compartilhamento de gêneros arbóreos entre os quatro maiores domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); B) Compartilhamento de famílias arbóreas entre os quatro maiores domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia (Amz), Cerrado (Cer), Mata Atlântica (Atl) e Caatinga (Caa); C) Compartilhamento de gêneros arbóreos entre os domínios do Cerrado (Cer), da Mata Atlântica (Atl) e do Pampa (Pam); D) Compartilhamento de famílias arbóreas entre os domínios do Cerrado (Cer), da Mata Atlântica (Atl) e do Pampa (Pam); E) Compartilhamento de gêneros arbóreos entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha); e F) Compartilhamento de famílias arbóreas entre os domínios do diagonal das formações abertas: Cerrado (Cer), Caatinga (Caa) e Chaco (Cha).

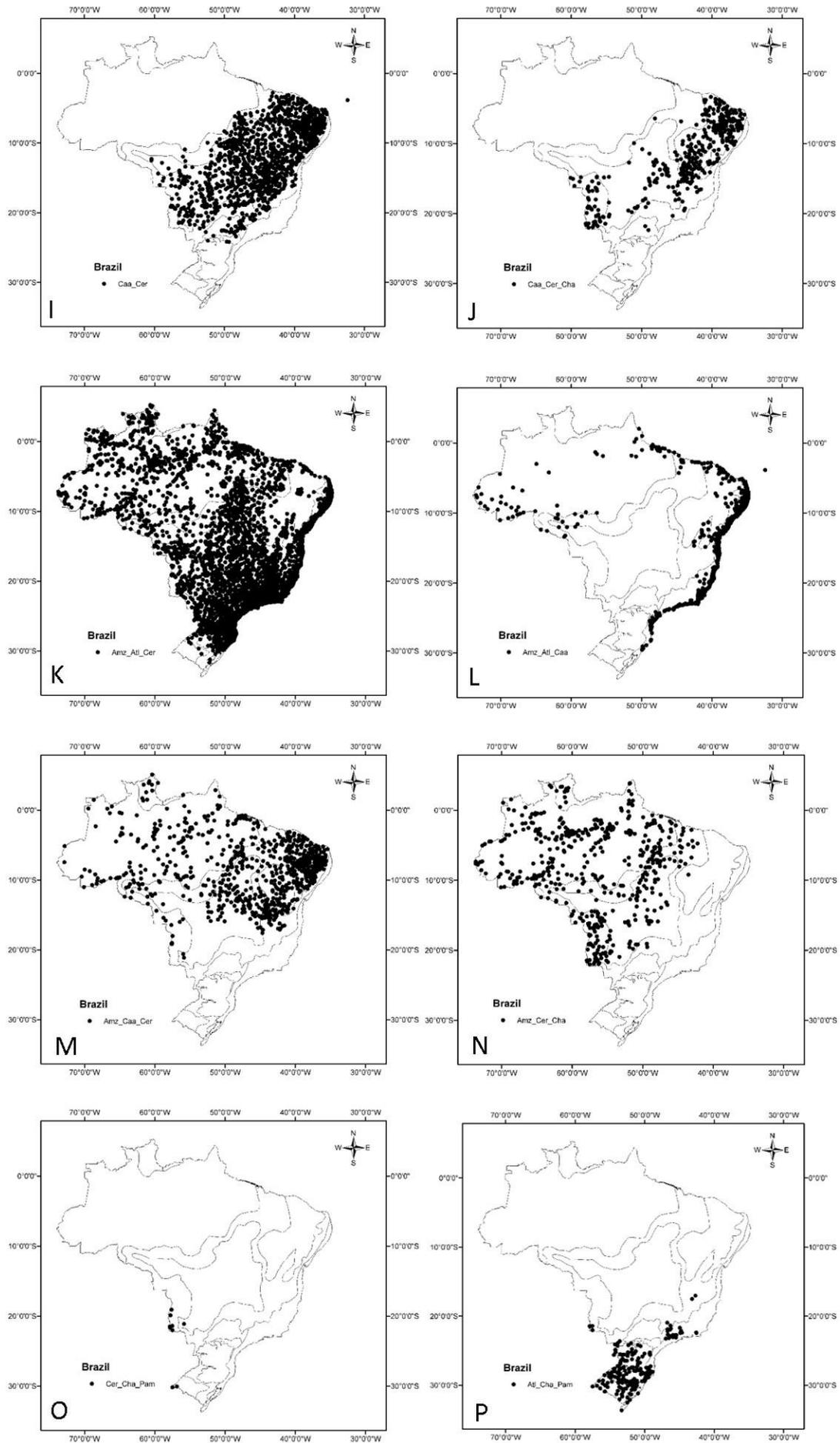


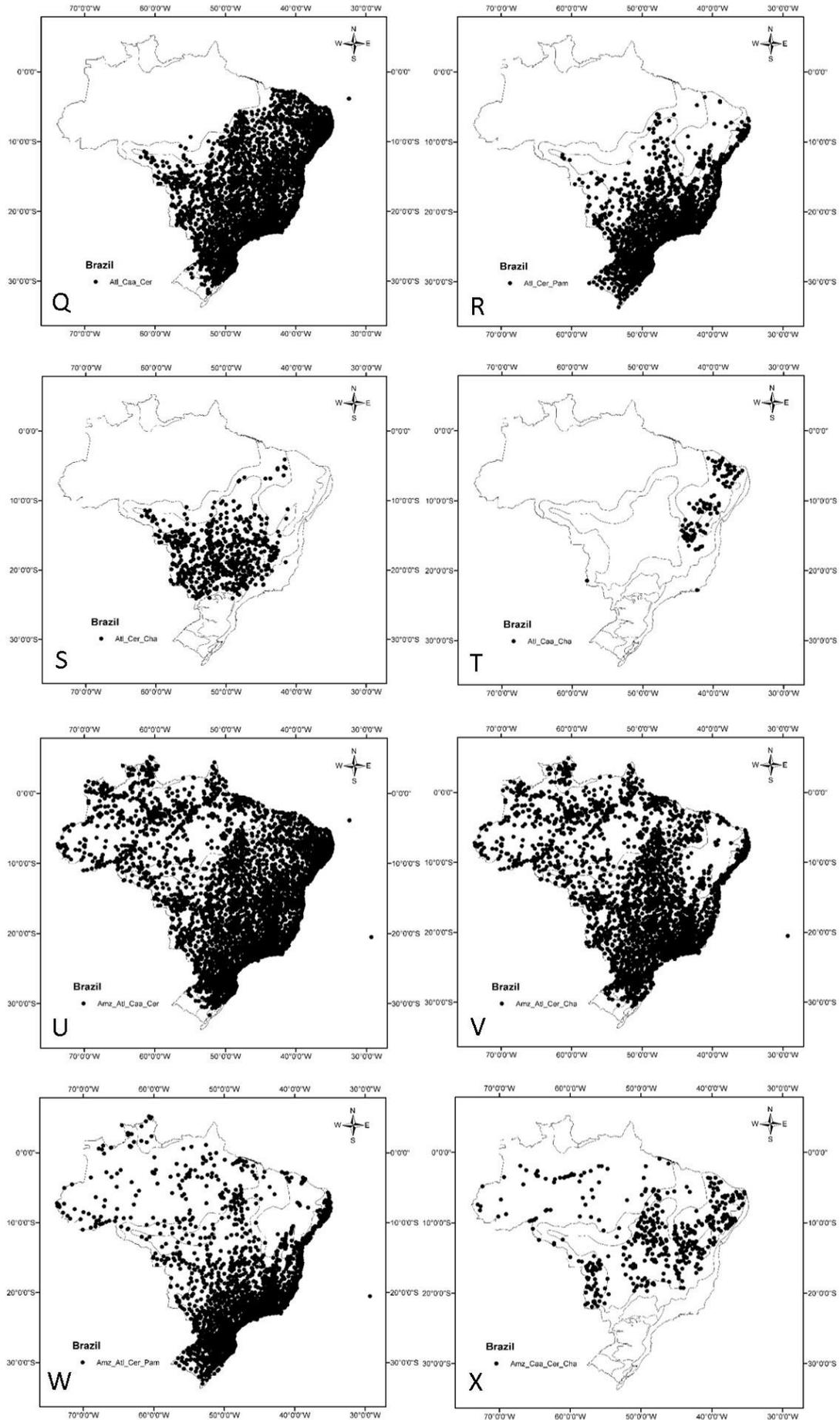
Material Suplementar 4. Diagramas de ordenação produzidos pelo método NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) para gêneros e famílias dos seis domínios fitogeográficos do Brasil: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco; A) NMDS de gêneros (Estresse: 0,2349) e B) NMDS de famílias (Estresse: 0,2789).

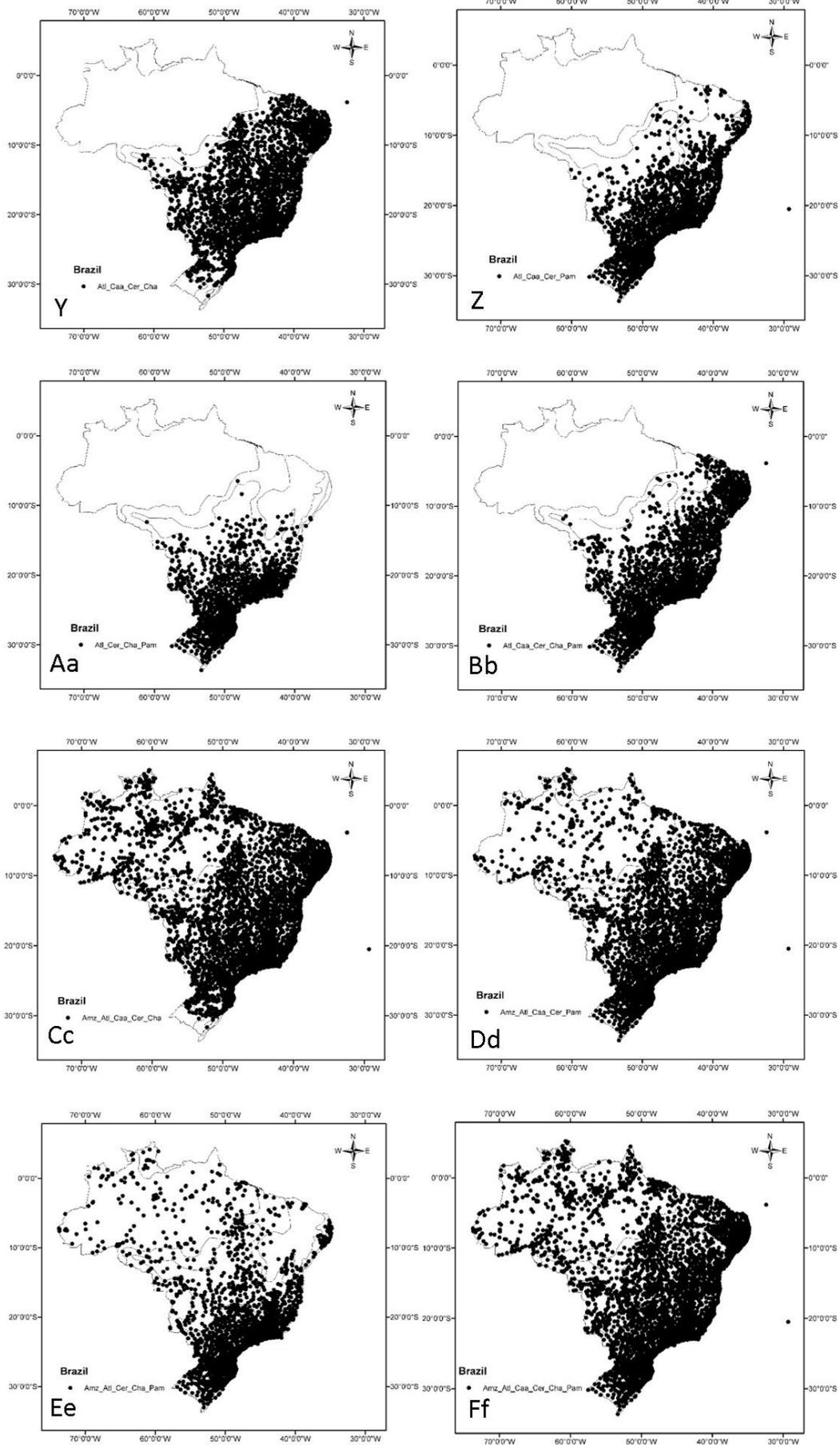


Material Suplementar 5. Mapas de distribuição das espécies arbóreas compartilhadas entre os domínios fitogeográficos: Amazônia (Amz), Mata Atlântica (Atl), Cerrado (Cer), Caatinga (Caa), Pampa (Pam) e Chaco (Cha). Compartilhado entre: A) Amazônia e Mata Atlântica; B) Amazônia e Cerrado; C) Amazônia e Caatinga; D) Mata Atlântica e Cerrado; E) Mata Atlântica e Caatinga; F) Mata Atlântica e Pampa; G) Mata Atlântica e Chaco; H) Cerrado e Chaco; I) Caatinga e Cerrado; J) Caatinga, Cerrado e Chaco; K) Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado; L) Amazônia, Mata Atlântica e Caatinga; M) Amazônia, Caatinga e Cerrado; N) Amazônia, Cerrado e Chaco; O) Cerrado, Chaco e Pampa; P) Mata Atlântica, Chaco e Pampa; Q) Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado; R) Mata Atlântica, Cerrado e Pampa; S) Mata Atlântica, Cerrado e Chaco; T) Mata Atlântica, Caatinga e Cha; U) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado; V) Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado e Chaco; W) Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado e Pampa; X) Amazônia, Caatinga, Cerrado e Chaco; Y) Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Chaco; Z) Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Pampa; Aa) Mata Atlântica, Cerrado, Chaco e Pampa; Bb) Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa; Cc) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Chaco; Dd) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Pampa; Ee) Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Chaco e Pampa; Ff) Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa.









CAPÍTULO 3 – O QUE DIRIGE A COMPOSIÇÃO ARBÓREA AO LONGO DO PAÍS MAIS BIODIVERSO DO MUNDO?

Artigo será submetido para publicação no periódico: *Journal of Biogeography*

RESUMO

Objetivo Investigar a variação da composição arbórea do Brasil e a proporção explicativa dos possíveis determinantes (variáveis ambientais e espaciais) na estruturação da organização e distribuição geográfica das espécies arbóreas no território brasileiro.

Localização Brasil (~ 8,5 milhões de km²) e seus domínios fitogeográficos: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco.

Métodos Utilizamos um conjunto de dados composto por 3.959 *checklists*, 9.108 espécies arbóreas e 698.490 registros de ocorrência no Brasil. Avaliamos os padrões de variação na composição de espécies arbóreas utilizando modelos de variação florística orientados por variáveis ambientais e espaciais.

Resultados As variáveis espaciais foram os principais direcionadores da distribuição geográfica do componente arbóreo no Brasil e em seus domínios fitogeográficos. Como principais padrões, encontramos as variáveis ambientais indicativas de susceptibilidade ao fogo como as mais importantes para a distribuição da vegetação arbórea do Brasil. As

variáveis ambientais relacionadas à drenagem do solo foram determinantes da distribuição da vegetação arbórea da Amazônia; as variáveis ambientais relacionadas à precipitação foram mais importantes para a Mata Atlântica, enquanto para o Cerrado foram as variáveis ambientais associadas ao fogo; para a Caatinga, as variáveis de textura e fertilidade do solo; e para o Pampa, as variáveis ambientais de altitude e textura, arenosidade e salinidade do solo. O Chaco brasileiro não apresentou modelos significativos.

Principais conclusões Encontramos maior influência dos fatores espaciais na composição e distribuição das espécies arbóreas, embora nossos resultados tenham indicado que tanto os processos determinísticos como os processos estocásticos são determinantes significativos da distribuição das espécies arbóreas no Brasil.

Palavras-chave: Brasil; partição de variância; variáveis ambientais; variáveis espaciais.

ABSTRACT

Aim To investigate the variation in tree composition of Brazil and the possible drivers (environmental and spatial variables) that structure the organization and geographical distribution of tree species in the Brazilian territory.

Location Brazil (~ 8.5 million km²) and its phytogeographic domains: Amazon, Atlantic Forest, Cerrado, Caatinga, Pampa and Chaco.

Methods We used a dataset composed of 3,959 checklists, 9,108 tree species and 698,490 records of occurrence in Brazil. We evaluated the variation patterns in the composition of tree species using models of floristic variation guided by environmental and spatial variables.

Results Spatial variables were the main drivers of the geographic distribution of the tree component in Brazil and its phytogeographic domains. As main patterns, we found the environmental variables related to soil drainage as the main determinant of the distribution of Amazonian tree vegetation; precipitation-related environmental variables were the most important for the Atlantic Forest, while, for the Cerrado, the most important ones were the variables related to fire; for the Caatinga, the soil texture and fertility variables; and for the Pampa, the environmental variables of altitude and texture, sandiness and soil salinity. The Brazilian Chaco did not present significant models.

Main conclusions We found greater influence of spatial factors on the composition and distribution of tree species, although our results indicated that both deterministic and stochastic processes are significant determinants of tree species distribution in Brazil.

Keywords: Brazil; spatial variables; species distribution; variance partition

1. INTRODUÇÃO

Os padrões de distribuição de espécies encontrados na natureza são atribuídos a diversos fatores, constituídos principalmente por variáveis ambientais (Jones *et al.*, 2008; Brunbjerg *et al.*, 2012), variáveis espaciais (Cottenie, 2005; Wang *et al.*, 2008; Chave, 2008), processos ecológicos do presente (Hutchinson, 1959; Leibold, 1998) e processos passados (Ackerly, 2003), como, por exemplo, os processos evolutivos, incluindo especiação e extinção, conservadorismo de nicho e similaridade limitante (Jin *et al.*, 2015). Esses fatores propulsores da distribuição de espécies podem ser entendidos como determinísticos, quando baseados em modelos de nicho e relacionados à filtragem ambiental e às interações de espécies com fatores bióticos e abióticos (Kraft *et al.*, 2008; Pavoine & Bonsall, 2011) ou entendidos como estocásticos, quando são principalmente relacionados à deriva ecológica, limitações de dispersão, especiação, extinção e equivalência de adequação entre todos os indivíduos (Leibold *et al.*, 2004; Hubbell, 2001; Pavoine & Bonsall, 2011).

Os processos determinísticos e estocásticos estão interligados e podem agir simultaneamente influenciando a distribuição de espécies nas comunidades (Leibold *et al.*, 2004; Gravel *et al.*, 2006; Ellwood *et al.*, 2009; Pilar & Duarte, 2010; Lin *et al.*, 2013). A importância relativa desses processos depende da capacidade de dispersão dos grupos biológicos existentes; dessa forma, se o organismo apresentar alta capacidade de dispersão, haverá maior influência do ambiente (mecanismos de nicho) sobre sua distribuição, mas se o organismo apresentar limitação de dispersão, possivelmente essa distribuição será mais fortemente moldada pelas variáveis espaciais (processos estocásticos; Farjalla *et al.*, 2012; Padial *et al.*, 2014). O papel dos processos ambientais e espaciais na distribuição de espécies pode ser estimado em várias escalas dentro de uma comunidade. Em escala local (microescala), as interações ecológicas parecem determinar padrões nas comunidades de

plantas, enquanto em escalas regional e global (escala intermediária e macroescala, respectivamente), gradientes de variáveis ambientais, como as climáticas, podem influenciar a heterogeneidade de habitat e, conseqüentemente, influenciar os padrões de dispersão (processos espaciais), riqueza e diversidade de espécies (Crawley & Hurrall, 2001; Tamme *et al.*, 2010).

Os fatores ambientais são fortemente associados às diferenças da diversidade, distribuição e composição dos táxons arbóreos (Oliveira-Filho *et al.*, 1994; Cardoso e Schiavini, 2002; Joly *et al.*, 2012). No entanto, discute-se até que ponto a composição florística depende das variáveis ambientais em relação a outros processos, como a limitação de dispersão e as interações bióticas (Hubbell, 2001; Dalling *et al.*, 2002; Wyatt & Silman, 2004). Assim, a compreensão da dimensão espacial, a partir da distribuição geográfica, também se torna um fator importante no entendimento da variação na composição das espécies vegetais (Chave, 2008). Em teoria, a composição florística de espécies pode apresentar dois tipos diferentes de estrutura espacial: i) estrutura autógena, independentemente de qualquer variação ambiental; e ii) estrutura exógena, quando as espécies respondem às variáveis ambientais espacialmente estruturadas (Jones *et al.*, 2008). Particionar a contribuição dos componentes ambientais e espaciais na variação da estrutura da comunidade é uma forma eficiente de testar e separar os processos de nicho dos mecanismos neutros em estudos de biodiversidade (Harms *et al.*, 2001; Tilman, 2004; Karst *et al.*, 2005; Gravel *et al.*, 2006; Laliberté *et al.*, 2008; mas veja Diniz-Filho *et al.*, 2012). A identificação dos mecanismos que contribuem para a manutenção de táxons em ecossistemas é fundamental, por exemplo, para o desenvolvimento de políticas de conservação e para a definição de áreas de proteção da biodiversidade (Seiferling *et al.*, 2014).

Para investigar as questões acima em nível macroecológico, escolhemos a vegetação arbórea brasileira. No Brasil, examinar os mecanismos que determinam a distribuição de espécies e padrões de comunidades vegetais tem sido o objetivo de vários estudos (Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Lin *et al.*, 2013; Myers *et al.*, 2013; Rezende *et al.*, 2015; Eisenlohr & Oliveira-Filho, 2015a; Neves *et al.*, 2015; Bueno *et al.*, 2018), embora nenhum deles tenha tratado de questões envolvendo todo o país. Em nível regional, as variáveis climáticas relacionadas aos padrões de precipitação têm sido indicadas como principais determinantes da variação florística para os domínios predominantemente florestais (Murphy & Bowman, 2012), isto é, Amazônia e Mata Atlântica. No Cerrado, domínio predominantemente savânico, as variáveis relacionadas com o fogo, a disponibilidade de água no solo e a fertilidade do solo foram descritas como as de maior influência na distribuição da vegetação desse domínio (Murphy & Bowman, 2012; Bueno *et al.*, 2018). Por sua vez, a vegetação da Caatinga tem sido mais bem explicada pelas variáveis de textura e fertilidade do solo (Araújo 2005; Andrade *et al.*, 2009; Silva & Souza, 2018). Já a distribuição da vegetação do domínio do Pampa, que apresenta estações climáticas mais evidentes, diferindo dos demais domínios do Brasil, com temperaturas mais baixas no inverno (IBGE, 2004), assim como o domínio do Chaco, com geadas frequentes (Pennington *et al.*, 2006), tem sido associada com a maior influência das variáveis ambientais relacionadas à temperatura (Neves *et al.*, 2015). O território brasileiro possui vegetação com alta variabilidade de composição florística (Giulietti *et al.*, 2005; BFG, 2015; Beech *et al.*, 2017), contemplando grande parte (cerca de 60%) da extensão da maior floresta tropical do planeta, a Floresta Amazônica, a qual vem experimentando crescente ameaça no país (DETER/INPE, 2019) e grande parte das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTFs), também muito ameaçadas devido a seus solos frequentemente férteis serem adequados para a agricultura (DryFlor, 2016). Além disso, o

Brasil detém dois *hotspots* para a conservação da biodiversidade (Mata Atlântica e Cerrado; Myers *et al.*, 2000). Nesse sentido, o território brasileiro constitui patrimônio natural de importância global para conservação da biodiversidade (Assunção & Felfili, 2004), sendo essencial o desenvolvimento de estudos que busquem o conhecimento dos determinantes da distribuição de sua vegetação para subsidiar estratégias para o grande desafio de conservá-la.

Neste trabalho, tomamos vantagem de um rico banco de dados (*NeoTropTree*; Oliveira-Filho, 2017) para investigar os preditores da variação da composição da vegetação arbórea no Brasil, visando responder às questões: i) qual a proporção explicativa dos possíveis direcionadores (variáveis ambientais e espaciais) dos padrões de variação florística ao longo do Brasil e no interior de seus domínios fitogeográficos? Esperávamos que as variáveis ambientais e espaciais explicassem significativamente a distribuição de espécies arbóreas no Brasil e nos domínios fitogeográficos, pois há evidências de que os fatores determinísticos (ambiente) e os fatores estocásticos (processos espaciais) podem trabalhar juntos na estruturação de comunidades (Leibold *et al.*, 2004; Gravel *et al.*, 2006; Pilar e Duarte, 2010; Lin *et al.*, 2013). Entretanto, a importância desses fatores ecológicos varia entre comunidades e depende das diferentes capacidades de dispersão de grupos biológicos, indicando que processos relacionados ao nicho (meio ambiente) são importantes na estruturação de comunidades para organismos com alta capacidade de dispersão e a estrutura espacial é o melhor preditor da composição da comunidade para grupos biológicos com baixa capacidade de dispersão (Farjalla *et al.*, 2012; Padial *et al.*, 2014). Trabalhamos em macroescala e, nessa escala, a heterogeneidade de habitats torna-se maior (Crawley & Harral, 2001; Tamme *et al.*, 2010), gerando efeitos espaciais possivelmente relacionados aos padrões de dispersão. Com isso, esperávamos que os domínios fitogeográficos e o Brasil como um todo, com sua ampla extensão territorial e

heterogeneidade tanto ambiental quanto espacial, apresentassem uma flora arbórea com capacidade limitada de estabelecimento (devido aos filtros ambientais) e de dispersão (devido aos filtros espaciais) entre os diferentes domínios fitogeográficos; se isso fosse verdade, então encontraríamos uma proporção similar de variância florística explicada por processos determinísticos e pelo espaço geográfico; e ii) quais os principais fatores ambientais que direcionam a variação florística no Brasil e em seus domínios fitogeográficos? Nossa hipótese era que, entre os preditores ambientais, as variáveis relacionadas à precipitação tivessem uma melhor explicação na distribuição do componente arbóreo para a Amazônia (Murphy & Bowman, 2012) e para a Mata Atlântica (Oliveira-Filho *et al.*, 2013; Eisenlohr & Oliveira-Filho, 2015a); para o Cerrado, as variáveis relacionadas ao fogo seriam as mais importantes (Bueno *et al.*, 2018); para a Caatinga, as variáveis de textura de solo (Araújo 2005; Andrade *et al.*, 2009); e as variáveis relacionadas à temperatura, para o Chaco (Pennington *et al.*, 2006; Neves *et al.*, 2015) e o Pampa (IBGE, 2004; Rezende *et al.*, 2015).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Nossa área de estudo foi o território brasileiro, para o qual utilizamos os domínios do Sistema de Classificação Fitogeográfica proposto por Oliveira-Filho (2017): Amazônia (Amz), Mata Atlântica (Atl), Cerrado (Cer), Caatinga (Caa), Pampa (Pam) e Chaco (Cha) (Figura 1). Sob uma visão nomenclatural mais universal, o Brasil engloba a maior parte das áreas remanescentes de florestas pluviais tropicais, florestas tropicais sazonalmente secas (SDTFs) e savanas tropicais, que são definidas pela variação no clima, fatores edáficos e regime de fogo (Fiaschi & Pirani, 2009; Pennington *et al.* 2006; 2009). As florestas pluviais tropicais (precipitação > 1.000mm/ano) são encontradas em áreas com climas

úmidos em uma variedade de tipos de solo e inundações sazonais (Whitmore, 1998; Fine *et al.*, 2005), porém em áreas com secas significativas surgem as savanas (precipitação de 800-2.200mm/ano) e as SDTFs (período de 5–6 meses de seca, com precipitação < 1.600 mm/ano; Pennington *et al.* 2006; 2009; Malhi *et al.*, 2009). Dentro dessas regiões secas, as SDTFs desenvolvem-se em solos de estado nutricional e pH relativamente altos, enquanto a savana é encontrada em solos ácidos e distróficos (Furley e Ratter, 1988; Pennington *et al.*, 2006), onde o fogo tem sido um importante fator ecológico associado à abundância de gramíneas que torna as savanas mais inflamáveis na estação seca (Pennington *et al.*, 2006; Lehmann *et al.*, 2011).

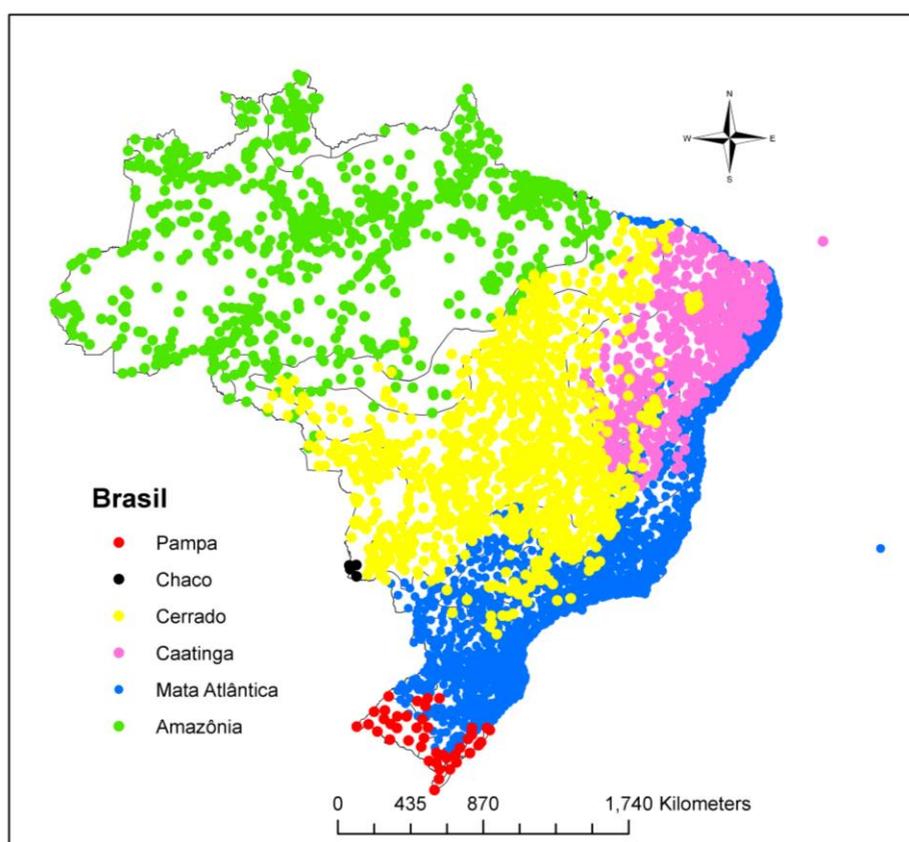


Figura 1. Sítios (3.959) do *NeoTropTree* no território brasileiro e seus domínios fitogeográficos de acordo com as delimitações propostas por Oliveira-Filho (2017): Domínios da Amazônia, do Cerrado, da Caatinga, da Mata Atlântica, do Pampa e do Chaco.

2.2. Banco de dados

Utilizamos o banco de dados *NeoTropTree* (*NTT*; Oliveira-Filho, 2017), que fornece informações florísticas, ambientais e espaciais em 3.959 sítios para o Brasil (Figura 1). A partir desses sítios, compilamos 9.108 espécies arbóreas e 698.490 registros de ocorrência, abrangendo os seis domínios fitogeográficos presentes no país (Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa). As árvores são aqui consideradas como plantas autônomas que atingem pelo menos 3 m de altura (Eisenlohr & Oliveira-Filho, 2015b). Mais detalhes sobre a circunscrição brasileira do *NTT* podem ser encontrados em Castuera-Oliveira *et al.* (dados não publicados – Capítulo 1 desta Tese).

2.3. Dados bióticos

Os dados bióticos obtidos do *NTT* são entendidos como os registros de presença de espécies arbóreas (no presente caso, que ocorrem no Brasil) compilados da literatura e de herbários, os quais, após passarem por um processo de “limpeza” (padronização nomenclatural, eliminação de táxons com nomenclatura duvidosa, eliminação de táxons de ocorrência duvidosa e checagem de localização), são organizados em unidades amostrais (sítios; Figura 1). O *NTT* fornece a ocorrência de cada espécie por listas florísticas organizadas em sítios de 5 km de raio. Cada sítio corresponde a uma única fitofisionomia, a qual é definida de acordo com o sistema de classificação fitogeográfica proposta por Oliveira-Filho (2009; 2015). Detalhes sobre o *NTT* podem ser encontrados em Eisenlohr & Oliveira-Filho (2015b).

2.4. Dados abióticos

Usamos informações específicas do local, incluindo tipo de vegetação, altitude e variáveis bioclimáticas. As variáveis ambientais utilizadas, disponíveis no banco de dados

NeoTropTree (Oliveira-Filho, 2017), estavam distribuídas em 11 variáveis bioclimáticas (temperatura média anual, faixa de temperatura média diurna (média mensal: temp.max - temp.min), isothermalidade, sazonalidade da temperatura, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, faixa anual de temperatura, precipitação anual, precipitação do mês mais frio, precipitação do mês mais seco, sazonalidade de precipitação) disponível no WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005); hipersazonalidade, interceptação de nuvens, duração do déficit hídrico, severidade do déficit hídrico, duração do excesso de água, severidade do excesso de água e dias de geada (Jones & Harris, 2008); altitude (obtida do software QGIS 2.8; QGIS Development Team, 2015); cobertura de gramínea e índice de inflamabilidade (multiplicação da cobertura de grama pelo índice de severidade da seca), extraído a partir do Diagrama de Walter (Walter, 1985). Utilizamos como camada superficial do solo as seguintes variáveis: classe de drenagem, superfície rochosa (% de superfície), proporção (% volume) de frações de tamanho (argila, silte, areia e cascalho), salinidade, saturação por base total - TBS (%) e bases intercambiáveis totais obtidas do *Google Earth* e da Base de Dados Mundial Harmonizada do Solo - FAO (Fischer *et al.*, 2008). As variáveis espaciais do banco de dados foram as coordenadas binárias (latitude e longitude) de cada sítio.

2.5. Análises dos dados

Para as análises numéricas, preparamos quatro matrizes com os sítios, obtidos do *NeoTropTree*, descritos nas linhas: a) uma matriz florística de ocorrência de cada espécie arbórea, por sítio, onde as espécies estavam listadas nas colunas e nas células estavam os dados binários de presença/ausência; da mesma forma, criamos b) uma matriz florística de ocorrência (presença/ausência) de cada espécie arbórea, por fitofisionomia; c) uma matriz com as variáveis ambientais posicionadas nas colunas com seus valores padronizados

descritos nas células, por sítio (nas linhas); e d) uma matriz espacial composta pela latitude e longitude (nas colunas) de cada localidade.

2.5.1. Modelos de variação florística com dados ambientais e espaciais

Para construirmos os modelos de variação florística, selecionamos variáveis ambientais e espaciais independentemente (Figura 2). Utilizamos em ambos a RDA (análise de redundância canônica) tendo, como matriz resposta, uma matriz de espécies cuja dimensionalidade foi reduzida pela aplicação de uma análise de coordenadas principais - PCoA - com distância de Sorensen/Bray-Curtis (Borcard *et al.*, 2011). Na PCoA, retivemos o número de eixos que representava 95% da variação da matriz de espécies. No presente caso, esse número foi de 247 para a análise envolvendo todo o Brasil; considerando cada domínio, tivemos: 200 para a Amazônia, 149 para a Mata Atlântica, 90 para o Cerrado, 51 para a Caatinga, 17 para o Pampa e 04 para o Chaco (Material Suplementar 2). Em um segundo momento, focamos nos eixos principais da PCoA, aqui definidos como os eixos cujos autovalores superavam os obtidos pelo modelo nulo de *broken-stick* (Legendre & Legendre, 2012). Nesse caso, para todo o Brasil, a Caatinga e a Mata Atlântica foram selecionados quatro eixos significativos e para a Amazônia, Cerrado e Pampa, dois eixos significativos foram selecionados para cada domínio (Tabela 1). O conjunto de eixos selecionados de PCoA (por ambos os métodos acima) será chamado daqui em diante de ‘matriz PCoA’.

Para selecionarmos as variáveis ambientais, o procedimento inicial foi eliminar as colinearidades, o que foi feito por meio do Agrupamento Hierárquico de Variáveis (Chavent *et al.*, 2012). Selecionamos a partição dos *clusters* de variáveis ambientais a partir da estabilização da curva *Bootstrap* (Efron, 1979) com 999 randomizações. Certificamo-nos que os *clusters* (Figura 2) resultantes não apresentavam fator de inflação

da variância (VIF) superior a 10 (Borcard *et al.*, 2011). Realizamos a seleção progressiva dos *clusters* ambientais em função da matriz PCoA utilizando os critérios de dupla-parada de Blanchet *et al.* (2008). Adicionalmente, utilizamos um terceiro critério de parada, que consiste em interromper a seleção progressiva caso a variável a ser adicionada não contribua com mais do que 0.001% do R² acumulado do modelo (critério ‘R² more’). Adotamos esse terceiro critério para tornar a seleção das variáveis ambientais idêntica à seleção das variáveis espaciais.

Como variáveis espaciais, construímos autovetores pelo método MEM - *Moran's Eigenvector Maps* (Mapas de autovetores de Moran), os quais permitem capturar estruturas espaciais em variadas escalas (Dray *et al.* 2006). Nesse método, uma matriz espacial ponderada (SWM) é gerada a partir de latitude e longitude. Um dos problemas mais sérios na modelagem espacial ecológica até pouco tempo era a subjetividade na escolha da SWM, haja vista a vasta disponibilidade de algoritmos (Dray *et al.*, 2006; Bauman *et al.*, 2018). Para contornar isso, Bauman *et al.* (2018) propuseram um método objetivo de seleção de SWM. Obtivemos vantagem deste método ao selecionar o SWM cujo conjunto selecionado de autovetores deveria apresentar o maior R² ajustado em relação à matriz PCoA (Tabela 1 e Material Suplementar 2). A seleção de autovetores foi realizada progressivamente conforme os critérios de dupla-parada de Blanchet *et al.* (2008) acrescido do critério ‘R² more’. Contudo, cada SWM só teve seus autovetores selecionados após ser testada e confirmada a significância do modelo global, isto é, com todos os autovetores candidatos. Esse procedimento é importante para reduzir as chances de erro tipo I na seleção de variáveis (Blanchet *et al.*, 2008). Assim, sempre que o modelo global foi significativo (ANOVA; $p \leq 0,05$ após correção de Sidak - ver Bauman *et al.*, 2018), os autovetores foram submetidos à seleção progressiva.

2.5.2. Partição de variância

De posse das variáveis selecionadas, realizamos a partição de variância, separando os componentes que explicam os padrões florísticos nas seguintes frações: [a] apenas variáveis ambientais; [b] compartilhamento entre variáveis ambientais e espaciais; [c] apenas variáveis espaciais; [d] variância não explicada (resíduos; Figura 2). Nessa etapa, utilizamos a Randomização Espectral de Moran, que corrige os vieses da partição de variância clássica e previne melhor a inflação do erro tipo I (Clappe *et al.*, 2018).

Avaliamos a influência dos fatores ambientais e espaciais sobre os padrões de distribuição das espécies arbóreas do Brasil obtendo gráficos *biplot* das variáveis da RDA final. Para os gráficos *biplot*, selecionamos os grupos de fitofisionomias de acordo com os agrupamentos apontados por Castuera-Oliveira *et al.* (dados não publicados/aceito). No primeiro gráfico, plotamos todas as variáveis selecionadas. Nos gráficos seguintes, plotamos individualmente os componentes ambientais e os componentes espaciais, mantendo as demais variáveis constantes. Como os componentes foram selecionados separadamente, detectamos possíveis colinearidades entre as variáveis do modelo final (RDA), novamente admitindo a existência de colinearidades no caso de alguma variável apresentar VIF acima de 10 (Borcard *et al.*, 2011).

Hierarquizamos as variáveis ambientais efetuando uma partição de variância para cada variável selecionada, descontando o efeito de todas as demais e das variáveis espaciais, prevenindo vieses causados pela autocorrelação espacial por meio da randomização espectral de Moran. Nessa hierarquia posicionamos as variáveis ambientais de acordo com o seu R^2 adj (Tabela 2-7).

Realizamos essas análises em ambiente R (R Core Team, 2019) e utilizamos como base as rotinas fornecidas por Eisenlohr (2019), Chavent *et al.* (2012), Bauman *et al.* (2018) e Clappe *et al.* (2018). Utilizamos os pacotes: a) “adespatial” (Dray *et al.*, 2018) e

“ade4” (Dray & Dufour, 2007), para a geração e seleção dos filtros espaciais; b) “vegan” (Oksanen *et al.*, 2018), para PCoA e RDA; c) “ape” (Paradis & Schliep, 2018), “usdm” (Naimi *et al.*, 2014) e “ClustOfVar” (Chavent *et al.*, 2013), para testar colinearidades e reduzir a dimensionalidade da matriz de variáveis ambientais; d) “adespatial”, para a partição de variância por meio da Randomização Espectral de Moran; e) “ggplot2” (Wickham, 2016), para gerar os *plots* de RDA.

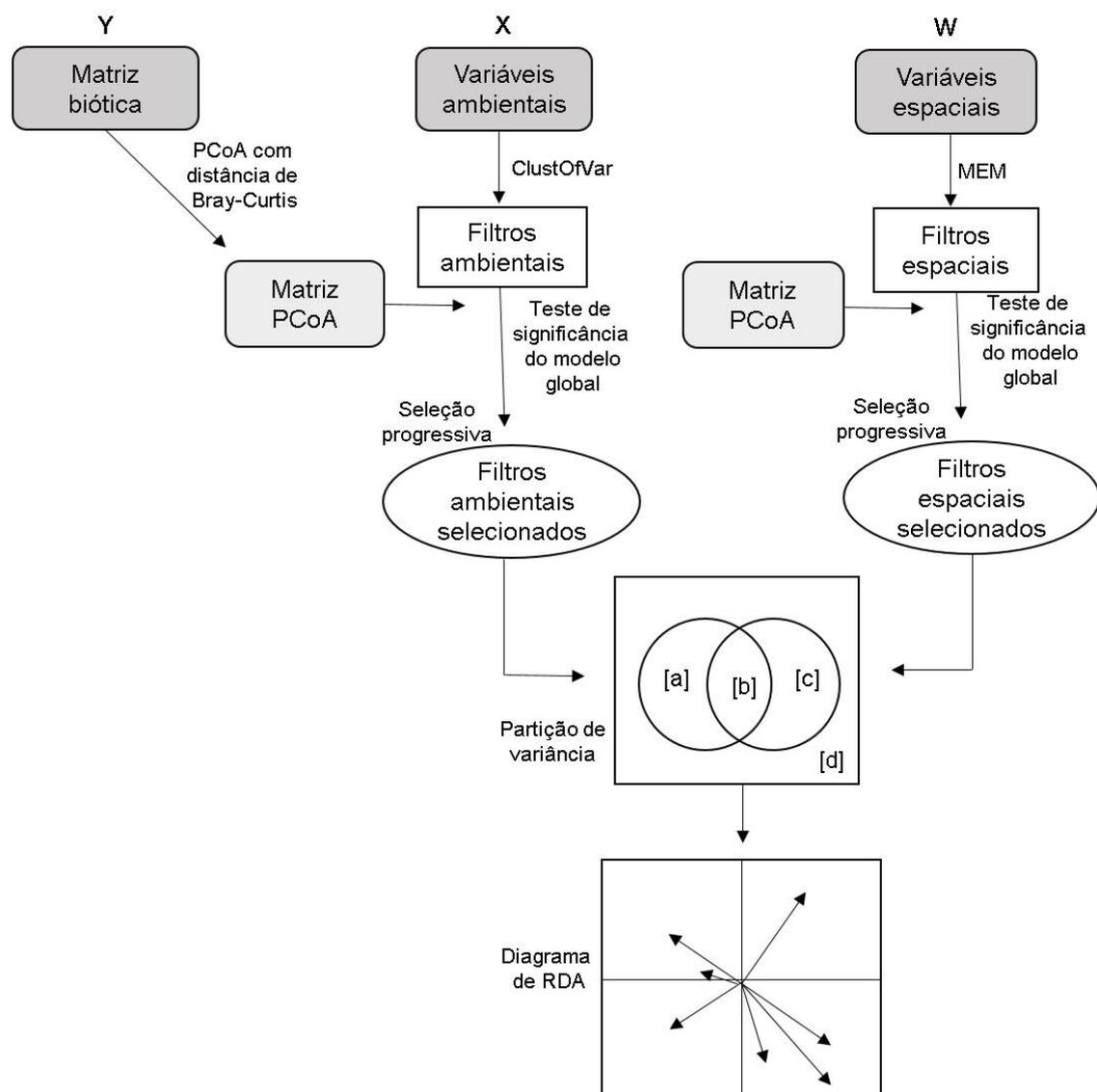


Figura 2. Representação esquemática da construção dos modelos de variação florística, com dados ambientais e espaciais e partição de variância.

3. RESULTADOS

Fatores direcionadores das variações florísticas

A partição de variância, com PCoA e eixos que representavam 95% da variação (daqui em diante, “PCoA-95%”), indicou que a estrutura espacial tem a maior contribuição para a variação da composição das espécies arbóreas no Brasil (Material Suplementar 2 e 3A). Quando acessamos os principais padrões, ou seja, utilizando apenas os eixos de PCoA significativos (daqui em diante, “PCoA-sig”), o ambiente estruturado no espaço foi o preditor de maior contribuição para a variação da flora arbórea brasileira (Tabela 1; Figura 3A).

As variáveis ambientais associadas ao fogo foram os principais determinantes da distribuição do componente arbóreo no Brasil (Tabela 2). As fitofisionomias Savana Estacional Semidecídua e Savana Florestada Estacional Semidecídua (grupo 5) foram congruentes com as variáveis relacionadas ao fogo, entretanto as demais fitofisionomias do Brasil se distribuíram com padrões inversos a essas variáveis *proxies* do fogo (Figura 3B-C). Intercepção de nuvens e temperatura foram importantes para as Florestas e Nanoflorestas Sempreverde e Semidecíduas (Pluvial, Nebular e Estacional; grupos 1 e 2). As variáveis de salinidade influenciaram as fitofisionomias Decíduas (vegetação típica da Caatinga e Florestas secas) e as fitofisionomias de Florestas Inundáveis, ora pela ausência da salinidade (Pluvial Sempreverde e Estacional Semidecídua) ora pela presença da mesma (Floresta Inundável Marítima Sempreverde; Figura 3B-C).

Tabela 1. Modelo PCoA-sig (eixos significativos). Resultados da seleção progressiva das variáveis ambientais (*Cluster*) e variáveis espaciais (MEM) e partição de variância para o Brasil e seus domínios fitogeográficos: Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Caatinga e Pampa. O Chaco não apresentou autocorrelação espacial e estrutura ambiental significativos. Em destaque a fração da partição de variância de maior estimativa de contribuição para a distribuição da flora arbórea do Brasil e seus domínios fitogeográficos.

Variável resposta = scores.pcoa (>broken stick)	Brasil	Amazônia	Cerrado	Mata Atlântica	Caatinga	Pampa
Nº de eixos que ultrapassam o autovalor obtido por <i>broken stick</i>	4	2	2	4	4	2
R ² ajustado modelo ambiental completo	0,5661	0,7065	0,7443	0,6697	0,7388	0,7440
p-valor	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Nº de Clusters selecionados	9	8	5	8	8	3
R ² ajustado modelo ambiental selecionado	0,5638	0,7028	0,7379	0,6653	0,7297	0,6998
R ² ajustado modelo espacial completo (apenas do MEM selecionado)	0,6273	0,0798	0,0095	0,8126	0,7227	0,8493
Tipo de MEM selecionado	Delaunay _Binary	DBEM_ PCNM	DBEM_ PCNM	Dnear10.29 Up_0,5	Delaunay_ Linear	Delaunay_ _Up_0,5
Número de MEMs selecionados	66	10	13	52	58	11
[a] ambiente puro	14,30%	62,21%	52,92%	10,28%	13,04%	0,93%
[b] ambiente + espaço	38,68%	7,33%	12,49%	42,31%	49,39%	38,57%
[c] espaço puro	24,05%	0,63%	1,39%	36,35%	21,95%	41,66%
[d] resíduo	22,97%	29,83%	33,20%	11,06%	15,62%	18,84%

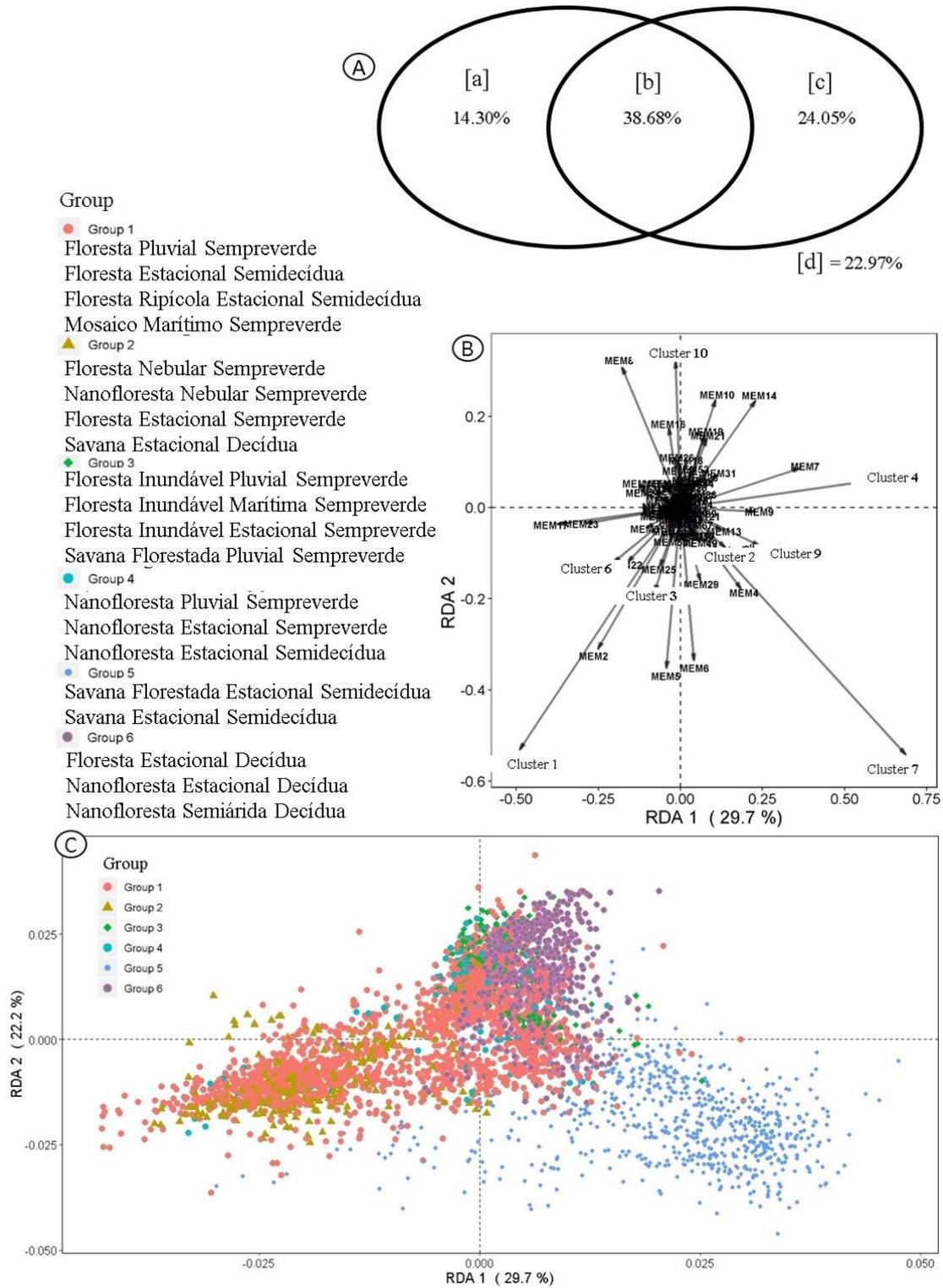


Figura 3. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para o Brasil. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (14,30%), [b] ambiente estruturado no espaço (38,68%), [c] espaço puro (24,05%), e [d] variância não explicada - resíduo (22,97%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.

Tabela 2. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para o Brasil como um todo.

Brasil	R^2adj.p	Variáveis
<i>Cluster 7</i>	9,98%	Cobertura de gramíneas Índice de inflamabilidade
<i>Cluster 1</i>	0,57%	Isotermalidade Sazonalidade de temperatura Temperatura anual Temperatura máxima Temperatura mínima
<i>Cluster 10</i>	0,44%	Classe de salinidade Ranking de salinidade
<i>Cluster 4</i>	0,30%	Sazonalidade de precipitação Precipitação do mês mais frio Duração do déficit hídrico Duração do excesso hídrico Severidade do excesso hídrico
<i>Cluster 9</i>	0,24%	Classe de textura do solo Classe de fertilidade do solo Ranking de arenosidade Ranking de TBS
<i>Cluster 3</i>	0,23%	Precipitação anual Precipitação do mês mais seco Severidade do excesso hídrico
<i>Cluster 8</i>	0,17%	Superfície de rochas Ranking de rochas Estoque de água no solo
<i>Cluster 6</i>	0,13%	Interceptação de nuvem Dias de geada
<i>Cluster 2</i>	0,04%	Temperatura média anual Amplitude térmica média diurna

Domínio Amazônico

A partição de variância PCoA-95% apontou maior contribuição das variáveis espaciais na distribuição das espécies arbóreas na Amazônia (Material Suplementar 2 e 4A). Quando acessamos os principais padrões (i.e., “PCoA-sig”), o ambiente puro passou a explicar a maior parte dessa distribuição (Figura 4A e Tabela 1).

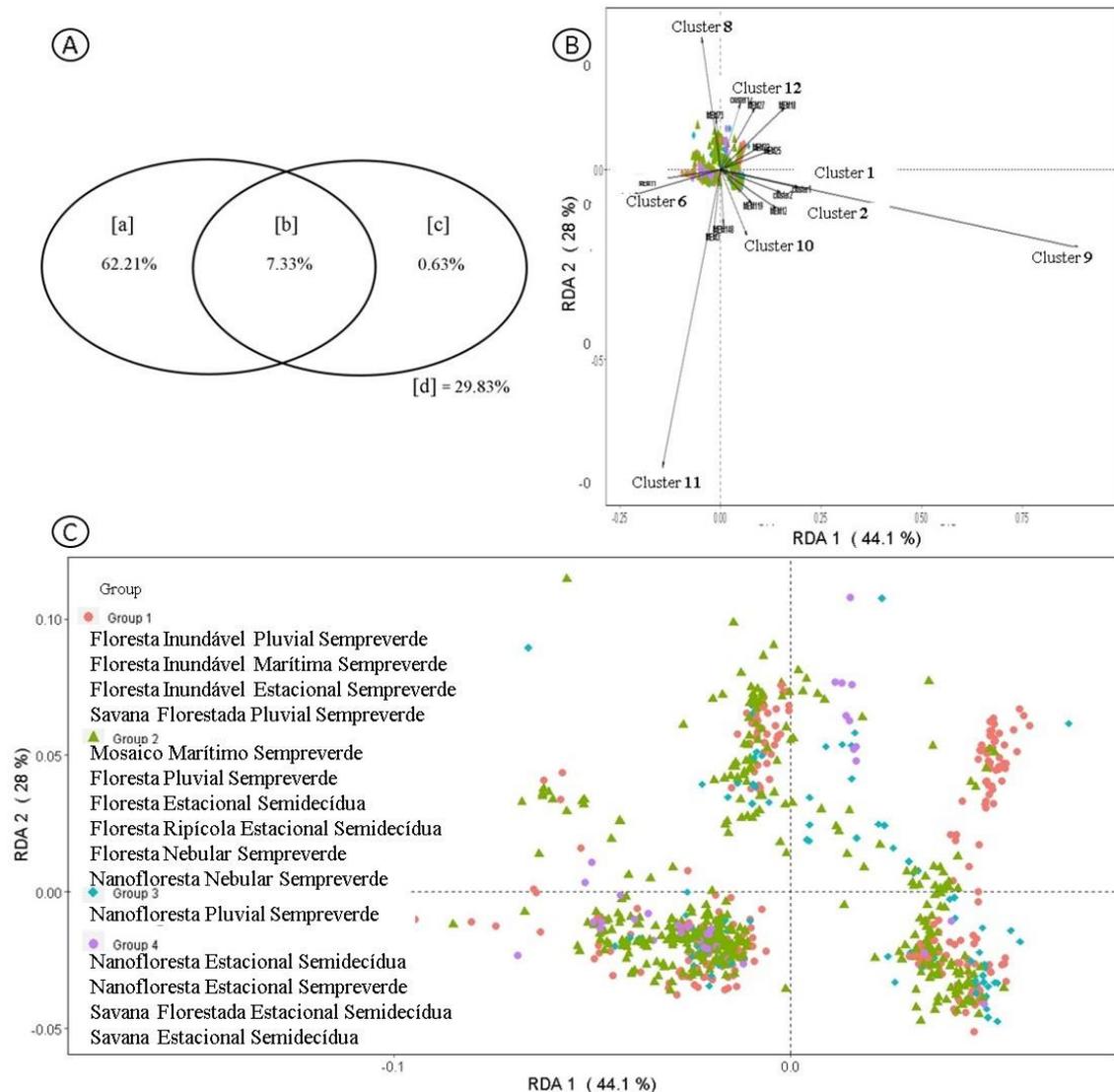


Figura 4. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para a Amazônia. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (62,21%; $F_{8;816}=230,03$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (7,33%), [c] espaço puro (0,63%; $F_{10;816}=4,38$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (29,83%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.

Analisando os principais padrões, encontramos a vegetação arbórea da Amazônia se estruturando, principalmente, em função da drenagem e disponibilidade de água no solo (*cluster 9*) (Tabela 3). Entretanto, a flora arbórea da Amazônia, distribuída entre 15 fitofisionomias, apresentou grande influência de todas as variáveis ambientais selecionadas no modelo, como disponibilidade de água no solo (*cluster 9*), arenosidade, textura e fertilidade do solo (*cluster 11*), precipitação e estresse hídrico (*cluster 6*) e as variáveis relacionadas ao fogo (*cluster 8*; Figura 4B-C).

Tabela 3. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para a Amazônia.

Amazônia	R^2adj.p	Variáveis ambientais
<i>Cluster 9</i>	32,14%	Estoque de água no solo Ranking de drenagem Classe de drenagem do solo
<i>Cluster 12</i>	22,45%	Ranking de salinidade Classe de salinidade
<i>Cluster 11</i>	22,45%	Ranking de arenosidade Ranking de TBS Classe de textura do solo Classe de fertilidade do solo
<i>Cluster 8</i>	4,24%	Cobertura de gramíneas Índice de inflamabilidade
<i>Cluster 10</i>	3,05%	Ranking de rochas Superfície de rochas
<i>Cluster 1</i>	0,90%	Altitude Interceptação de Nuvem
<i>Cluster 2</i>	0,20%	Temperatura anual Temperatura máxima Amplitude térmica média diurna
<i>Cluster 6</i>	0,15%	Precipitação do mês mais seco Sazonalidade de precipitação Duração do déficit hídrico Severidade do déficit hídrico Duração do excesso hídrico

Domínio da Mata Atlântica

No particionamento da variância para PCoA-95%, a fração puramente espacial foi apontada como o principal determinante da distribuição do componente arbóreo na Mata Atlântica (Material Suplementar 2 e 5A). No modelo PCoA-sig, encontramos maior contribuição do ambiente estruturado no espaço explicando a distribuição do componente arbóreo do domínio atlântico (Figura 5A e Tabela 1).

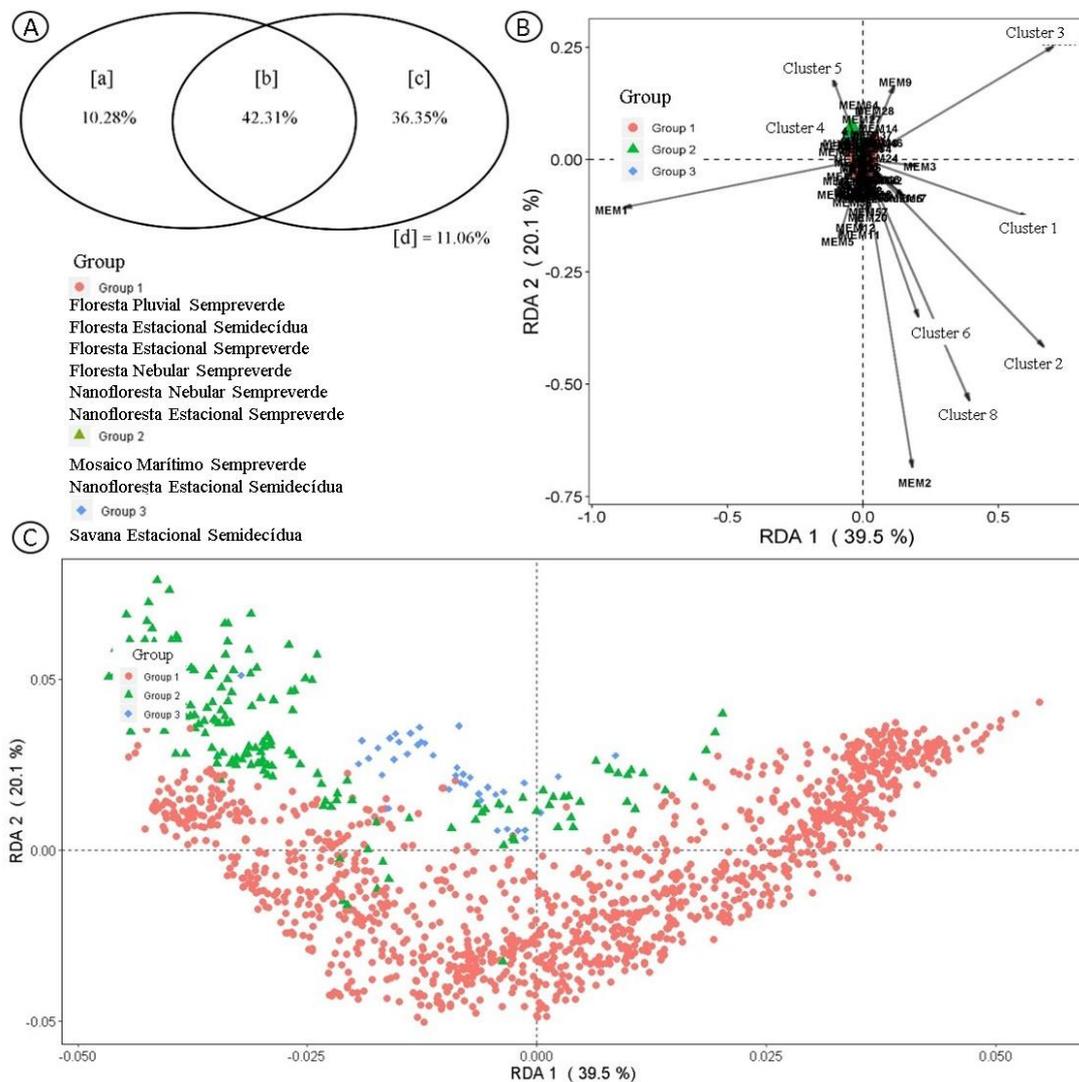


Figura 5. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para a Mata Atlântica. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (10.28%; $F_{8;1453}=183,84$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (42,31%), [c] espaço puro (36,35%; $F_{52;1453}=75,51$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (11,06%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.

A vegetação arbórea da Mata Atlântica se distribuiu relacionada principalmente com as variáveis ambientais de precipitação, sazonalidade de temperatura e estresse hídrico (*cluster* 3; Tabela 4). As fitofisionomias Florestais Pluvial, Nebular, Estacional Sempreverde e Estacional Semidecídua (grupo 1) se distribuíram direcionadas pelo espaço e pelas variáveis ambientais de precipitação, temperatura, estresse hídrico e textura do solo (*clusters* 3, 2, 1, 8 e 6); o Mosaico Sempreverde e a Nanofloresta Estacional Semidecídua se distribuíram em função do espaço e da hipersazonalidade (*cluster* 5) e das variáveis de arenosidade, salinidade e textura do solo (*cluster* 8 - aqui, à medida que os escores de PCA aumentaram os valores das variáveis diminuíram, sendo inversamente correlacionados); e a Savana Estacional Semidecídua se distribuiu em função das variáveis relacionadas ao fogo (*cluster* 6 - nesse caso, também, à medida que os escores de PCA aumentaram os valores das variáveis diminuíram, sendo inversamente correlacionados; Figura 5B-C).

Tabela 4. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para a Mata Atlântica.

Mata Atlântica	R^2adj.p	Variáveis ambientais
<i>Cluster</i> 3	3,13%	Isotermalidade Sazonalidade de temperatura Precipitação do mês mais seco Sazonalidade de precipitação Duração do déficit hídrico Severidade do déficit hídrico Duração do excesso hídrico
<i>Cluster</i> 8	2,44%	Classe de textura do solo Ranking de arenosidade Ranking de salinidade Classe de salinidade
<i>Cluster</i> 1	2,02%	Altitude Temperatura anual Temperatura máxima Temperatura mínima Dias de geada Interceptação de nuvens

<i>Cluster 6</i>	0,60%	Cobertura de gramíneas Índice de inflamabilidade
<i>Cluster 7</i>	0,33%	Estoque de água no solo Ranking de drenagem Classe de drenagem do solo Superfície de rochas Ranking de rochas
<i>Cluster 5</i>	0,17%	Hipersazonalidade
<i>Cluster 2</i>	0,10%	Temperatura média anual Amplitude térmica média diurna
<i>Cluster 4</i>	0,09%	Precipitação anual Precipitação do mês mais frio Severidade do excesso hídrico

Domínio do Cerrado

A distribuição da composição de espécies arbóreas do Cerrado, na partição de variância PCoA-95%, teve maior influência das variáveis espaciais (Material Suplementar 2 e 6A). Os principais padrões, obtidos com o modelo PCoA-sig, indicaram o ambiente puro como principal determinante da distribuição das espécies arbóreas do Cerrado (Figura 6A e Tabela 1).

O conjunto de preditores mais representativos para a distribuição da flora arbórea do Cerrado foram as variáveis relacionadas ao fogo: cobertura de gramíneas e índice de inflamabilidade (*cluster 6*; Tabela 5). Quanto às fitofisionomias, a distribuição da Floresta Inundável Semidecídua do Cerrado (grupo 4) foi congruente com a disponibilidade de água no solo (*cluster 5*), assim como a Floresta Ripícola e a Floresta e Nanofloresta Estacional Semidecídua (grupo 4) que também se organizaram seguindo padrões inversos às variáveis ambientais associadas ao fogo; a distribuição da vegetação decídua desse domínio (Floresta e Nanofloresta; grupo 2) foi congruente com as variáveis de textura e fertilidade do solo (*cluster 8*); e as fitofisionomias características do Cerrado (grupo 3) se

distribuíram, principalmente, em função das variáveis de fogo e cobertura de gramíneas (*cluster 6* - nesse caso, à medida que os escores de PCA aumentaram os valores das variáveis diminuíram, sendo inversamente correlacionados) e das variáveis de temperatura (*cluster 1*; Figura 6B-C).

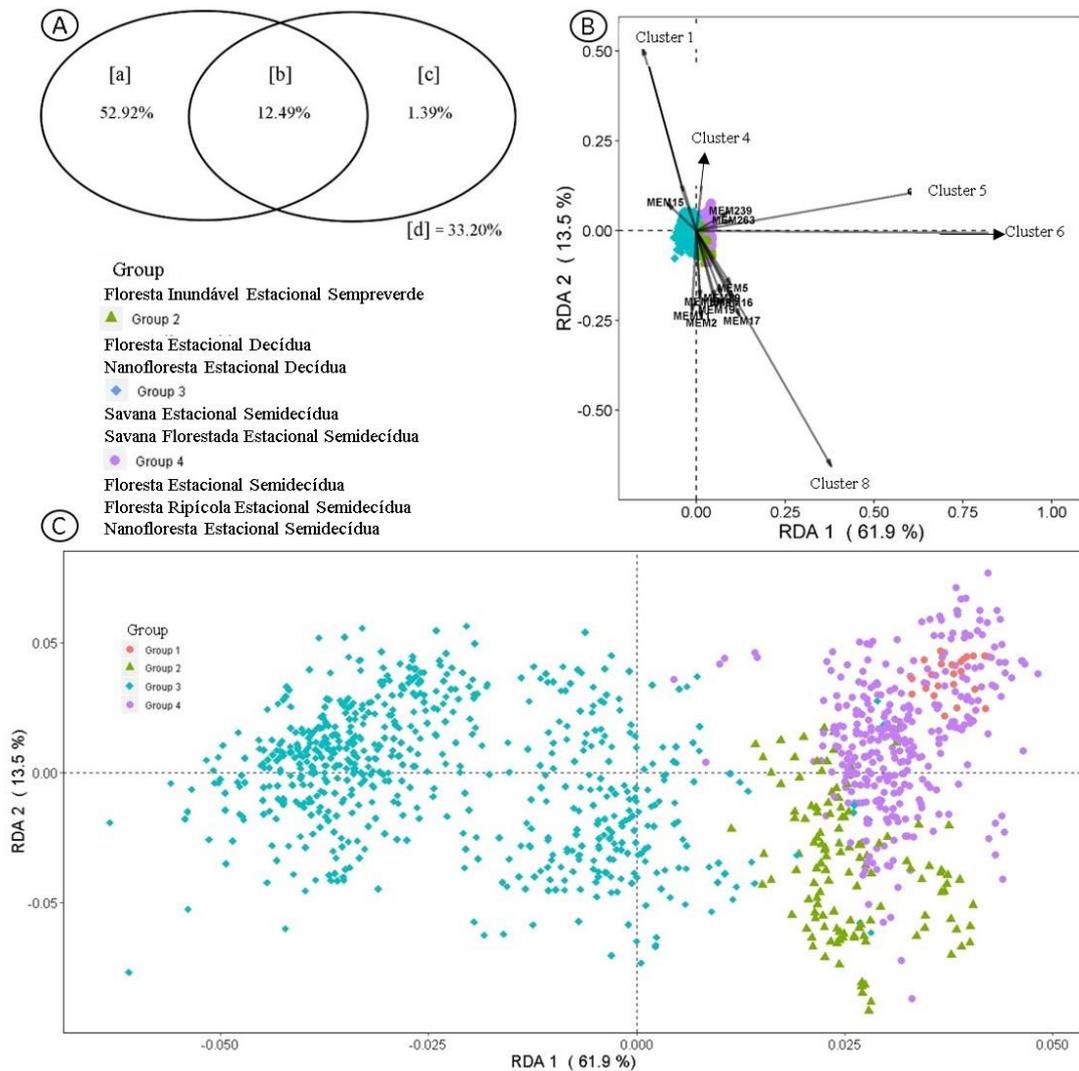


Figura 6. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para o Cerrado. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (52,92%; $F_{5;1096}=579,38$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (12,49%), [c] espaço puro (1,39%; $F_{13;1096}=5,24$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (33,20%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.

Tabela 5. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para o Cerrado.

Cerrado	R^2adj.p	Variáveis ambientais
<i>Cluster 6</i>	22,28%	Cobertura de gramíneas Índice de inflamabilidade
<i>Cluster 8</i>	9,16%	Ranking de arenosidade Ranking de TBS Classe de textura do solo Classe de fertilidade do solo
<i>Cluster 5</i>	3,81%	Hipersazonalidade Estoque de água no solo Ranking de drenagem Classe de drenagem do solo
<i>Cluster 1</i>	3,22%	Altitude Temperatura anual Temperatura máxima Temperatura mínima Interceptação de Nuvem
<i>Cluster 4</i>	1,17%	Precipitação anual Precipitação do mês mais frio Duração do excesso hídrico Severidade do excesso hídrico

Domínio da Caatinga

O espaço puro foi a variável com maior estimativa de contribuição para a variação da estrutura florística da Caatinga, de acordo com a partição de variância PCoA-95% (Material Suplementar 2 e 7A). Para a análise com PCoA-sig, o ambiente estruturado no espaço passou a explicar a maior parte da distribuição das espécies arbóreas da Caatinga (Figura 7A e Tabela 1).

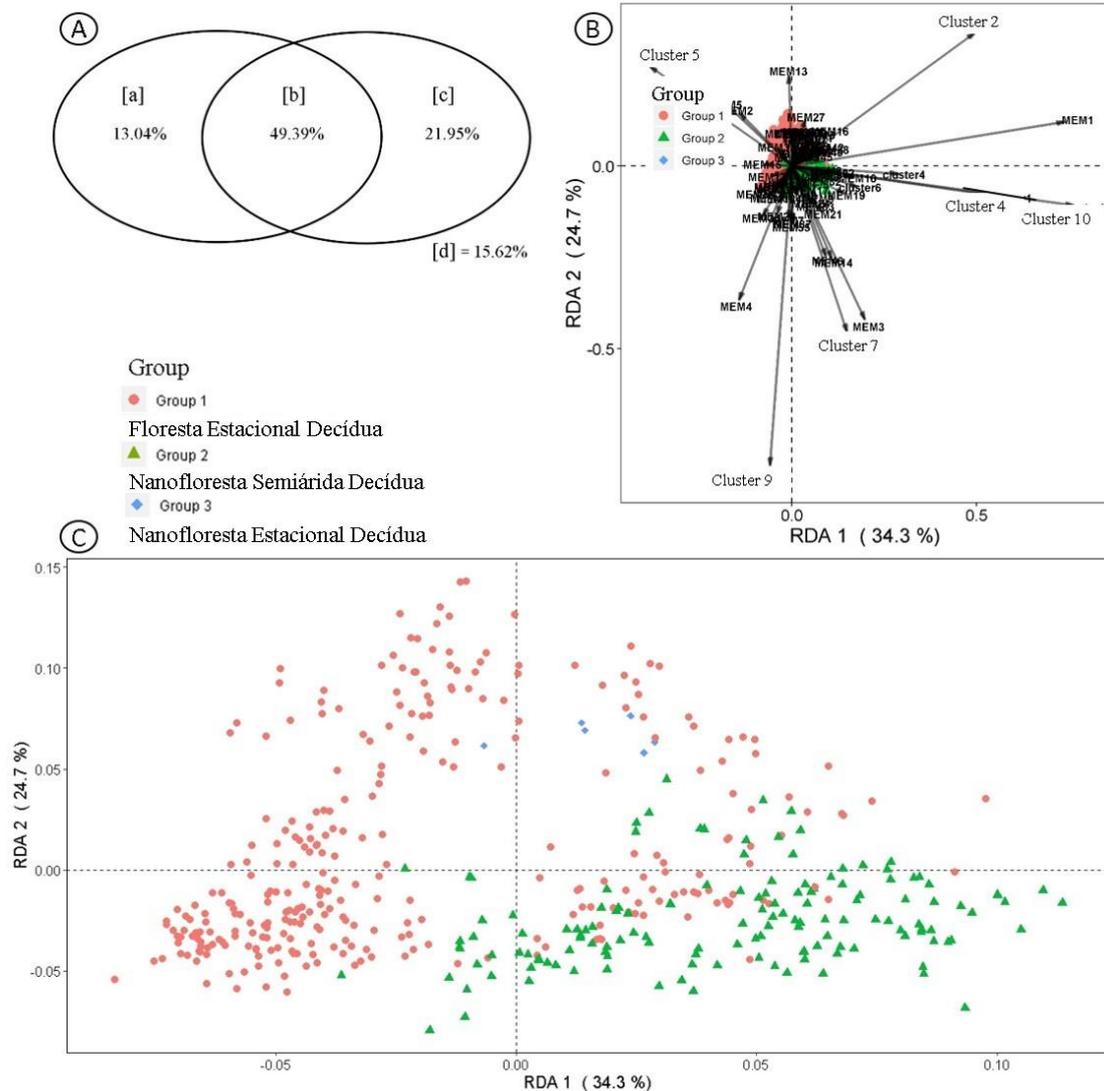


Figura 7. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para a Caatinga. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (13,04%; $F_{8;380}=57,77$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (49,39%), [c] espaço puro (21,95%; $F_{58;380}=9,42$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (15,62%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.

As variáveis relacionadas à arenosidade, textura e fertilidade do solo (*cluster 9*) foram os determinantes de maior influência na distribuição da vegetação arbórea da Caatinga (Tabela 6). No diagrama de RDA PCoA-sig, encontramos a Floresta Decídua (grupo 1) se distribuindo em função do espaço e das variáveis ambientais de arenosidade, textura e fertilidade do solo (*cluster 9*) e de precipitação e estresse hídrico (*cluster 5*); e a Nanofloresta Semiárida decídua (grupo 2, que inclui as fitofisionomias típicas da Caatinga)

se distribuiu ao longo do eixo 1 em função das variáveis ambientais de salinidade do solo, altitude e temperatura, e precipitação e déficit de água (*cluster* 10; Figura 7B-C).

Tabela 6. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para a Caatinga.

Caatinga	R^2adj.p	Variáveis ambientais
<i>Cluster</i> 9	2,92%	Ranking de arenosidade Ranking de TBS Classe de textura do solo Classe de fertilidade do solo
<i>Cluster</i> 6	1,44%	Cobertura de gramíneas Índice de inflamabilidade
<i>Cluster</i> 10	1,18%	Ranking de salinidade Classe de salinidade
<i>Cluster</i> 5	0,43%	Precipitação do mês mais seco Duração do déficit hídrico Severidade do déficit hídrico
<i>Cluster</i> 4	0,30%	Precipitação anual Precipitação do mês mais frio Duração do excesso hídrico Severidade do excesso hídrico
Cluster1	0,30%	Altitude Temperatura anual Temperatura máxima Temperatura mínima
Cluster7	0,30%	Estoque de água no solo Ranking de drenagem Classe de drenagem do solo
Cluster2	0,12%	Temperatura média anual Amplitude térmica média diurna

Domínio do Pampa

O componente espacial apresentou a maior estimativa de contribuição na distribuição das espécies arbóreas do Pampa tanto para a partição de variância PCoA-95% (Material suplementar 2 e 8A), quanto nos principais padrões com os eixos significativos (PCoA-sig; Figura 8A e Tabela 1).

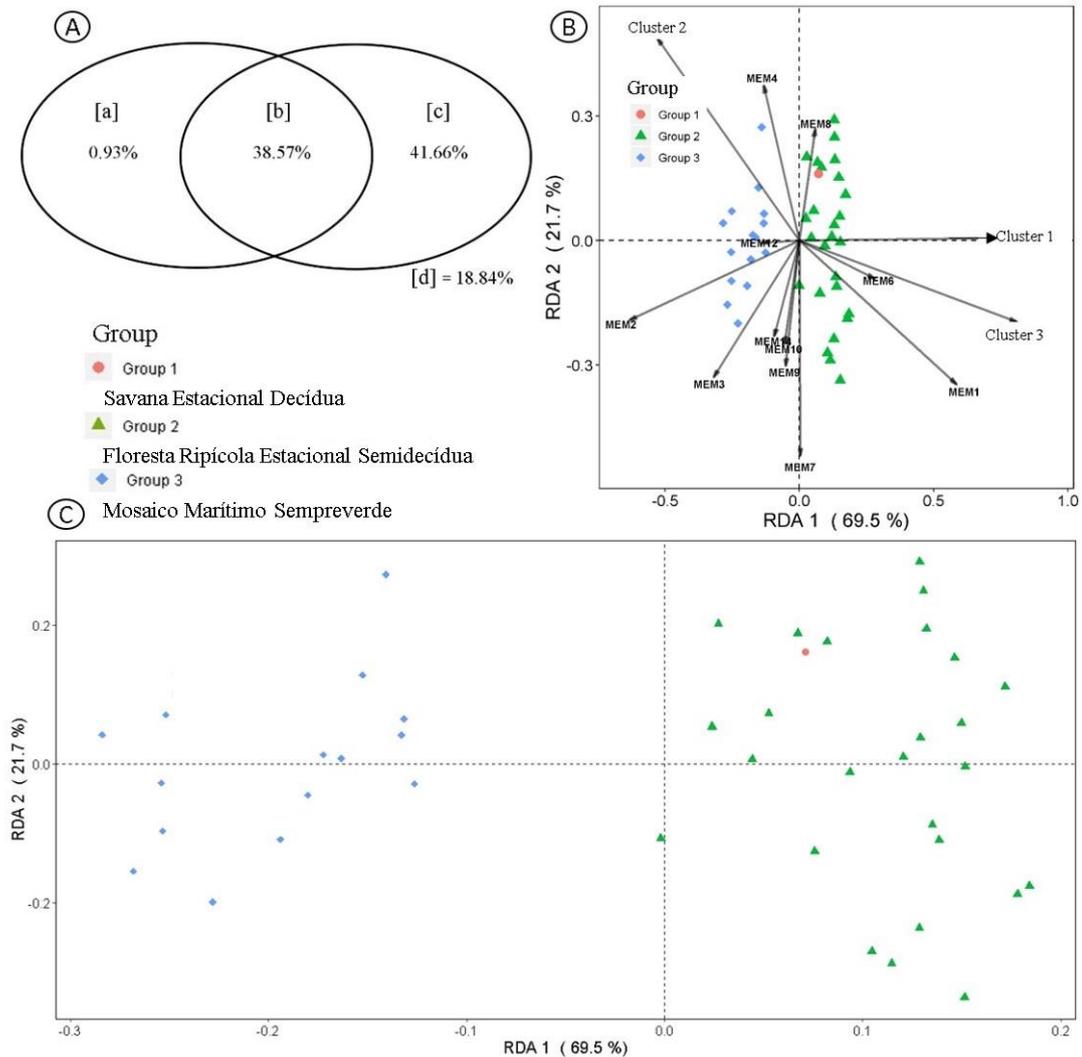


Figura 8. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-sig para o Pampa. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (0.93%; $F_{3;27}=2,32$; $p=0,047$), [b] ambiente estruturado no espaço (38,57%), [c] espaço puro (41,66%; $F_{11;27}=5,00$ $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (18,84%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-sig; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-sig.

Para os fatores ambientais, encontramos a distribuição das espécies arbóreas do Pampa direcionada principalmente pelas variáveis de altitude e textura, arenosidade e salinidade do solo (*cluster* 1; Tabela 7). A distribuição da Savana Estacional Decídua e da Floresta Ripícola foi congruente com as variáveis de temperatura, precipitação e estresse hídrico (*cluster* 2) e inversamente correlacionados com a textura e salinidade do solo (*clusters* 1 e 3); e a organização do Mosaico Marítimo Sempreverde foi congruente com a altitude, textura, arenosidade e salinidade do solo (*cluster* 1 - aqui, à medida que os escores de PCA aumentaram os valores das variáveis diminuíram, sendo inversamente correlacionados; Figura 8B-C).

Tabela 7. Hierarquia das variáveis ambientais selecionadas, de acordo com o respectivo R^2 adj., para o Pampa.

Pampa	R^2adj.p	Variáveis ambientais
<i>Cluster 1</i>	0,84%	Altitude Isotermalidade Ranking de arenosidade Ranking de salinidade Classe de textura do solo Classe de salinidade
<i>Cluster 3</i>	0,50%	Sazonalidade de temperatura Temperatura máxima Temperatura média anual Amplitude térmica média diária
<i>Cluster 2</i>	0,31%	Temperatura anual Precipitação anual Precipitação do mês mais frio Duração do Excesso hídrico Severidade do Excesso hídrico

Domínio do Chaco

O Chaco brasileiro não apresentou modelos ambientais e espaciais significativos.

4. DISCUSSÃO

Os padrões florísticos do Brasil estão mais correlacionados com as variáveis espaciais do que seria esperado pelo acaso. O espaço puro explicou a maior parte da variação da composição florística do Brasil, discordando da nossa primeira hipótese, segundo a qual esperávamos proporção similar de variância florística explicada por processos determinísticos ambientais e pelo espaço geográfico. Nesse sentido, provavelmente devido à grande extensão territorial do Brasil, a composição florística tenha capacidade limitada de dispersão entre os diferentes domínios fitogeográficos e, conseqüentemente, maior influência do componente espacial. Essa estrutura espacial autógena (processos puramente espaciais) tem sido sugerida como condução da distribuição dos seres vivos pela limitação da dispersão (processos estocásticos; Gilbert & Lechowicz, 2004; Borcard *et al.*, 2004); entretanto, em termos gerais, a fração explicada pelo espaço puro também reflete processos biológicos, como reprodução ou crescimento das espécies, sem a influência do componente ambiental (Borcard *et al.*, 1992). Por outro lado, quando acessamos apenas os principais padrões florísticos, nossa hipótese foi confirmada.

Variáveis relacionadas à susceptibilidade ao fogo foram indicadas como principal determinante ambiental da distribuição do componente arbóreo no Brasil como um todo. De fato, não seria o resultado mais esperado, pois em grandes escalas espaciais o clima tem sido o indicado como controlador da distribuição da vegetação neotropical (Ferreira *et al.*, 2009; Murphy & Bowman, 2012). Entretanto, as variáveis de fogo estão diretamente relacionadas com as variáveis climáticas, como sazonalidade de precipitação e temperatura, e nessa lógica, a diminuição da precipitação e aumento de temperatura levariam ao aumento da probabilidade de fogo, que pode atuar como fator limitador para a distribuição das florestas e mantenedor dos ambientes savânicos (Murphy & Bowman,

2012). Em escala de domínios fitogeográficos, o fogo também foi indicado como um importante determinante da distribuição do componente arbóreo do Cerrado, fato esperado uma vez que o fogo já havia sido relatado para este domínio (Ratter *et al.*, 1997). Desde então, tem sido proposto que as fitofisionomias do Cerrado, basicamente, seriam resultantes da interação de características do solo, topografia, drenagem, ocorrência e frequência do fogo e histórico da área (Pennington *et al.*, 2000; Durigan *et al.*, 2004; Henriques, 2005). O fogo é uma variável que atua em escala local, mas está associada às variáveis climáticas que atuam em macroescalas (Murphy & Bowman, 2012).

Em macroescala, o espaço também foi o principal preditor da flora arbórea de cada domínio fitogeográfico separadamente. Por outro lado, quando acessamos os principais padrões, os preditores que atuam na flora arbórea de cada domínio foram particulares. Para os domínios amazônico e atlântico, predominantemente florestais, encontramos a Amazônia mais associada aos fatores ambientais puros, tendo a drenagem e disponibilidade de água no solo como principais determinantes da sua composição de espécies arbóreas, enquanto a Mata Atlântica apresentou o ambiente estruturado no espaço como a fração de maior estimativa de contribuição e as variáveis ambientais relacionadas à precipitação foram os determinantes principais da flora arbórea desse domínio. Esse resultado reforça a proposta de que as variáveis climáticas são mais importantes que os fatores do solo na variação da composição florística arbórea da Mata Atlântica (Oliveira-Filho *et al.*, 2013).

As diferenças encontradas entre os preditores da Amazônia e da Mata Atlântica podem estar associadas à heterogeneidade das propriedades do solo e à topografia particulares de cada domínio que, para paisagens de florestas tropicais, já foram relacionadas com a abundância e composição de espécies de plantas (e.g., Valencia *et al.*, 2004; John *et al.*, 2007). A maioria dos padrões florísticos encontrados para os domínios

predominantemente florestais do Brasil são correlacionados com variáveis geoclimáticas, sugerindo que esses fatores tiveram uma influência de longo tempo na evolução e especiação de táxons de árvores (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). A história da vegetação e o clima do Brasil, durante o Quaternário, também mostram drásticas mudanças de temperaturas e regime de chuvas, influenciando a vegetação tipicamente florestal (Ledru, 1993; Prado & Gibbs, 1993; Ledru *et al.*, 1998).

Para a Caatinga, domínio pertencente ao diagonal das formações abertas da América do Sul juntamente com o Cerrado e o Chaco, os principais padrões mostraram maior estimativa de contribuição do ambiente estruturado no espaço, com as variáveis relacionadas à arenosidade, textura e fertilidade do solo como determinantes ambientais de maior importância. Além dessas variáveis identificadas para a Caatinga e dos preditores ambientais relacionados ao fogo identificados para o Cerrado, as variáveis de temperatura também tem desempenhado papel importante na distribuição florística das fitofisionomias características desses domínios (Neves *et al.*, 2015). Para a flora lenhosa da Caatinga, a variação da aridez do solo também tem sido proposta como um fator importante na sua organização, sugerindo que os ambientes áridos da Caatinga atuam como filtros biogeográficos que selecionam espécies com estratégias ecológicas particulares (Silva & Souza, 2018).

Para o Chaco brasileiro não encontramos estrutura ambiental e autocorrelação espacial significativos. No entanto, não podemos admitir a inexistência de significância desses fatores para o Chaco, sendo apenas possível afirmar que não a identificamos em nossas análises, possivelmente devido ao baixo número de sítios disponíveis (seis sítios).

A vegetação arbórea do Pampa foi principalmente moldada pelo espaço puro e pelo ambiente estruturado no espaço, tendo também a influência das variáveis associadas ao solo (salinidade, arenosidade, textura e fertilidade) como importantes direcionadores da

distribuição de sua flora arbórea. A presença de fatores ambientais estruturados espacialmente (estrutura exógena), com grande estimativa de contribuição na formação de padrões florísticos, como os encontrados no Brasil como um todo, no Pampa, na Mata Atlântica e na Caatinga, podem se constituir efeito espacial dos fatores ambientais estruturados sobre interações bióticas ou, ainda, algum efeito de variáveis que não foram incluídas no modelo (Borcard *et al.*, 1992; Diniz-Filho *et al.*, 2012). Alguns autores afirmam que a fração do ambiente estruturado no espaço indica a influência da importância das dinâmicas neutras em moldar padrões na estrutura das comunidades (Gilbert & Lechowicz, 2004; Diniz-Filho *et al.*, 2012).

Mesmo com a maior influência do espaço, encontramos concordância da distribuição florística com os preditores ambientais, o que já era esperado, considerando que variáveis ambientais e espaciais, assim como fatores determinísticos e fatores estocásticos, podem agir simultaneamente na estruturação de comunidades (Leibold *et al.*, 2004; Gravel *et al.*, 2006; Pilar e Duarte, 2010; Lin *et al.*, 2013). Além disso, a importância desses fatores ecológicos varia entre comunidades e depende das diferentes capacidades de dispersão de grupos biológicos (Farjalla *et al.*, 2012; Padial *et al.*, 2014). Nesse contexto, nossos resultados indicam que o Cerrado e a Amazônia estariam mais relacionados aos processos de nicho (ambiente) e os domínios da Mata Atlântica, Pampa e Caatinga estariam mais associados aos processos neutros (espaço). Entretanto, devemos ressaltar que a importância dos preditores nas comunidades pode ser maior ou menor dependendo da escala espacial analisada (Legendre *et al.*, 2009) e das variáveis ambientais incluídas no modelo avaliado (Diniz-Filho *et al.*, 2012).

Quanto à distribuição da vegetação arbórea das fitofisionomias do Brasil, o espaço e as variáveis associadas ao fogo, temperatura, salinidade, interceptação de nuvens, textura e fertilidade do solo foram importantes na organização dos mesmos. Para as espécies

arbóreas, em macroescala, as variações nas condições de fertilidade do solo e as distâncias geográficas são tidas como preditores importantes para explicar padrões florísticos (Ratter *et al.*, 2003; Normand *et al.*, 2006; Sitzia *et al.*, 2014), além das variáveis climáticas de precipitação, que têm sido associadas diretamente com a riqueza de espécies para as formações vegetais neotropicais (Ferreira *et al.*, 2009; Murphy & Bowman, 2012). No entanto, em nossos achados, a composição de espécies arbóreas da maioria dos domínios fitogeográficos não apresentou efeitos diretos da precipitação no seu padrão de distribuição, com exceção da Mata Atlântica. Entretanto, note que todas as variáveis ambientais (fertilidade e drenagem do solo, temperatura e fogo) que impulsionam a distribuição de espécies aqui encontradas estão correlacionadas com a disponibilidade de água para a vegetação arbórea, inclusive a variável de salinidade, que pode alterar a estrutura básica do solo por reduzir a porosidade, aeração e condução da água (Majahan & Tuteja, 2005).

Encontramos maior influência do espaço na composição e distribuição das espécies arbóreas, embora nossos resultados tenham apontado que ambos, processos determinísticos e processos estocásticos, são determinantes significativos da distribuição da diversidade de arbóreas do Brasil. Entretanto, em nossa análise, grande parte da variância florística do Brasil não foi explicada pelas variáveis mensuradas, fato comum para a maioria dos estudos de vegetação neotropical (Ter Braak, 1987), sugerindo a existência de outros processos de importância para a distribuição de espécies em macroescala. Os resultados encontrados são congruentes com a heterogeneidade ambiental e espacial existente entre os domínios fitogeográficos, cada qual com suas peculiaridades, justificando a alta capacidade preditiva de variáveis ambientais e espaciais no direcionamento da distribuição da vegetação arbórea do Brasil.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackerly, D.D. (2003) Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 165-184.

Andrade, W.M.; Araújo, E.L.; Rodal, M.J.N.; Encarnaç o, C.R.F. & Pimentel, R.M.M. (2009) Influ ncia da precipita o na abund ncia da popula es de plantas da Caatinga. *Revista de Geografia*, 16, 161-184.

Ara jo, E.L. (2005) Estresses abi ticos e bi ticos como for as modeladoras da din mica de popula es vegetais da Caatinga. In R.J.M.C. Nogueira; E.L. Ara jo; L.G. Willadino & U.M.T. Cavalcante (Eds.) *Estresses ambientais: danos e benef cios em plantas* (p.50-60). Recife: MXM Gr fica e Editora.

Assun o, S.L. & Felfili, J.M. (2004) Phytosociology of a cerrado sensu stricto fragment at the Parano  Environmental Protection Area, DF, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 18, 903-909.

Bauman, D.; Drouet, T.; Dray, S. & Vleminckx, J. (2018) Disentangling good from bad practices in the selection of spatial or phylogenetic eigenvectors. *Ecography*, 41, 1-12.

Beech, E.; Rivers, M.; Oldfield, S. & Smith, P.P. (2017) GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. *Journal of Sustainable Forestry*, 36, 454-489.

BFG. (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66, 1085-1113.

Blanchet, F.G.; Legendre, P. & Borcard, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89, 2623-2632.

Borcard, D.; Legendre, P.; Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85, 1826-1832.

Borcard, D.; Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045-1055.

Borcard, D.; Gillet, F. & Legendre, P. (2011) *Numerical ecology with R*. New York: Springer.

Brunbjerg, A.K.; Ejrnæs, R. & Svenning, J.C. (2012) Species sorting dominates plant metacommunity structure in coastal dunes. *Acta Oecologica*, 39, 33-42.

Bueno, M.L.; Dexter, K.G; Pennington, R.T.; Pontara, V.; Neves, D.; Ratter, J. & Oliveira-Filho, A.T. (2018) The environmental triangle of the Cerrado domain: ecological controls driving shifts in tree species composition between savannas and forests. *Journal of Ecology*, 1, 1-12.

Cardoso, E. & Schiavini, I. (2002) Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). *Revista Brasileira de Botânica*, 25, 277-289.

Chave, J. (2008) Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In W. Carson & S. Schnitzer (Eds.) *Tropical forest community ecology* (p.11-30) Oxford: Wiley Blackwell.

Chavent, M.; Kuentz-Simonet, V.; Liquet, B. & Saracco, J. (2012) ClustOfVar: An R package for the clustering of variables. *Journal of Statistical Software*, 50, 1-16.

Chavent, M.; Kuentz-Simonet, V.; Liquet, B. & Saracco, J. (2013) ClustOfVar: Clustering of variables. R packages version 0.8. <https://CRAN.R-project.org/package=ClustOfVar>

Clappe, S.; Dray, S. & Peres-Neto, P.R. (2018) Beyond neutrality: disentangling the effects of species sorting and spurious correlations in community analysis. *Ecology*, 99, 1737-1747.

Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175-1182.

Crawley, M.J. & Harral, J.E. (2001) Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 291, 8640-868.

Dalling, J.W.; Muller-Landau, H.C.; Wright, S.J. & Hubbell, S.P. (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of Neotropical pioneer species. *Journal Ecology*, 90, 714-727.

DETER/INPE (2019) Alerta de desmatamento na Amazônia. <http://www.obt.inpe.br/>
Accessed: 21 Jun. 2019.

DryFlor (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353, 1383-1387.

Dray, S.; Legendre, P. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological modelling*, 196, 483-493.

Dray, S. & Dufour, A. (2007). “The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists.” *Journal of Statistical Software*, 22(4), pp. 1-20. doi: 10.18637/jss.v022.i04 (URL: <http://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>)

Dray, S.; Bauman, D.; Blanchet, G.; Borcard, D.; Clappe, S.; Guenard, G., Jombart, T.; Larocque, G.; Legendre, P.; Madi, N. & Wagner, H.H. (2018). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-2. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>

Diniz-Filho, J.A.F.; Siqueira, T.; Padiá, A.A.; Rangel, T.F.; Landeiro, V.L. & Bini, L.M. (2012) Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche based processes in metacommunities. *Oikos*, 121, 201-210.

Durigan, G.; Franco, G.A.D.C. & Siqueira, M.F. (2004) A vegetação dos remanescentes de cerrado no estado de São Paulo. In: M.D. Bitencourt & R.R. Mendonça (Eds.). *Viabilidade de conservação dos remanescentes de cerrado no Estado de São Paulo* (p. 29-56). São Paulo: Annablume.

Efron, B. (1979) Bootstrap methods: another look at jakknife. *Annals of statistic*, 7, 1-26.

Eisenlohr, P.V & Oliveira-Filho, A.T. (2015a) Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their Driving Forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Biotropica*, 47: 689-701.

Eisenlohr, P.V. & Oliveira-Filho, A.T. (2015b) Obtenção e estruturação de metadados para trabalhos fitogeográficos de síntese e o banco de dados *NeoTropTree* como estudo de caso. In: P.V. Eisenlohr; J.M. Felfili; M.M.R.F. Melo; L.A. Andrade & J.A.A. Meira-Neto (Eds). *Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudos de casos* (Vol. 2, p. 385-411). Belo Horizonte, Editora UFV.

Eisenlohr, P.V. (2019) *Modelling species distribution with tb-RDA.R.* Disponível em <https://github.com/pedroeisenlohr/variancepartition>

Ellwood, M.D.F.; Manica, A. & Foster, W.A. (2009) Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*, 12, 277-284.

Farjalla, V.F.; Srivastava, D.S.; Marino, N.A.C.; Azevedo, F.D.; Dib, V.; Lopes, P.M.; Rosado, A.S.; Bozelli, R.L. & Esteves, F.A. (2012) Ecological determinism increases with organism size. *Ecology*, 93, 1752-1759.

Ferreira, C.S.; Piedade, M.T.F.; Franco, A.; Gonçalves, J.F.C. & Junk, W.J. (2009) Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus suluuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany*, 1, 1-7.

Fiaschi, P. & Pirani, J.R. (2009) Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 477-496.

Fischer, G.; Nachtergaele, F.; Prieler, S.; Van Velthuisen, H.T.; Verelst, L. & Wiberg, D. (2008) *Global Agro-ecological Zones Assessment for Agriculture (GAEZ 2008)*. IIASA, Laxenburg, Austria and FAO, Rome, Italy.

Fine, P.V.A.; Daly, D.C.; Villa-Munoz, G.; Mesones, I. & Cameron, K.M. (2005) The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution*, 59, 1464-1478.

Furley, P.A. & Ratter, J.A. (1988) Soil resources and communities of the Central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15, 97-108.

Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (PNAS), 101, 7651-7656.

Giulietti, A.M.; Harley, R.M.; Queiroz, L.P.; Wanderley, M.G. & Berg, C.V.D. (2005) Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade*, 1, 52-61.

Gravel, D.; Canham, C.D.; Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9, 399-409.

Harms, K.E.; Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947-959.

Henriques, R.P.B. (2005) Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. In J.C. Souza Silva & J.M. Felfili (Eds.) Cerrado (p. 73-92) *Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

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.

Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. New Jersey: Princeton University Press. 396p.

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why there are so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145-159.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2004) Mapa de Biomas do Brasil. Rio de Janeiro, IBGE. file: <https://www.ibge.gov.br/geociencias-novoportal/informacoes-ambientais/estudos-ambientais>. Accessed: 2 Apr. 2019.

Jin, L.S.; Cadotte, M.W. & Fortin, M.J. (2015) Phylogenetic turnover patterns consistent with niche conservatism in montane plant species. *Journal of Ecology*, 103, 742-749.

John, R.; Dalling, J.W.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; Stallard, R.F.; Hubbell, S.P.; Valencia, R.; Navarrete, H.; Vallejo, M. & Foster, R.B. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (PNAS), 104, 864-869.

Joly, C.A.; Assis, M.A.; Bernacci, L.C.; Tamashiro, J.Y.; Campos, M.C.R.D.; Gomes, J.A.M.A. & Padgurschi, M.D.C.G. (2012) Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil ao Longo de um gradiente de altitude. *Biota Neotropica*, 12, 125.

Jones, P. & Harris, I. (2008) *CRU Time Series (TS): High Resolution Gridded Datasets*. London: University of East Anglia Climate Research Unit (CRU); NCAS British Atmospheric Data Centre, UK.

Jones, M.M.; Tuomisto, H.; Borcard, D.; Legendre, P.; Clark, D.B. & Olivas, P.C. (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593-604.

Karst, J.; Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2005) Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scale. *Ecology*, 86, 2473-2486.

Kraft, N.J.B.; Valencia, R. & Ackerly, D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580-582.

Laliberté, E.; Paquette, A.; Legendre, P. & Bouchard, A. (2008) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia*. in press. [doi: 10.1007/s00442-008-1214-8].

Ledru, M. (1993) Late quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research*, 39, 90-98.

Ledru, M.P.; Salgado-Labouriau, M.L. & Lorscheitter, M.L. (1998) Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 131-142.

Leibold, M. (1998) Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12, 95-100.

Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.

Legendre, P. & Legendre L.F.J. (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Legendre, P.; Mi, X.; Ren, H.; Ma, K.; Yu, M.; Sun, I.F. & He, F. (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663-674.

Lehmann, C.E.R.; Archibald, S.A.; Hoffmann, W.A. & Bond, W.J. (2011) Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, 191, 197-209.

Lin, G.J.; Stralberg, D.; Gong, G.Q.; Huang, Z.L.; Ye, W.H. & Wu, L.F. (2013). Separating the effects of environment and space on tree species distribution: from population to community. *PLoS One*, 8 (2), e56171.

Malhi, Y.; Aragão, L.E.O.C.; Galbraith, D.; Huntingford, C.; Fisher, R.; Zelazowski, P.; Sitche, S.; McSweeney, C. & Meir, P. (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA (PNAS)*, 106, 20610-20615.

Mahajan, S. & Tuteja, N. (2005) Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Arch Biochem Biophys*, 444, 139-158.

Murphy, B.P. & Bowman, D.M.J. (2012) What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters*, 15, 748-758.

Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.

Myers, J.A.; Chase, J.M.; Jiménez, I.; Jorgensen, P.M.; Araujo-Murakami, A.; Paniagua-Zambrana, N. & Seidel, R. (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.

Naimi, B.; Hamm, N.A.S.; Groen, T.A.; Skidmore, A.K. & Toxopeus, A.G. (2014) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37, 191-203.(URL: <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>).

Neves, D.R.M.; Dexter, K.G.; Pennington, R.T.; Bueno, M.L. & Oliveira-Filho, A.T. (2015). Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42, 1566-1576.

Normand, S.; Vormisto, J.; Svenning, J.C.; Grández, C. & Balslev, H. (2006) Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology*, 186, 161-176.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Szoecs, E. & Wagner, H. (2018) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32,793-810.

Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. (1994) Effects of soils topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 10, 483-508.

Oliveira-Filho, A.T. (2009) Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia*, 60, 237-258.

Oliveira-Filho, A.T.; Budke, J.C.; Jarenkow, J.A.; Eisenlohr P.V. & Neves, D.R.M. (2013) Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal Plant Ecology*, 6, 1-23. doi: 10.1093/jpe/rtt058

Oliveira-Filho, A.T. (2015) Um Sistema de classificação fisionômico-ecológica da vegetação Neotropical. In: Eisenlohr, P.V.; Felfili, J.M.; Melo, M.M.R.F.; Andrade, L.A. & Meira-Neto, J.A.A. (Eds.). *Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudos de casos*, vol.2, Editora UFV, Viçosa, cap. 19, p.452-473.

Oliveira-Filho, A.T. (2017) *NeoTropTree, Flora arbórea da Região NeoTropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação*. Universidade Federal de Minas Gerais. Available at: <http://www.neotropree.info>.

Padial, A.A.; Ceschin F.; Declerck, S.A.J.; De Meester, L.; Bonecker, C.C., Lansac-Tôha, F.A.; Rodrigues, L.; Rodrigues, L.C.; Train, S.; Velho, L.F.M. & Bini, L.M. (2014) Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PLoS One*, 9, e111227.

Paradis, E. & Schliep, K. (2018) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*.

Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792-812.

Pennington, R.T.; Lavin, M. & Oliveira-Filho, A.T. (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, R.T.; Lewis, G.P. & Ratter, J.A. (2006) An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. In: R.T. Pennington; G.P. Lewis & J.A. Ratter (Eds.) *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. (p. 1-29) Boca Raton, FL, USA: CRC Press.

Pennington, R.T.; Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261-273.

Pillar, V.D. & Duarte L.D.S. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, 13, 587-96.

Prado, D.E. & Gibbs, P.E. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann Missouri Bot Gard* 80: 902-927.

QGIS- Development Team. 2015. QGIS: Sistema de Informação Geográfica. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/en/site/>.

Ratter, J.A.; Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals Botany*, 80, 223-230.

Ratter, J.A.; Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation iii: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*. 60, 57-109.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rezende, V.L.; Eisenlohr, P.V.; Vibrans, A.C. & Oliveira-Filho, A.T. (2015) Humidity, low temperature extremes, and space influence floristic variation across an insightful gradient in the subtropical Atlantic forest. *Plant Ecology*, 216, 759-774.

Seiferling, I.; Proulx, R. & Wirth, C. (2014) Disentangling the environmental heterogeneity-species diversity relationship along a gradient of human footprint. *Ecology*, 95, 2084-2095.

Silva, A.C. & Souza., A.F. (2018) Aridity Drives Plant Biogeographical Sub Regions in the Caatinga, the Largest Tropical Dry Forest and Woodland Block in South America. *PLoS One*, 13 (4): e0196130.

Sitzia, T.; Dainese, M. & McCollin, D. (2014) Environmental factors interact with spatial processes to determine herbaceous species richness in woody field margins. *Plant Ecology*, 215, 1323-1335.

Tamme, R.; Hiiesalu, I.; Laanisto, L.; Szava-Kovats, R. & Pärtel, M. (2010) Environmental heterogeneity, species diversity and coexistence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 21, 796-801.

Ter Braak, C.J.F. (1987) Ordination. In R.H.G. Jongman, C.J.F. ter Braak, & O.F.R. van Tongeren (Eds.) *Data analysis in community and landscape ecology* (p91-173). Pudoc, Wageningen, Netherlands.

Tilman, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 10854-10861.

Valencia, R.; Foster, R.B.; Villa, G.; Condit, R.; Svenning, J.C.; Hernandez, C.; Romoleroux, K.; Losos, E.; Magard, E. & Balslev, H. (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214-229.

Walter, H. (1985). *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. (3 ed.) Berlin: Springer-Verlag.

Wang, X.; Hao, Z.; Ye, J.; Zhang, J.; Li, B. & Yao, X. (2008) Spatial pattern of diversity in an old-growth temperate forest in Northeastern China. *Acta Oecologica*, 33, 345-354.

Whitmore, T.C. (1998) *An introduction to tropical rain forests*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.

Wyatt, J.L. & Silman, M.R. (2004) Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia*, 140, 26-35.

5. MATERIAL SUPLEMENTAR

Material Suplementar 1. Resultados da análise de partição de variância e RDA (Análise de Redundância Canônica), produzidos com a matriz PCoA 95%, para os domínios da Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Pampa.

- **Brasil:** Na RDA PCoA-95%, os preditores ambientais relacionados ao fogo (*cluster 7*), a altitude e as variáveis de temperatura (*cluster 1*), precipitação e estresse hídrico (*cluster 4*) e arenosidade, textura e fertilidade do solo (*cluster 9*) foram os mais significativos para o eixo 1; para o eixo 2, os mais significativos foram o *cluster 1*, *cluster 7*, *cluster 3* (precipitação anual, precipitação do mês mais seco e severidade do excesso hídrico) e *cluster 5* (hipersazonalidade, ranking de drenagem e classe de drenagem do solo; Material Suplementar 3).

Na análise de redundância para PCoA-95% as Florestas Pluvial Sempreverde, Estacional Semidecídua, Ripícola, Nebular, Estacional Sempreverde e Mosaico Marítimo Sempreverde (grupo 1 e 2), além da Nanofloresta Pluvial Sempreverde e Nanoflorestas Estacional Sempreverde e Semidecídua (grupo 4) se distribuíram em função das variáveis de temperatura (*clusters 1 e 2*), variáveis de hipersazonalidade e drenagem do solo (*cluster 5*), textura e fertilidade do solo (*cluster 9*) e cobertura de nuvens (*cluster 6*); As Florestas Inundáveis e a Savana Florestada Pluvial Sempreverde (grupo 3) se distribuíram relacionadas com a hipersazonalidade e drenagem do solo (*cluster 5*); a Savana Estacional Semidecídua e a Savana Florestada Estacional Semidecídua (grupo 5) se organizaram principalmente em função das variáveis ambientais relacionadas ao fogo (*cluster 7*) e textura e fertilidade do solo (*cluster 9*); e as fitofisionomias decíduas do grupo 6 (Floresta e Nanofloresta Estacional Decídua e a Nanofloresta Semiárida Decídua) se distribuíram associadas a drenagem do solo (*cluster 5*) e estresse hídrico (*cluster 4*; Material Suplementar 3).

- **Amazônia:** Para o eixo 1 da RDA-95%, os preditores ambientais de maior importância foram as variáveis ambientais relacionadas à disponibilidade de água no solo (*cluster 9*), precipitação e estresse hídrico (*cluster 6*) e as variáveis de altitude e interceptação de nuvem (*cluster 1*); e para o segundo eixo, os mais significativos foram as variáveis ambientais relacionadas a arenosidade, textura e fertilidade do solo (*cluster 11*), as variáveis relacionadas ao fogo (*cluster 8*), disponibilidade de água no solo (*cluster 9*) e variáveis de salinidade (*cluster 12*; Material Suplementar 4).

A análise de redundância com PCoA-95% revelou que a vegetação arbórea das Florestas Inundáveis e da Savana Florestada Sempreverde (grupo 1) se agruparam relacionadas ao eixo 1, em função da disponibilidade de água no solo (*cluster* 9); as Florestas Pluvial, Semidecídua, Ripícola, Nebular e o Mosaico Marítimo (grupo 2) se organizaram em função das variáveis de déficit hídrico, textura e fertilidade do solo (*clusters* 6 e 11); A Nanofloresta Pluvial Sempreverde (grupo 3) se distribuíram em função das variáveis associadas ao fogo (*cluster* 8), assim como a Savana Estacional Semidecídua, a Savana Florestada Estacional Semidecídua e as Nanoflorestas Estacional Sempreverde e Estacional Semidecídua (grupo 4; Material Suplementar 4).

- **Mata Atlântica:** O eixo 1 estava mais relacionado com as variáveis de precipitação e estresse hídrico (*cluster* 3) e as variáveis de temperatura (*cluster* 1 e 2); e o eixo 2 com as variáveis de salinidade, arenosidade e textura do solo (*cluster* 8), variáveis relacionadas ao fogo (*cluster* 6) e hipersazonalidade (*cluster* 5; Material Suplementar 5).

No diagrama de RDA PCoA-95% as fitofisionomias Florestais Pluvial, Nebular, Estacional Sempreverde e Estacional Semidecídua (grupo 1) se distribuem direcionadas pelo espaço e pelas variáveis ambientais de temperatura, estresse hídrico e textura do solo (*clusters* 3, 2, 1, 8 e 6); o Mosaico Sempreverde e a Nanofloresta Estacional Semidecídua se distribuem relacionados com o espaço e a hipersazonalidade (*cluster* 5), assim como a Savana Estacional Semidecídua (Material Suplementar 5).

- **Cerrado:** O diagrama de RDA PCoA-95% (Material Suplementar 6) indicou que a Floresta inundável Semidecídua do Cerrado (grupo 4) se distribuiu em função da disponibilidade de água no solo (*cluster* 5); as florestas e Nanoflorestas Decíduas (grupo 2) foram relacionadas as variáveis de textura e fertilidade do solo (*cluster* 8); as fitofisionomias características do Cerrado (grupo 3) se distribuem, principalmente, em função das variáveis de fogo e cobertura de gramíneas (*cluster* 6 - nesse caso à medida que os escores de PCA aumentam os valores das variáveis diminuem, sendo inversamente correlacionados) e das variáveis de temperatura (*cluster* 1); e a Floresta Ripícola juntamente com a Floresta e a Nanofloresta Estacional Semidecídua (grupo 4) se organizam de acordo com a disponibilidade de água no solo (*cluster* 5) seguindo padrões inversos das variáveis ambientais do *cluster* 6 (índice de inflamabilidade e cobertura de gramínea).

- **Caatinga:** O diagrama de RDA PCoA-95% apontou que a Floresta Decídua se distribuiu em função do espaço e das variáveis ambientais temperatura e estresse hídrico (grupo 1) e a Nanofloresta Semiárida decídua (grupo 2, que inclui as fitofisionomias típicas

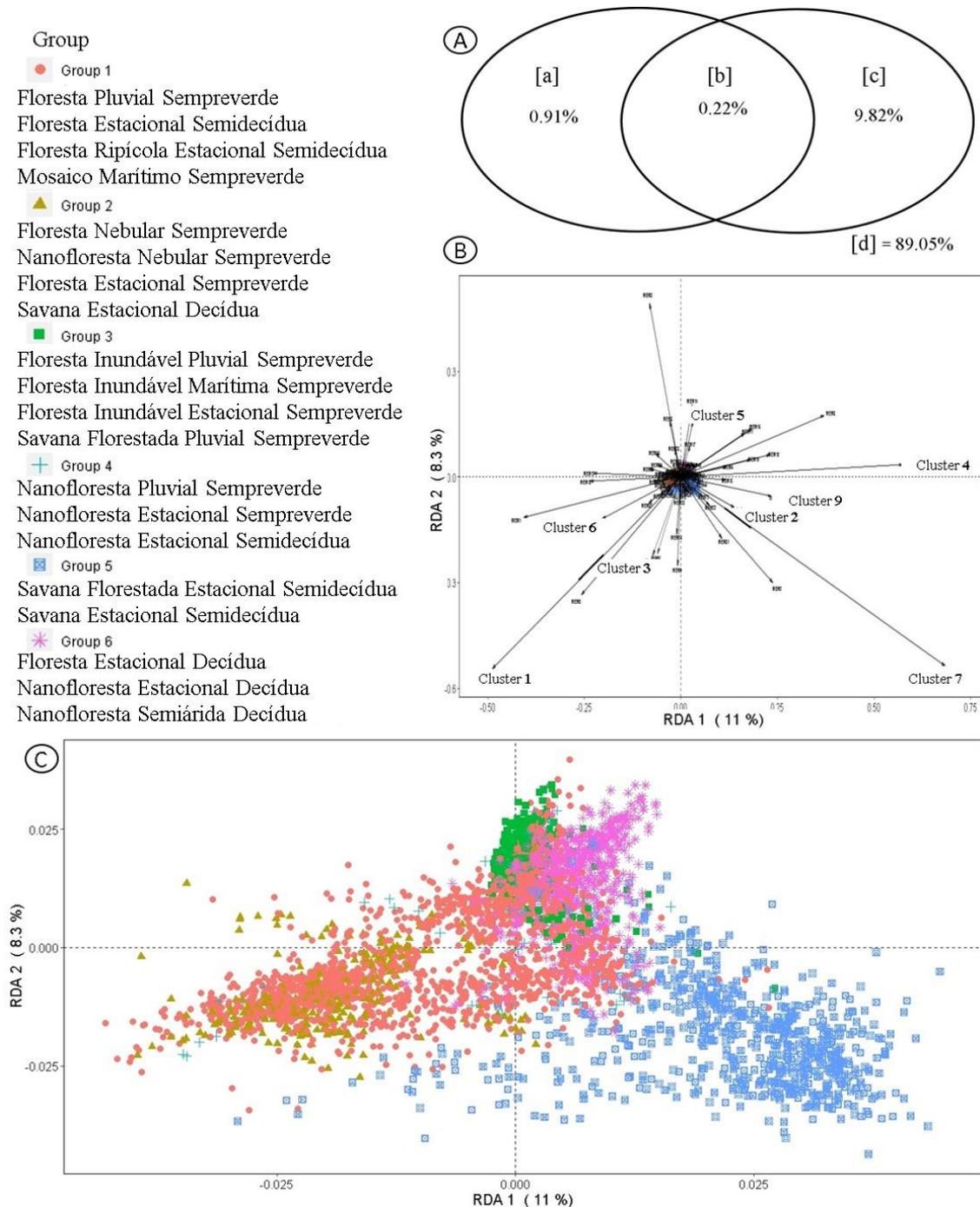
da Caatinga) se distribuiu ao longo do eixo 1 em função das variáveis ambientais dos *clusters* 10, 1 e 4, respectivamente, salinidade do solo, altitude e temperatura, e precipitação e déficit de água (Material Suplementar 7).

- **Pampa:** O espaço foi o principal preditor da distribuição das fitofisionomias do Pampa, de acordo com o diagrama de RDA PCoA-95%, havendo a influência da temperatura e da textura e salinidade do solo (*clusters* 1 e 3) para Savana Estacional Decídua (Espinilho) e a Floresta Ripícola; e estresse hídrico na distribuição do Mosaico Marítimo Sempreverde (Material Suplementar 8).

Material Suplementar 2. Modelo PCoA-95% (matriz de PCoA representando 95% da variação). Resultados da seleção progressiva das variáveis ambientais (*Cluster*) e variáveis espaciais (MEM) e partição de variância para o Brasil e seus domínios fitogeográficos: Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica, Caatinga e Pampa. O Chaco não apresentou autocorrelação espacial e estrutura ambiental significativos. Em destaque a fração da partição de variância de maior estimativa de contribuição para a distribuição da flora arbórea do Brasil e seus domínios fitogeográficos.

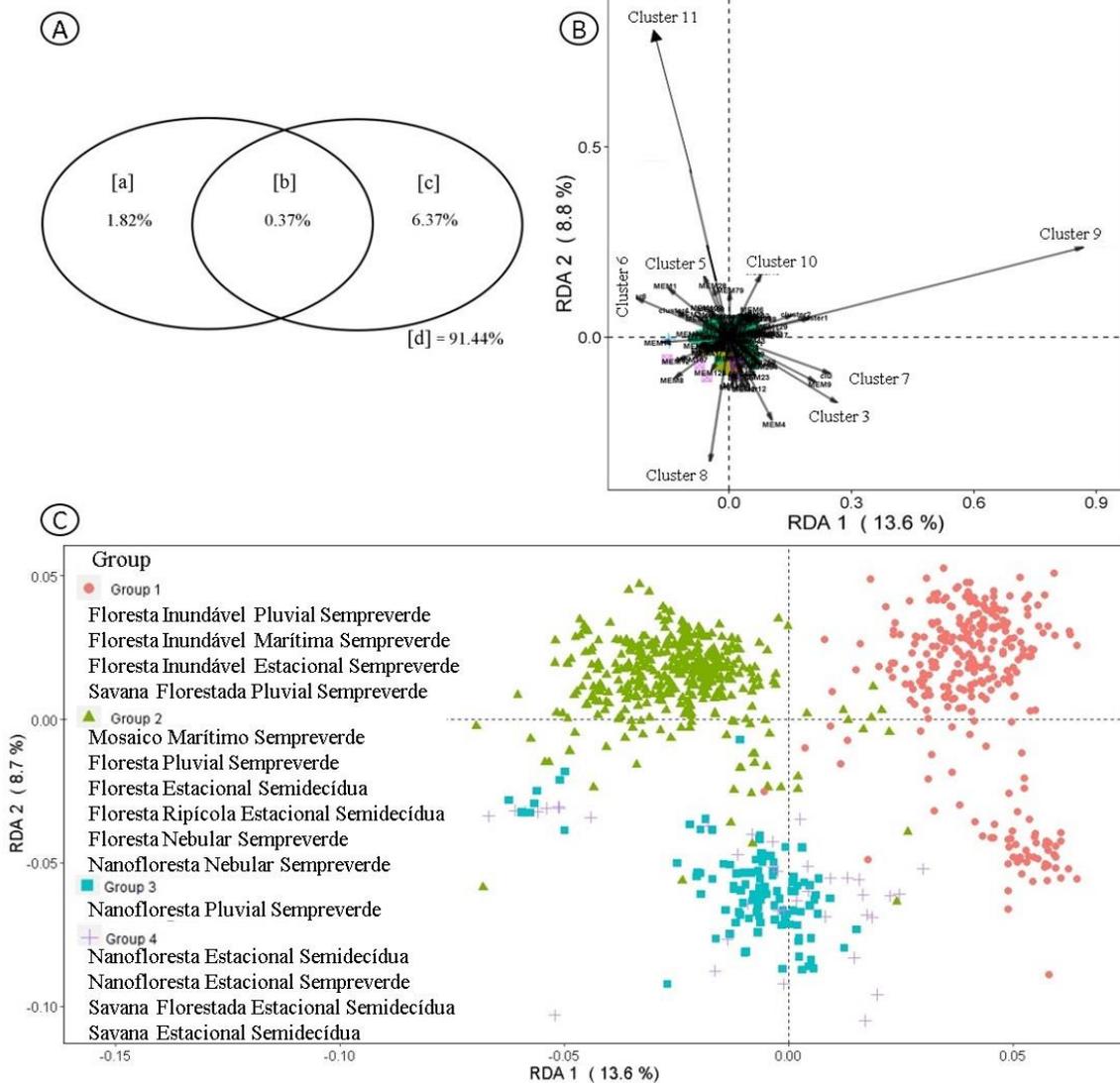
Variável resposta = scores.pcoa (95%)	Brasil	Amazônia	Cerrado	Mata Atlântica	Caatinga	Pampa
Nº de eixos que capturam 95% da variância	247	200	90	149	51	17
R ² ajustado modelo ambiental completo	0,241268	0,3091963	0,3664849	0,345472	0,391633	0,40971
p-valor	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Nº de Clusters selecionados	10	12	8	9	10	6
R ² ajustado modelo ambiental selecionado	0,241268	0,3091963	0,3664849	0,345472	0,391633	0,406841
R ² ajustado modelo espacial completo (apenas do MEM selecionado)	0,3837	0,1769999	0,20530386	0,54252853	0,4773808	0,489522
Tipo de MEM selecionado	Delaunay_	Delaunay_	Dnear2,14_	Delaunay_	Gabriel_	"Gabriel_
Número de MEMs selecionados	Linear	Linear	Down_5	Up_0,5	Up_0,5	Binary"
[a] ambiente puro	67	62	47	148	110	14
[b] ambiente + espaço	0,91%	1,82%	2,23%	1,70%	2,90%	1,99%
[c] espaço puro	0,22%	0,37%	1,36%	1,46%	5,58%	4,46%
[d] resíduo	9,82%	6,37%	10,53%	17,28%	18,60%	14,35%
	89,05%	91,44%	85,88%	79,56%	72,92%	79,20%

Material Suplementar 3. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para o Brasil. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (0,91%), [b] ambiente estruturado no espaço (0,22%), [c] espaço puro (9,82%), e [d] variância não explicada - resíduo (89,05%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.

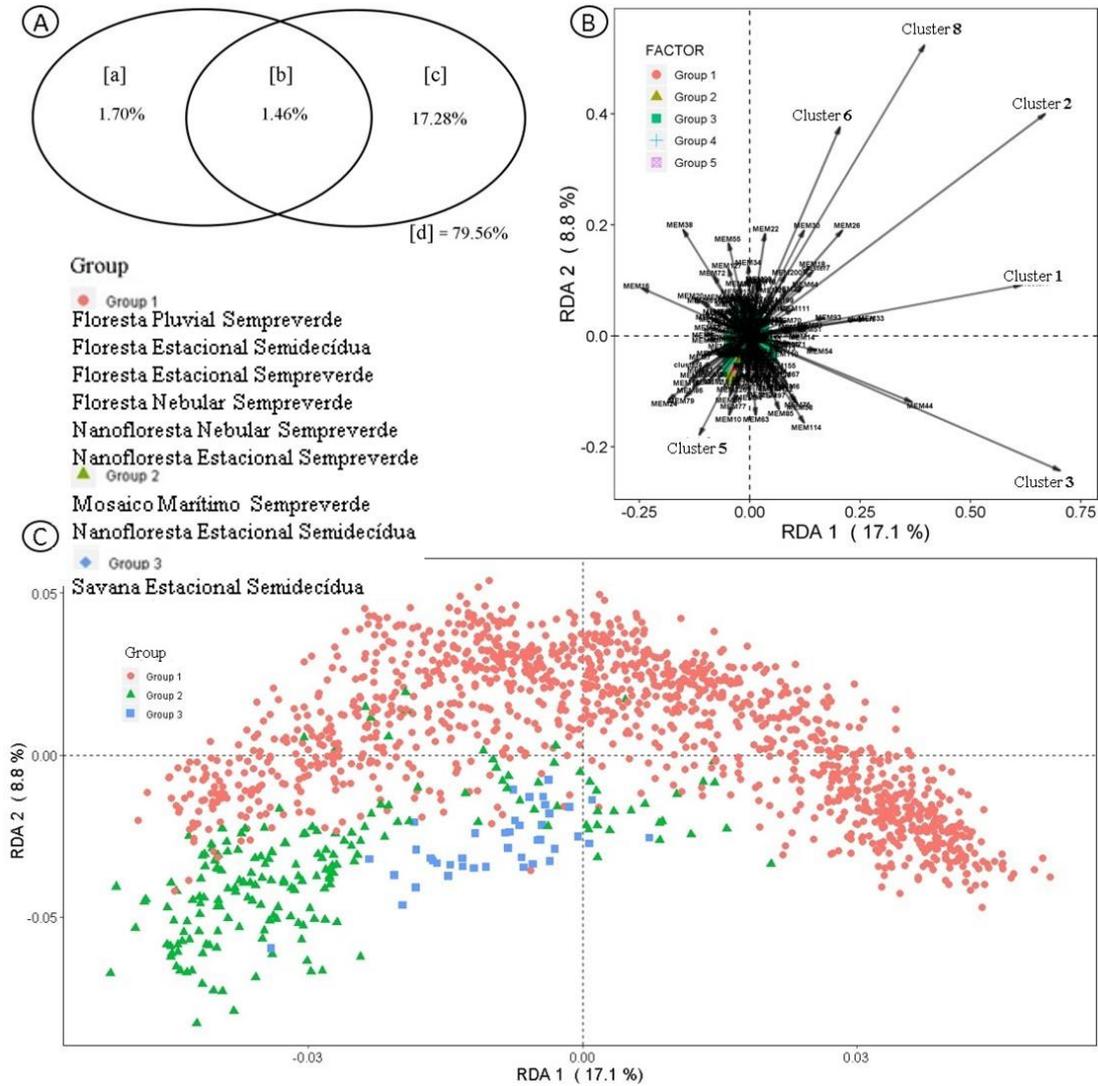


Material Suplementar 4. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para a Amazônia.

A) Partição de variância: [a] ambiente puro (1,82%; $F_{12;760}=23,94$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (0,37%), [c] espaço puro (6,37%; $F_{62;760}=2,84$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (91,44%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.

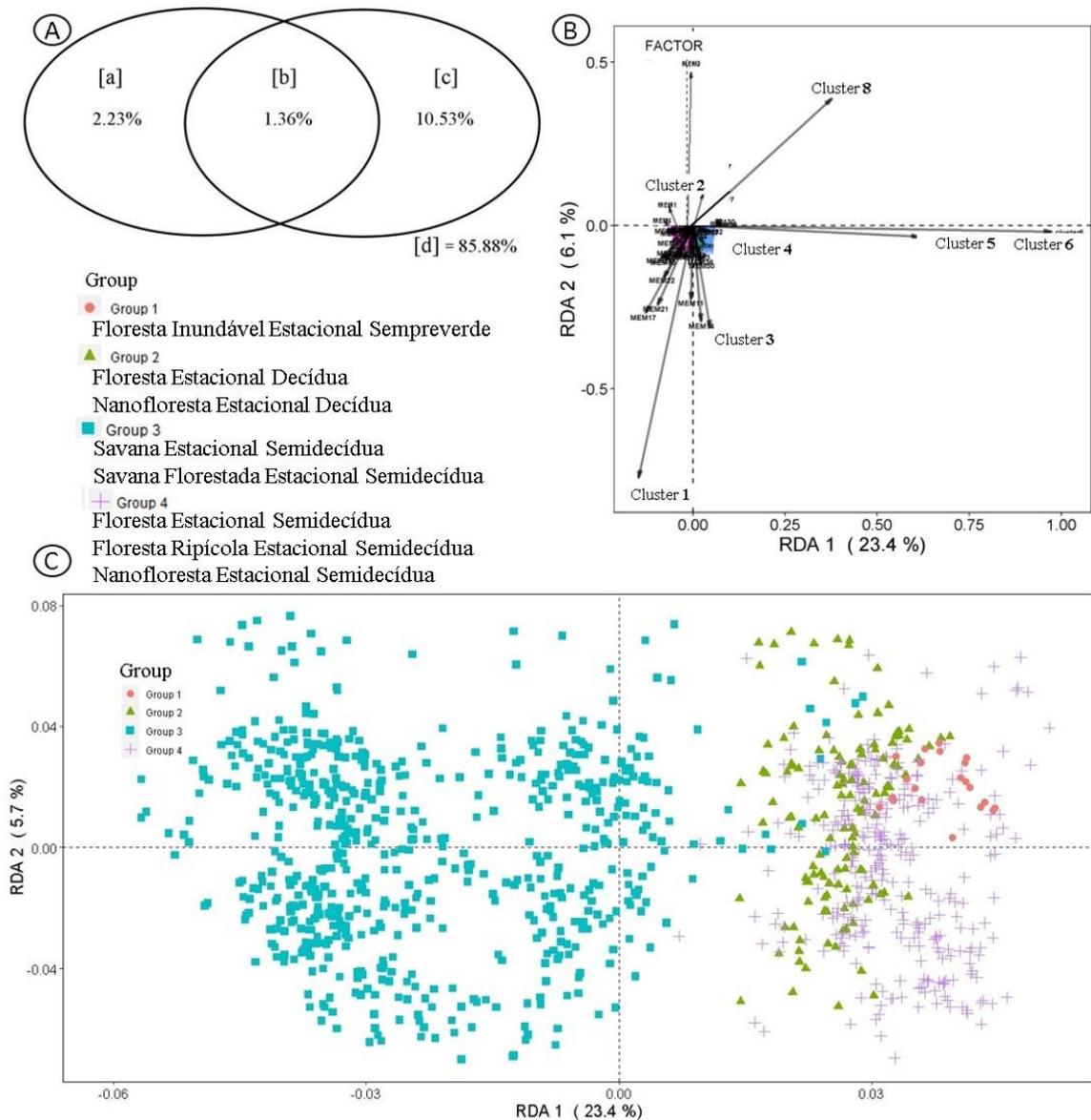


Material Suplementar 5. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para a Mata Atlântica. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (1,70%; $F_{9;1356}=31,24$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (1,46%), [c] espaço puro (17,28%, $F_{148;1356}=8,27$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (79,56%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.



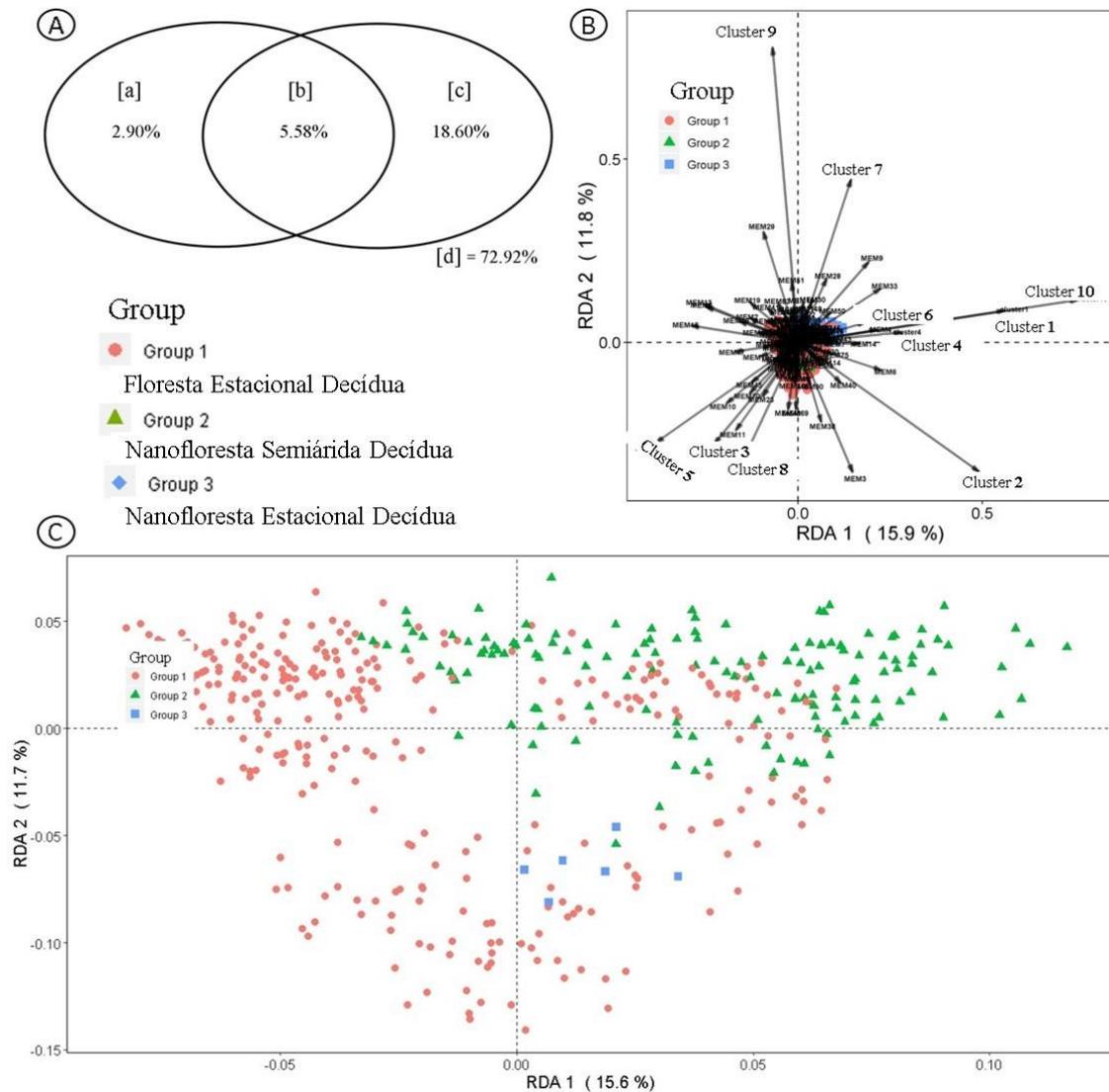
Material Suplementar 6. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para o Cerrado.

A) Partição de variância: [a] ambiente puro (2,23%; $F_{8;1059}=5,36$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (1,36%), [c] espaço puro (10,53%, $F_{47;1059}=65,99$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (85,88%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.

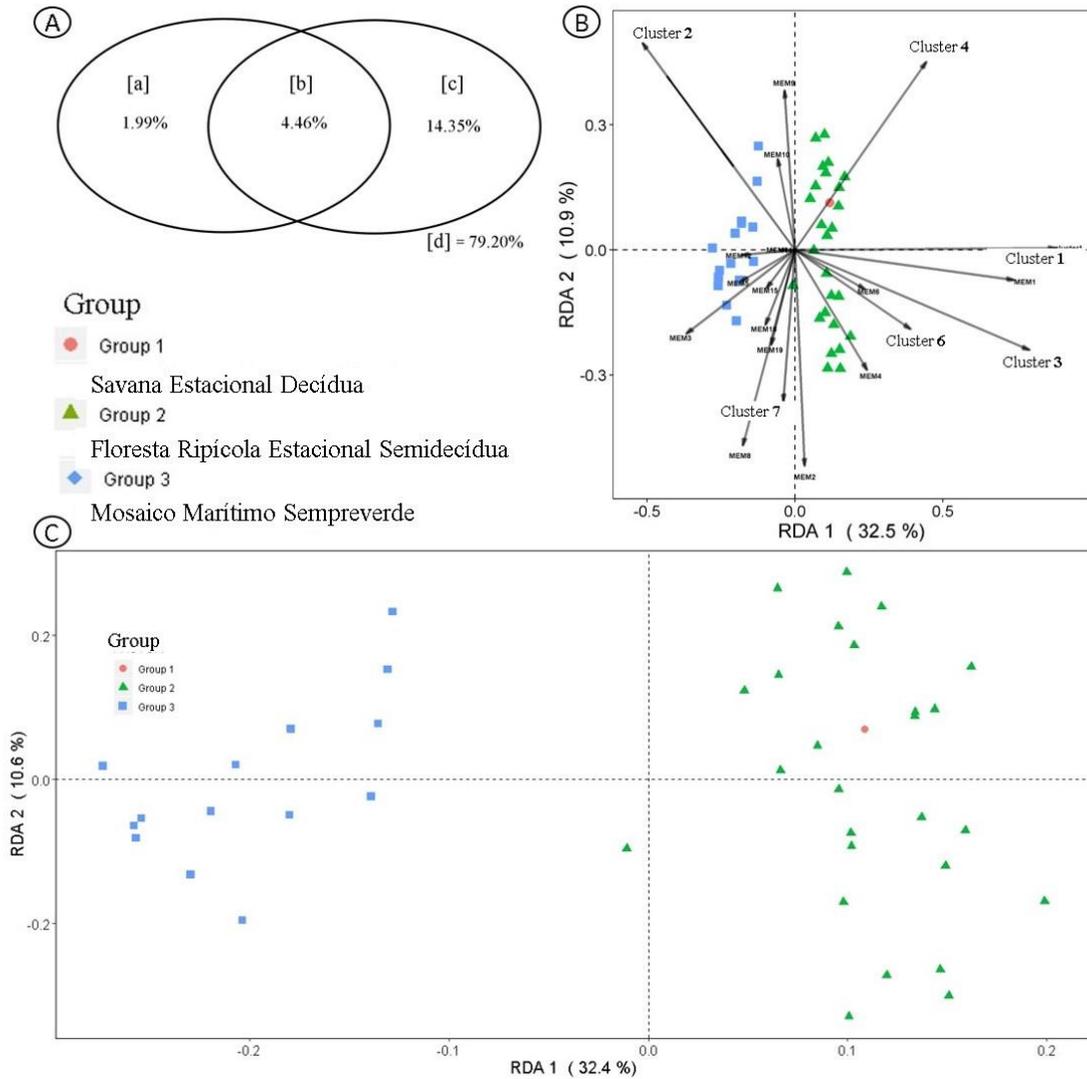


Material Suplementar 7. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para a Caatinga.

A) Partição de variância: [a] ambiente puro (2,90%; $F_{10;325}=8,61$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (5,58%), [c] espaço puro (18,60%; $F_{111;325}=2,68$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (72,92%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.



Material Suplementar 8. Partição de variância e diagramas de RDA PCoA-95% para o Pampa. A) Partição de variância: [a] ambiente puro (1,99%; $F_{6;21}=1,63$; $p=0,001$), [b] ambiente estruturado no espaço (4,46%), [c] espaço puro (14,35%; $F_{14;21}=1,81$; $p=0,001$), e [d] variância não explicada - resíduo (79,20%); B) Distribuição das variáveis ambientais e espaciais nos eixos da RDA PCoA-95%; C) Distribuição das espécies arbóreas nos eixos da RDA PCoA-95%.



Material Suplementar 9. Tipos de vegetação (20 fitofisionomias) do Brasil listadas em português e inglês.

Tipos de vegetação	Vegetation types
Floresta Estacional Decídua (SDF)	Seasonally Deciduous Forest (SDF)
Floresta Estacional Semidecídua (SSF)	Seasonally Semideciduous Forest (SSF)
Floresta Estacional Sempreverde (SEF)	Seasonally Evergreen Forest (SEF)
Floresta Inundável Estacional Sempreverde (FpSEF)	Floodplain Seasonally Evergreen Forest (FpSEF)
Floresta Inundável Marítima Sempreverde (FpMEF)	Floodplain Maritime Evergreen Forest (FpMEF)
Floresta Inundável Pluvial Sempreverde (FpRaEF)	Floodplain Rain Evergreen Forest (FpRaEF)
Floresta Nebular Sempreverde (CEF)	Cloud Evergreen Forest (CEF)
Floresta Pluvial Sempreverde (RaEF)	Rain Evergreen Forest (RaEF)
Floresta Ripícola Estacional Semidecídua (RiSSF)	Riverine Seasonally Semideciduous Forest (RiSSF)
Mosaico Marítimo Sempreverde (MEM)	Maritime Evergreen Mosaic (MEM)
Nanofloresta Estacional Decídua (SDDf)	Seasonally Deciduous Dwarf forest (SDDf)
Nanofloresta Estacional Semidecídua (SSDf)	Seasonally Semideciduous Dwarf forest (SSDf)
Nanofloresta Estacional Sempreverde (SEDf)	Seasonally Evergreen Dwarf forest (SEDf)
Nanofloresta Nebular Sempreverde (CEDf)	Cloud Evergreen Dwarf forest (CEDf)
Nanofloresta Pluvial Sempreverde (RaEDf)	Rain Evergreen Dwarf forest (RaEDf)
Nanofloresta Semiárida Decídua (SeDStDf)	Semi-arid Deciduous Dwarf forest (SeDStDf)
Savana Estacional Decídua (SDPSa)	Seasonally Deciduous Parkland Savanna (SDPSa)
Savana Estacional Semidecídua (SSPSa)	Seasonally Semideciduous Parkland Savanna (SSPSa)
Savana Florestada Estacional Semidecídua (SSFdSa)	Seasonally Semideciduous Forested Savanna (SSFdSa)
Savana Florestada Pluvial Sempreverde (RaEFdSa)	Rain Evergreen Forested Savanna (RaEFdSa)

CONCLUSÕES GERAIS

As principais conclusões desta Tese foram:

- 1) A maioria das espécies arbóreas do Brasil é restrita a um único domínio fitogeográfico e os domínios predominantemente florestais (Amazônia e Mata Atlântica) apresentaram as maiores riquezas de espécies, gêneros e famílias;
- 2) O domínio Amazônico apresentou a maioria dos táxons exclusivos, o Cerrado teve o maior número de espécies compartilhadas e a Mata Atlântica foi o único domínio que manteve conexões florísticas exclusivas com todos os outros domínios, além de apresentar maior afinidade florística com a Caatinga e o Pampa.
- 3) As fitofisionomias Floresta Pluvial Sempreverde, Floresta Estacional Semidecídua, Floresta Ripícola Estacional Semidecídua e Floresta Nebular Sempreverde representam os tipos de vegetação com a maior riqueza de espécies arbóreas, gêneros e famílias no Brasil;
- 4) Fabaceae e Myrtaceae emergiram como as famílias mais representativas no Brasil. Nos domínios fitogeográficos brasileiros ocorrem o predomínio de algumas famílias e o padrão de frequência das espécies mais ocorrentes mostra que quanto maior a riqueza de espécies do domínio, menor a ocorrência dessas espécies.
- 5) A maioria das áreas de riqueza de espécies no Brasil concentra-se nos domínios Atlântico e da Amazônia; e a região central do território brasileiro, em um corredor de Noroeste/Sudeste formado por parte dos domínios da Amazônia, do Cerrado e da Mata Atlântica, destacou-se como a área de maior riqueza de gêneros e famílias.
- 6) As zonas de transição entre os domínios fitogeográficos podem ser áreas geográficas de alta sobreposição de espécies e, conseqüentemente, de alta riqueza, merecendo atenção especial para a conservação.
- 7) Confirmamos a Floresta Ripícola do Cerrado como possível rota migratória entre a Amazônia e a Mata Atlântica e sugerimos o Mosaico Marítimo Sempreverde (Restinga)

como rota importante para o intercâmbio de espécies arbóreas no Brasil, particularmente entre os habitats atlânticos e desses com os domínios fitogeográficos adjacentes.

8) Floresta Ripícola do Cerrado e Mosaico Marítimo Sempreverde da Mata Atlântica são fitofisionomias primordiais para a conservação devido ao potencial papel de ligação e distribuição de espécies arbóreas no território brasileiro.

9) A disposição geográfica dos domínios e os eventos históricos (Quaternário) apareceram como importantes mecanismos reguladores da riqueza de espécies nas comunidades.

10) Os padrões florísticos do Brasil estão mais correlacionados com as variáveis espaciais do que seria esperado pelo acaso, entretanto, tanto os processos determinísticos como os processos estocásticos foram determinantes significativos da distribuição das espécies arbóreas no Brasil.

11) Entre os principais padrões, as variáveis ambientais indicativas de susceptibilidade ao fogo foram as mais importantes para a distribuição da vegetação arbórea do Brasil, as variáveis ambientais relacionadas à drenagem do solo foram os principais determinantes da distribuição da vegetação arbórea da Amazônia; as variáveis ambientais relacionadas à precipitação foram mais importantes para a Mata Atlântica; para o Cerrado, as variáveis ambientais associadas ao fogo; para a Caatinga, as variáveis de textura e fertilidade do solo; e para o Pampa, as variáveis ambientais de altitude e textura, arenosidade e salinidade do solo. O Chaco brasileiro não apresentou modelos significativos.

12) Os padrões apresentados nesta tese podem apoiar a identificação de áreas prioritárias para formulação de estratégias de conservação da biodiversidade no Brasil. Da mesma forma, as relações e conexões florísticas existentes entre regiões, domínios fitogeográficos e fitofisionomias, além da heterogeneidade ambiental e espacial existente entre os domínios fitogeográficos, cada qual com suas peculiaridades, constituem motivos

para que estratégias de conservação sejam pensadas, articuladas e executadas em todo território brasileiro.