

André Mauricio Melo Santos

**Distribuição de Plantas Lenhosas e Relações Históricas entre
a Amazônia, a Floresta Atlântica Costeira e os Brejos de
Altitude do Nordeste Brasileiro**

Recife, 2002

André Mauricio Melo Santos

**Distribuição de Plantas Lenhosas e Relações Históricas entre
a Amazônia, a Floresta Atlântica Costeira e os Brejos de
Altitude do Nordeste Brasileiro**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Biologia Vegetal do
Centro de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Pernambuco para
obtenção do título de Mestre em Biologia
Vegetal.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Co-orientador: José Maria C. Silva

Recife, 2002

Santos, André Mauricio Melo

Distribuição de plantas lenhosas e relações históricas entre a Amazônia, a Floresta Atlântica Costeira e os Brejos de Altitude do Nordeste Brasileiro / André Mauricio Melo Santos. – Recife : O Autor, 2002.

75 folhas : il., fig., tab.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2002.

Inclui bibliografia e anexo.

1. Biologia vegetal – Biogeografia – Aspectos ecológicos. 2. Plantas lenhosas – Distribuição e relações históricas – Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE). 3. Floresta Atlântica Brasileira – Centro de Endemismo Pernambuco – Brejos de Altitude – Amazônia – Análise da flora. I. Título.

**581.5
581.7**

**CDU (2.ed.)
CDD (22.ed.)**

**UFPE
BC2005-124**

André Maurício Melo Santos

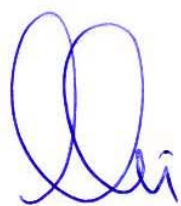
**Distribuição de Plantas Lenhosas e Relações Históricas entre a
Amazônia, a Floresta Atlântica Costeira e os Brejos de Altitude do
Nordeste Brasileiro**

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada pela banca examinadora:

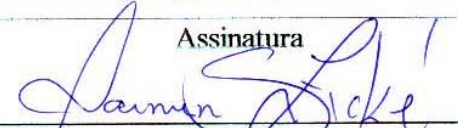
Prof. Dr. Marcelo Tabarelli
(Orientador)

Prof.^a. Dr.^a. Carmen Zickel
(UFRPE)

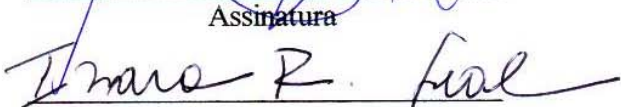
Prof.^a. Dr.^a. Inara Leal
(UFPE)



Assinatura



Assinatura



Assinatura

7.2 AGRADECIMENTOS

Agradeço:

À Deus, por me permitir caminhar até mais esta conquista;

Aos meus familiares pelo apoio e compreensão durante a minha caminhada;

Aos orientadores Marcelo Tabarelli e José Maria C. Silva, por indicarem as melhores trilhas para caminhar;

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal, por ajudarem na caminhada;

À Ana Virgínia, por caminhar junto comigo

À CAPES, pela bolsa concedida para a realização desta pesquisa.

7.2 LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Mapa da região onde foi realizada a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) sobre 236 espécies de plantas lenhosas distribuídas em treze localidades.....43
- Figura 2** – Quatro cladogramas mais parcimoniosos (comprimento = 543; CI = 43; RI = 38) obtidos a partir de 236 espécies distribuídas em doze localidades do Nordeste mais a região amazônica. Em cinza, grupo de localidades responsáveis pelas incongruências. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.....44
- Figura 3** - Cladograma de consenso criado a partir dos quatro cladogramas mais parcimoniosos encontrados para 236 espécies de plantas lenhosas distribuídas em doze localidades do Nordeste mais a região amazônica. Este cladograma foi gerado a partir da opção *nelsen (collaps + consensus)* do software WinClada ver 1.00.08 (Nixon). Os valores dos nodos correspondem a replicações *bootstrap* (2000 replicações). AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.....45
- Figura 4** – Dendrograma de distância euclidiana gerado a partir da opção *Weighted Arithmetic Average* (WPGMA). A distância entre as localidades não explicou a similaridade de suas floras (Mantel: $r = -0.395$; $t = -2.741$; $P = 0.999$; 4000 replicações), de forma que regiões mais afastadas entre si podem apresentar maiores similaridades do que regiões mais próximas. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BEZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta46
- Figura 5** – Sequência de eventos que definiu o padrão de distribuição das espécies de plantas no Centro de Endemismo Pernambuco.....47

7.2 LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Matriz de distância (km) entre os pares de localidade sobre as quais foi analisada a distribuição de 236 espécies de plantas lenhosas. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BEZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.....**48**

Tabela 2 – Matriz de similaridade (Jaccard) gerada a partir da distribuição de 236 espécies de plantas lenhosas entre doze localidades do Nordeste brasileiro e uma da Amazônia. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BEZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta**49**

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE TABELAS

1. INTRODUÇÃO	8
2. REVISÃO DE LITERATURA	9
2.1. FLORESTA ATLÂNTICA.....	9
2.2. BREJOS	10
2.3. DINÂMICA DAS FORMAÇÕES VEGETACIONAIS NO BRASIL	13
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15
4. MANUSCRITO	21
RESUMO	22
ABSTRACT	23
1. INTRODUÇÃO	24
2. MÉTODOS	27
2.1. <i>Considerações analíticas</i>	27
2.2. <i>Características da região</i>	28
2.3. <i>Preparação e revisão dos dados</i>	29
2.4. <i>PAE</i>	30
2.5. <i>Topologia: PAE vs. distância geográfica</i>	31
2.6. <i>Similaridade vs. distância geográfica</i>	31
3. RESULTADOS.....	32
3.1. <i>PAE</i>	32
3.2. <i>Topologia: PAE vs. distância geográfica</i>	32
3.3. <i>Similaridade vs. distância geográfica</i>	33
3.4. <i>Reconstrução histórica</i>	33
4. DISCUSSÃO	34
4.1. <i>Padrão de distribuição</i>	34
4.2. <i>Seqüência de eventos históricos</i>	36
4.3. <i>Padrão vs. processos</i>	38
4.4. <i>Implicações para a conservação do Centro de Endemismo Pernambuco</i>	41
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
5. CONCLUSÕES GERAIS.....	61
6. RESUMO	62
7. ABSTRACT	63
8. ANEXOS	64

1. INTRODUÇÃO

Padrões de distribuição e relações históricas entre domínios morfoclimáticos são duas das questões biogeográficas mais complexas e amplamente discutidas no Brasil (v. Prance 1982). Estas questões estão diretamente relacionadas com as flutuações climáticas do Quaternário (Bigarella *et al.* 1975; Bigarella & Andrade-Lima 1982; Gentry 1982; Graham 1982; Haberle & Maslin 1999; Behling *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2000; Auler & Smart 2001). Para alguns autores (e.g., Haffer 1969; Andrade-Lima 1982; van der Hammen 1982), essas flutuações foram responsáveis por uma sequência de expansões e retrações das florestas úmidas, que cederam espaço temporário para a vegetação seca. Assim, durante o último período de máxima glaciação (Ab'Sáber 1982; Absy 1982; Bigarella & Andrade-Lima 1982; Salgado-Labouriau 1982), a invasão da savana levou à formação de refúgios de florestas úmidas, isolando espécies intolerantes à seca (Andrade-Lima 1982; Haffer 1982). Durante o período interglacial a vegetação úmida se recompôs, iniciando uma série de eventos ecológicos (Duellman 1982; Haffer 1982) que caracterizaram os padrões hoje observados (Bigarella *et al.* 1975; Ab'Sáber 1982; Bigarella & Andrade-Lima 1982; Gentry 1982). Esses padrões atuais são suportados por grupos taxonômicos distintos, como plantas (Prance 1973, 1982; Prado & Gibbs 1993), insetos (Brown 1982), anfíbios (Duellman 1982; Heyer & Maxson 1982), répteis (Vanzolini 1970) e aves (Haffer 1969), tornando-os bastante robustos.

No Nordeste brasileiro, os efeitos das flutuações climáticas do quaternário sobre a flora ainda são pouco compreendidos (Andrade-Lima 1982; Behling *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2000). Nessa região, a topografia (Bigarella *et al.* 1975), o clima (Haberle & Maslin 1999; Behling *et al.* 2000; Auler & Smart 2001), os processos ecológicos (Bigarella *et al.* 1975; v. Myers & Giller 1988) e a recente colonização européia (Vasconcelos Sobrinho 1971; Andrade-Lima 1981; Sampaio & Mazza 2000), definiram padrões fisionômicos regionais bem característicos (Coimbra-Filho & Câmara 1996). Além disso, parte da floresta Atlântica nordestina encontra-se isolada em refúgios (i.e., brejos de altitude), que constituem “ilhas” de florestas úmidas em áreas sub-úmidas e semi-áridas do agreste e do sertão (Vasconcelos Sobrinho 1971; Bigarella *et al.* 1975; Ab'Sáber 1982; Andrade-Lima 1982).

A distribuição da biota nesse cenário é um dos temas mais importantes atualmente tratados no Nordeste. Além de elucidar padrões globais envolvendo a alta diversidade neotropical (Prance 1982), em uma escala regional, está relacionado com o atual estado de degradação da floresta Atlântica (Coimbra-Filho & Câmara 1996). A importância do tema relaciona-se também com a existência dos brejos de altitude, que servem de refúgio para várias espécies (Haffer 1969; Andrade-Lima 1982), protegem mananciais hídricos e dão suporte para a estrutura sócio-econômica da região semi-árida (Andrade-Lima 1966; Vasconcelos Sobrinho 1971).

Apesar de muitos trabalhos terem abordado questões biogeográficas relacionando a flora dos brejos às da floresta Atlântica costeira, via de regra, a questão tem sido tratada de forma não sistematizada. Na realidade, hipóteses relacionando a dinâmica espaço temporal à existência dos brejos nunca foram testadas. Há necessidade de uma base cientificamente fundamentada para dar suporte às observações presentes e/ou futuras e compor o corpo do conhecimento biogeográfico desse setor da floresta Atlântica e do Brasil. Assim, neste trabalho foram testadas hipóteses que relacionam a flora dos brejos àquela da floresta Atlântica, e esta, à floresta Amazônica.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Floresta Atlântica

No Brasil existem dois grandes blocos de vegetação úmida: a floresta Amazônica e a floresta Atlântica. Essas florestas estão separadas por formações vegetacionais abertas que se encontram na porção central do Brasil (i.e., caatinga, cerrado e chaco) (Ab'Sáber 1977a; Bigarella & Andrade-Lima 1982; Bucher 1982; Prado & Gibbs 1993). Apesar de possuírem floras e fisionomias bem características, essas formações apresentam relações florísticas, com algumas plantas próximas filogeneticamente (Coimbra-Filho & Câmara 1996). Isso levou Coimbra-Filho & Câmara (1996), Bigarella *et al.* (1975), Ab'Sáber (1977b) e Vanzolini (1981) a defenderem a possibilidade de interligações florestais pretéritas unindo a floresta Amazônica à floresta Atlântica.

Ao contrário da floresta Amazônica, que ainda possui relações com as florestas andinas, a floresta Atlântica atualmente apresenta-se completamente isolada na costa oriental do Brasil (Ab'Sáber 1977a). Estendendo-se deste o Rio Grande do Sul até o Rio Grande do Norte, essa floresta enfrenta grandes variações climáticas decorrentes das diferentes latitudes (Vasconcelos Sobrinho 1971). Essas variações climáticas determinaram alguns padrões de distribuição da biota, de forma que Prance (1982, 1987) definiu três centros de endemismos para a floresta Atlântica: o Centro de Endemismo Pernambuco, o Centro de Endemismo Bahia-Espírito Santo e o Centro de Endemismo Rio de Janeiro-São Paulo.

O Centro Pernambuco é de especial importância biogeográfica, pela presença de encaves de florestas úmidas em meio a floresta seca (Andrade-Lima 1982). Esse centro abriga todas as florestas ao norte do Rio São Francisco, entre os estados de Alagoas e Rio Grande do Norte, sendo constituído por um mosaico de floresta ombrófila densa, floresta ombrófila aberta e floresta estacional semidecidual, estabelecidas em terras baixas, sub-montanas e montanas (Velo *et al.* 1991). Como parte das florestas semidecíduais montanas encontra-se isolada na região semi-árida da caatinga, Andrade-Lima (1982) e Rizzini (1997) concordam em definir o termo brejo de altitude ou floresta serrana para essa vegetação. Segundo Andrade-Lima (1960), a existência desses encaves de floresta está associada a uma maior precipitação média anual e Lins (1989) defende que essa maior precipitação está associada à ocorrência de planaltos e chapadas.

2.2. Brejos

Segundo Andrade-Lima (1982), os brejos foram estudados pela primeira vez na década de 1940, com o trabalho de Oliveria e Andrade-Lima realizado no brejo de Serra Negra em Pernambuco. Posteriormente, vários outros pesquisadores concentraram esforços na tentativa de esclarecer questões relacionadas a essas formações (e.g., Andrade-Lima 1966, 1982; Lyra 1984; Andrade & Lins 1986; Ferraz 1994; Correia 1996; Moura 1997; Ferraz *et al.* 1998; Sales *et al.* 1998). No entanto, como mencionado por Andrade-Lima (1966), o estudo dos brejos não é tarefa simples. Segundo este autor, “o problema da cobertura vegetal típica dos brejos (...) é complexa e não pode ser

compreendida de relance, sem uma observação mais detalhada de seus vários aspectos (...) é importante a verificação da distância relativa entre eles, das direções e distâncias que os separam das grandes massas de vegetação.” De fato, estudos mais recentes revelaram tal complexidade manifestando-se em várias dimensões, abrangendo desde questões terminológicas e conceituais (Andrade & Lins 1986), até a própria origem de suas floras (Andrade-Lima 1966; Bigarella *et al.* 1975; Andrade-Lima 1982).

Na verdade, o termo brejo é usado para designar tanto regiões de terras baixas e alagadiças do sul do país (i.e., pântanos) (Joly 1970), como “matas de altitude” do Nordeste brasileiro. Além disso, ainda há divisões conceituais entre os vários autores quanto ao uso do termo para designar “matas de altitude”. Para Andrade & Lins (1986), por exemplo, brejo deve ser nome reservado à manchas úmidas isoladas em áreas sub-úmidas e semi-áridas do agreste e do sertão. Segundo estes autores, algumas das matas serranas não são brejos, mais sim, projeções da zona da mata que perderam sua continuidade. Andrade-Lima (1966) também defendeu essa idéia, afirmando que os verdadeiros brejos são aqueles isolados por áreas de caatinga. Este autor ainda citou Garanhuns como um exemplo típico de mata serrana que não deveria ser considerada brejo verdadeiro, pois existem evidências de um contínuo no passado recente.

Vasconcelos Sobrinho (1971) agrupou os brejos às serras, vales dos rios, desertos, e toda a área ou sub-região que apresentam características ecológicas distintas do contexto da região, definindo-os como zonas fisiográficas. Assim, na sua concepção, “...brejos são tão somente os acidentes isolados, tipo oásis: ilhas de umidade em meio à vegetação xerófila.”

Ducke (1959) mencionou que o que na Paraíba e em Pernambuco é chamado de brejo, no Ceará recebe a denominação de “serras frescas” ou “serras úmidas”. Por outro lado, Vasconcelos Sobrinho (1971) defendeu que o termo brejo de altitude refere-se a vegetação, mas inclui o clima, o solo e a fauna, enquanto que o termo “mata serrana” refere-se apenas a vegetação que recobre os acidentes orográficos. Para Andrade & Lins (1986), “...é necessário, porém, imunizar o conceito ecológico de brejo contra as dubiedades com que o termo serra atende a vários tipos de formas de relevo”. Este autor enumerou exemplos de serras que não possuem condições ecológicas típicas de brejos (e.g., cristas ou sistemas de cristas eminentes sobre superfícies planas e escarpas de planalto ou de chapada, sem declive similar contravertente).

Independente dos diferentes conceitos, há consenso quanto aos fatores que determinam a existência dos brejos. Sua vegetação se estabelece em função da altitude,

que permite uma combinação de fatores favoráveis ao tipo de vegetação mesófila (Andrade-Lima 1982; Andrade & Lins 1986). A existência desses encaves de floresta em uma região onde a precipitação média anual varia entre 240-800 mm (IBGE 1985; Lins 1989), está associada à ocorrência de planaltos e chapadas entre 500-1100 m de altitude (e.g., Planalto da Borborema, Chapada do Araripe, Chapada de Ibiapaba), onde as chuvas orográficas garantem níveis de precipitação superiores a 1000 mm/ano (Andrade-Lima 1960). Essas chuvas orográficas têm origem na massa de ar anticlonais do Atlântico Sul, que se choca com a Frente Polar Atlântica, sofrendo um resfriamento. A parte inferior dessa massa de ar dá origem a precipitação na zona costeira e a parte superior migra no sentido do continente até ser forçada a subir e resfriar-se, dando origem as chuvas orográficas (Andrade & Lins 1986).

Apesar do reconhecimento de que os brejos constituem áreas de exceção dentro do semi-árido e apresentam vegetação bastante distinta, essas áreas têm sido pouco estudadas (Andrade-Lima 1982), sobretudo quanto a aspectos ecológicos e, principalmente, biogeográficos. Segundo Ferraz *et al.* (1998), “...pouco ou quase nada se sabe a respeito da flora e vegetação dos brejos de altitude e suas relações com as caatingas limítrofes”. Por outro lado, Andrade-Lima (1982) e Bigarella *et al.* (1975) defenderam que esses brejos constituem refúgios para várias espécies de animais e plantas; Vasconcelos Sobrinho (1971) acrescentou que os brejos são mais do que regiões que simplesmente refugiam animais e plantas. Para eles, os brejos são refúgios ecológicos, os quais Rizzini (1963) havia reconhecido como “nichos favoráveis”. A grande questão é que a carência de informações está pondo em risco a manutenção desse importante setor da floresta Atlântica nordestina.

A definição da origem da flora é um dos maiores desafios dos estudos relacionados aos brejos. O desafio parece ainda maior quando é levado em consideração o atual estado de degradação desse setor da floresta Atlântica, pois restam apenas 8,1 % (11.610 km²) do que havia na metade do século passado (Santos & Tabarelli 2004). Como agravante, esse processo de perda foi e vem sendo consequência da pressão antrópica (Coinbra-Filho & Câmara 1996), de forma que esses setores da floresta Atlântica podem simplesmente desaparecer num futuro muito próximo (Santos & Tabarelli 2004), antes mesmo de se chegar a um consenso sobre a sua origem.

2.3. Dinâmica das formações vegetacionais no Brasil

Na década de 1950, Andrade-Lima (1953) e Ducke (1953) afirmaram que a floresta Atlântica e a floresta Amazônica estiveram unidas durante as fases de maior umidade. Depois, outros pesquisadores levantaram informações importantes para transformar aquele conhecimento empírico original em um conhecimento científico formalizado. Pesquisadores como Rizzini (1963), Bigarella *et al.* (1975), Prance (1979), Andrade-Lima (1982), Oliveira (2000), dentre outros, passaram a defender essa idéia, trabalhando no sentido de esclarecer a relação entre estas duas floras.

Além das possíveis conexões entre estas duas formações vegetacionais úmidas, existem evidências quanto à conexão entre as florestas secas da América do Sul. Bucher (1982), por exemplo, fez uma análise comparativa entre a região do chaco e a caatinga brasileira, encontrando similaridade nas floras. Prado & Gibbs (1993) desenvolveram análises sobre o padrão de distribuição de florestas secas da América do Sul. Estes autores também encontraram relações florísticas entre a caatinga e a região chaquenha. Mais recentemente, Pennington *et al.* (2000) fez uma análise das florestas com base nas flutuações climáticas do Quaternário. Estes autores confirmaram a relação entre as floras das caatingas e da região chaquenha.

Os vários pesquisadores que estudaram a dinâmica da vegetação no Brasil sempre mencionaram o envolvimento das flutuações climáticas do Quaternário. Prance (1973), por exemplo, defendeu que alguns padrões fitogeográficos na Amazônia estavam relacionados com os refúgios florestais do Pleistoceno. Ab'Sáber (1977b) analisou os espaços ocupados pela expansão dos climas secos da América do Sul e também assumiu uma resposta relacionada às flutuações climáticas do Quaternário. Mais tarde, Andrade-Lima (1982) defendeu que os brejos de altitude do Nordeste brasileiro também são uma consequência das flutuações climáticas do passado.

Embora não haja consenso, esse padrão de distribuição da biota vem encontrando suporte científico em alguns trabalhos realizados recentemente. Behling *et al.* (2000), por exemplo, usou sedimentos marinhos no Nordeste para confirmar a dinâmica da biota durante as flutuações climáticas do Quaternário. Auler & Smart (2001) também defenderam essa dinâmica da biota, embora tenham apresentado restrições quanto às variações em pequena escala espacial. Para eles, é necessário cuidado diante das afirmações generalizadas a respeito dos efeitos das flutuações do Quaternário sobre a distribuição dos organismos.

Por outro lado, totalmente contrários à idéia das expansões e retrações do Quaternário, Haberle & Maslin (1999) se basearam em registros de pólen na Amazônia para afirmar que a floresta Amazônica não foi substituída por uma vegetação seca durante o período glacial. Colinvaux (1997) ainda foi mais radical, afirmando que as florestas baixas da Amazônia nunca deixaram de ser como são hoje.

Embora existam controversas geradas em função dos estudos realizados a partir de registros fósseis, o mesmo não é verdadeiro quando se trata da distribuição atual da biota. Bigarella & Andrade-Lima (1982), por exemplo, defendem que a presença de algumas espécies de plantas nos brejos só poderia ser explicada a partir do processo de expansão e retração da floresta úmida. Assim, com o objetivo de esclarecer esses padrões, estudos biogeográficos atuais vêm buscando analisar a distribuição da biota entre as diversas formações vegetacionais brasileiras. Por abrigarem espécies de várias partes do Brasil (Andrade-Lima 1966), os brejos nordestinos são de especial importância nesse contexto.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A.N. (1977)a Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. *Geomorfologia*. **52**, 1-23.
- Ab'Sáber, A.N. (1977)b Espaços ocupados pela expansão dos climas secos da América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*. **3**, 1-18.
- Ab' Sáber, A.N. (1982) The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G. T. Prance), pp. 41-59. Columbia University Press, New York.
- Absy, M.L. (1982) Quaternary palynological studies in the Amazon Basin. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G. T. Prance), Pp. 67-73. Columbia University Press, New York.
- Andrade, G.O. & Lins, R.C. (1986) Introdução ao estudo dos “brejos” de Pernambuco. *Estudos Nordestinos de Meio Ambiente. I Encontro nacional de estudos do meio ambiente* (org. por L. Jatobá), pp. 271-294. Massangana, Recife.
- Andrade-Lima, D. (1953) Notas sobre a dispersão de algumas espécies vegetais no Brasil. *Anais da Sociedade de Biologia de Pernambuco*. **11**, 25-49.
- Andrade-Lima, D. (1960) Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco*. **5**, 305-341.
- Andrade-Lima, D. (1966) Esboço fitoecológico de alguns “brejos” de Pernambuco. *Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco*. **8**, 3-9.

- Andrade-Lima, D. (1981) The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica*. **4**, 149-153.
- Andrade-Lima, D. (1982) Present day forest refuges in Northeastern Brazil. *Biological diversification in the Tropics* (ed. por G. T. Prance), pp. 245-254. Columbia University Press, New York.
- Auler, A.S. & Smart, P.L. (2001) Late quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems. *Quaternary Research*. **55**, 159-167.
- Behling, H.; Arz, H.W.; Patzold, J. & Wefer, G. (2000) Late quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*. **19**, 981-994.
- Bigarella, J.J. & Andrade-Lima, D. (1982) Paleoenvironmental changes in Brazil. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 27-40. Columbia University Press, New York.
- Bigarella, J.J.; Andrade-Lima, D. & Riehs, P.J. (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*. **47**, 411-464.
- Brown Jr, K.S. (1982) Paleoecology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 255-308. Columbia University Press, New York.
- Bucher, E.H. (1982) Chaco and caatinga – South American arid savannas, woodlands and thickets. *Ecology of tropical savanas* (ed. por B.J. Huntley e B.H. Walther), pp. 48-79. Springer-Verlag, New York.
- Coimbra-Filho, A.F. & Câmara, I.G. (1996) *Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região nordeste do Brasil*, p. 86. Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza, São Paulo.

- Colinvaux, P.A. (1997) An arid Amazon? *Trends in Ecology and Evolution*. **12**, 318-319.
- Correia, M.S. (1996) *Estrutura da vegetação da mata serrana em um brejo de altitude em Pesqueira – PE*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Ducke, A. (1953) As leguminosas de Pernambuco e Paraíba. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. **51**, 417-461.
- Ducke, A. (1959) Estudos botânicos no Ceará. Escola Superior de Agricultura, Mossoró. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **31**, 211-308.
- Duellman, W.E. (1982) Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics: frogs and forests. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 389-402. Columbia University Press, New York.
- Ferraz, M.M.E. (1994) *Variação florístico-vegetacional na região do vale do Pajeú, Pernambuco*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Ferraz, E.M.N., Rodal, M.J.N., Sampaio, E.V.S.B. & Pereira, R.C.A. (1998) Composição florística em trechos de vegetação de caatinga e brejo de altitude na região do vale do Pajeú, Pernambuco. *Revista Brasileira de Botânica*. **21**, 7-15.
- Gentry, A.H. (1982) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **69**, 557-593.
- Graham, A. (1982) Diversification beyond the Amazon Basin. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 78-92. Columbia University Press, New York.

Haberle, S.G. & Maslin, M.A. (1999) Late quaternary vegetation and climate change in the amazon basin based on a 50,000 year pollen record from the Amazon fan, ODP site 932. *Quaternary Research*. **51**, 27-38.

Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*. **165**, 131-37.

Haffer, J. (1982) General aspects of the refuge theory. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 6-26. Columbia University Press, New York.

Heyer, W.R. & Maxon, L.R. (1982) Distributions, relationships, and zoogeography of lowland frogs: the *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 375-388. Columbia University Press, New York.

IBGE. (1985) *Atlas nacional do Brasil: região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro.

Lins, R.C. (1989) *As áreas de exceção do agreste de Pernambuco*, p.327. Sudene, Recife.

Joly, A.B. (1970) *Conheça a vegetação brasileira*, p. 710. EDUSP, São Paulo.

Lyra, A.L.R.T. (1984) *Efeito do relevo na vegetação de duas áreas do município do Brejo da Madre de Deus (PE). I – condições climáticas*. Anais do XXXIV Congresso Nacional de Botânica, Rio Grande do Sul.

Moura, F.B.P. (1997) *Fitossociologia de uma mata serrana semidecídua no brejo de Jataúba, Pernambuco – Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Myers, A.A. & Giller, P.S. (1988) Process, patterns and scale in biogeography. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por A.A. Myers e P.S. Giller), pp. 3-20. Chapman & Hall, London.

- Oliveira, P.E. (2000) *Esfriamento glacial e expansão de florestas úmidas e frias no último máximo glacial da Amazônia*. Anais do 51º Congresso Nacional de Botânica, Brasília.
- Pennington, R.T.; Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*. **27**, 261-273.
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E. (1993) Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals Missouri of Botanical Garden*. **80**, 902-927.
- Prance, G.T. (1973) Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in *Caryocaraceae*, *Chrysobalanaceae*, *Dichapetalaceae* and *Lecythidaceae*. *Acta Amazônica*. **3**, 5-28.
- Prance, G.T. (1979) The taxonomy and phytogeography of the *Chrysobalanaceae* of the Atlantic coastal forests of Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. **2**, 19-39.
- Prance, G.T. (1982) Forest refuges: evidences from woody angiosperms. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 137-158. Columbia University Press, New York.
- Prance, G.T. (1987) Biogeography of Neotropical plants. *Biogeography and quaternary history in tropical America* (ed. por T.C. Whitmore e G.T. Prance), pp. 175-196. Claredon Press, Oxford.
- Rizzini, C.T. (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico- sociológica) do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*. **25**, 1-64.
- Rizzini, C.T. (1997) *Tratado de Fitogeografia do Brasil: Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. 2ª ed, p. 747. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro.

- Sales, M.F.; Mayo, S.J. & Rodal, M.J.N. (1998) *Plantas vasculares das florestas serranas de Pernambuco*, p. 130. Editora da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Salgado-Labouriau, M.L. (1982) Climatic change at the Pleistocene-Holocene Boundary. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 74-77. Columbia University Press, New York.
- Sampaio, Y. & Mazza, J.E. (2000) Diversidade sócio econômica e pressão antrópica na caatinga nordestina. Workshop de avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga, Pernambuco, Petrolina.
- Santos, A.M.M & Tabarelli, M. (2002). Integridade, esforço e diretrizes para conservação dos brejos de Paraíba e Pernambuco. *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba* (ed. por K.C. Porto, J.J.P. Cabral & M. Tabarelli), pp 309-318. Ministério do Meio Ambiente – MMA, Brasília-DF.
- Van der Hammen, T. (1982) Paleocology of Tropical South America. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 60-66. Columbia University Press, New York.
- Vanzolini, P.E. (1970) *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia.
- Vanzolini, P.E. (1981) A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. *Papéis Avulsos de Zoologia*. **34**, 189-204.
- Vasconcelos Sobrinho, J. (1971) *As regiões naturais do Nordeste, o meio e a civilização*, p. 441. Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco, Recife.
- Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L. & Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*, p. 123. IBGE, Rio de Janeiro.

4. MANUSCRITO

Manuscrito a ser enviado ao periódico Journal of Biogeography

**DISTRIBUIÇÃO DE PLANTAS LENHOSAS E RELAÇÕES HISTÓRICAS
ENTRE A AMAZÔNIA, A FLORESTA ATLÂNTICA COSTEIRA E OS
BREJOS DE ALTITUDE DO NORDESTE BRASILEIRO**

Santos, André Mauricio Melo* & Tabarelli, Marcelo

Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Profº Moraes
Rego, s/nº Campus da UFPE - Cidade Universitária CEP: 50670-901 - Recife - PE -
Brasil. e-mail - aams@elogica.com.br*

RESUMO

No Brasil, a evolução geomorfológica imposta pelas flutuações climáticas do Quaternário explica parte da atual distribuição da biota. Então, foi realizada uma Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para analisar o padrão de distribuição da flora do Centro de Endemismo Pernambuco a partir de uma abordagem histórica. Três cladogramas mais parcimoniosos foram encontrados. A árvore de consenso para estes cladogramas, gerada pelo método Nelsen, sugeriu uma separação basal cladisticamente bem suportada entre a floresta Amazônica e a floresta Atlântica costeira, dividindo o Centro de Endemismo Pernambuco em duas sub-regiões, a floresta Atlântica de terras baixas e floresta Atlântica montana. Entre os brejos, a separação ocorreu nos limites dos brejos de Pesqueira e Brejo da Madre de Deus. Estes resultados sugerem que o surgimento de barreiras climáticas e ecológicas durante as expansões e retrações da floresta úmida teria influenciado de forma significativa a distribuição das plantas lenhosas no Nordeste brasileiro. Então, são apresentadas razões pelas quais planos de

conservação envolvendo conexões por corredores devem considerar os mais recentes relacionamentos históricos entre as localidades. Além disso, como no Nordeste não existem modelos sobre os quais sejam possíveis testes de congruência entre os cladogramas gerados neste estudo, o modelo aqui encontrado é proposto como ponto de partida para novas investigações biogeográficas envolvendo outros grupos taxonômicos.

Palavras-chave: biogeografia, floresta Atlântica brasileira, Nordeste, plantas lenhosas, paleoclimatologia, flutuações climáticas, Quaternário, PAE, barreiras ecológicas, conservação sistemática.

ABSTRACT

In Brazil the geomorphologic evolution imposed by the Quaternary climatic fluctuation account for part of the actual biota distribution. Here we used parsimony analysis of endemism (PAE) to analyze, from a historical approach, the distribution pattern of the flora at the Centro de Endemismo Pernambuco. Three most parsimonious cladograms were found. The Nelsen consensus tree of these cladograms suggests a well-supported basal separation between Amazon forest and coastal Atlantic forest, parting the Centro de Endemismo Pernambuco into two sub-regions, the lowland Atlantic forest and montane Atlantic forest. Among the brejos the separation occurred at Pesqueira and Brejo da Madre de Deus boundary. These results suggest that ecological barriers arisen at time of expansion and retraction of the moist forest significantly influenced the Brazilian Northeast woody plants distribution. Then, I argue that conservation planning involving connections by corridors must to consider the most recent between-locality history relationships. In addition, as in Northeast Brazil did not exist any model in

which we could test cladogram congruencies found in this study, I propose this one to be the start point for new biogeographic investigations involving other taxonomic groups.

Keywords: biogeography, Brazilian Atlantic forest, northeast, woody plants, palaeoclimatology, climatic fluctuation, Quaternary, PAE, ecological barrier, systematic conservation.

1. INTRODUÇÃO

Três grandes eventos geológicos e climáticos influenciaram a evolução e distribuição da flora na América Latina: a separação entre a África e a América do Sul, o surgimento dos Andes e as flutuações climáticas do Quaternário (Bigarella *et al.* 1975; Bigarella & Andrade-Lima 1982; Gentry 1982). Apesar dos dois primeiros eventos terem sido importantes, vários autores defendem a idéia de que o atual quadro biogeográfico foi moldado principalmente pelo terceiro evento, as flutuações climáticas do Quaternário (e.g., Bigarella *et al.* 1975; Bigarella & Andrade-Lima 1982; Gentry 1982). Essas flutuações têm sido admitidas como uma das possíveis contribuições para a alta diversidade da região biogeográfica Neotropical (Gentry 1982). Além disso, esse parece ser um ponto fundamental para a compreensão do padrão de distribuição de plantas atualmente observadas nessa região (Bigarella *et al.* 1975; Pennington *et al.* 2000), muito embora o entendimento da distribuição da biota no espaço e no tempo dependa de fatores biogeográficos históricos e ecológicos em conjunto (Myers & Giller 1988; Ron 2000).

No Brasil, por exemplo, as florestas tropicais estão representadas por dois grupos vegetacionais espacialmente separados: a floresta Amazônica e a floresta Atlântica. Ao contrário da floresta Amazônica, que ainda possui relações com as florestas andinas, a floresta Atlântica atualmente apresenta-se completamente isolada na costa oriental do Brasil (Ab'Sáber 1977). Em função do padrão de distribuição da biota nessa floresta, Prance (1982) definiu três centros de endemismo: o Centro de Endemismo Pernambuco, o Centro de Endemismo Bahia-Espírito Santo e o Centro de Endemismo Rio de Janeiro-São Paulo. O Centro de Endemismo Pernambuco é de especial importância biogeográfica pela presença de encaves de floresta Atlântica em meio à floresta seca (Andrade-Lima 1982). Esse centro de endemismo abriga todas as florestas ao norte do Rio São Francisco, entre os estados de Alagoas e Rio Grande do Norte, sendo constituído por um mosaico de floresta ombrófila densa, floresta ombrófila aberta e floresta estacional semidecidual, estabelecidas em terras baixas, sub-montanas e montanas (Veloso *et al.* 1991).

Apesar de espacialmente separado da Amazônia, o Centro de Endemismo Pernambuco possui espécies tipicamente amazônicas, como *Parkia pendula* Benth., *Coumarouna odorata* Aubl., *Clarisia racemosa* Ruiz & Pav., *Helicostylis tomentosa* (Poepp. et Endl) e *Brosimum guianensis* (Aubl.) Huber (Bigarella *et al.* 1975), o que sugere ligações pretéritas (Andrade-Lima 1953; Ducke 1953; Rizzini 1963; Prance 1979; Andrade-Lima 1982; Oliveira 2000) dependentes da dinâmica geomorfológica (Cole 1986) e paleoclimatológica (Bigarella *et al.* 1975; Bigarella & Andrade-Lima 1982). Dentro deste contexto, os brejos de altitude (i.e., encaves de floresta Atlântica em meio à floresta seca) correspondem a refúgios ecológicos (Vasconcelos Sobrinho 1971; Bigarella *et al.* 1975; Andrade-Lima 1982) que se estabelecem em função do resfriamento adiabático e conseqüente aumento da precipitação.

A hipótese mais aceita sobre a origem vegetacional dos brejos de altitude está associada às variações climáticas durante o Pleistoceno (últimos 2 milhões-10.000 anos), as quais permitiram que a floresta Atlântica penetrasse nos domínios da caatinga. Segundo Andrade-Lima (1982), ao retornar a sua distribuição original após períodos interglaciais, ilhas de floresta Atlântica permaneceram em locais de microclima favorável. Se a hipótese de Andrade-Lima (1982) estiver correta, é de se esperar que a distribuição das plantas entre os brejos não seja aleatória, mas sim, apresente um padrão cladisticamente estruturado, ou seja, a ocorrência das espécies (cf., caracteres em cladística) nas diferentes localidades (cf., *taxa* em cladística) define um padrão de relações entre áreas (biogeografia cladística) análogo àqueles encontrados entre os *taxa* em análises filogenéticas (Rosen 1988a). A distribuição estaria, então, associada aos fatores históricos decorrentes dos paleoeventos geomorfológicos e climáticos da região, não sendo explicada pela distância entre as localidades.

Apesar da importância, poucos estudos têm relacionado os paleoeventos geomorfológicos e climáticos com a atual distribuição da vegetação no Nordeste brasileiro (Andrade-Lima 1982; Behling *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2000). Assim, o objetivo deste trabalho foi analisar a distribuição da flora do Centro de Endemismo Pernambuco a partir de uma abordagem histórica, baseada na evolução dos eventos geomorfológicos e climáticos do Nordeste. Para isso, 1) foram gerados cladogramas de área mais parcimoniosos para 236 espécies de plantas lenhosas distribuídas entre treze localidades (incluindo a Amazônia); 2) foi analisado o nível de congruência entre as topologias dos cladogramas obtidos pela PAE e a topologia de um dendrograma de distância geográfica entre as localidades e 3) foram testadas as hipóteses de que a) a distribuição das plantas lenhosas entre as localidades da floresta Atlântica costeira, dos brejos e da Amazônia encontra-se cladisticamente estruturada e b) não existe associação

entre distância geográfica e similaridade florística das localidades analisadas na floresta Atlântica costeira, nos brejos e na Amazônia.

Os resultados dessa pesquisa definem uma dimensão biogeográfica histórica que deve ser justaposta à dimensão ecológica da distribuição da flora e aplicada à conservação da biodiversidade do Centro de Endemismo Pernambuco.

2. MÉTODOS

2.1. Considerações analíticas

A subjetividade é uma das principais críticas aos estudos envolvendo biogeografia histórica (Rosen 1988b). Essa questão tem sido minimizada a partir da construção de cladogramas de área e da análise de parcimônia como meio de refutabilidade de modelos bem definidos (Rosen 1988b). Esse procedimento garante uma abordagem hipotético-dedutiva e elimina o problema de demarcação científica (v. Popper 1959, 1975). A lógica do processo se justifica pelo tempo que os organismos levam para evoluírem, que também é o tempo necessário para se deslocarem no espaço (i.e., dispersão) ou sofrerem separação (i.e., vicariância) (Brundin 1988). Como o processo evolutivo define uma imensa hierarquia de grupos taxonômicos (Brown & Lomolino 1998), essa mesma hierarquia pode ser aplicada às regiões geográficas onde esses organismos se distribuem (Brundin 1988). Assim, com base na distribuição da biota, é possível lançar predições e realizar testes de hipóteses envolvendo a evolução histórica das localidades. O grande problema é que reconstruções históricas com base na evolução biológica envolvem o conhecimento de relações filogenéticas (Humphries *et*

al. 1988), que ainda são pouco conhecidas para parte dos grupos taxonômicos (Rosen 1988a).

Uma técnica alternativa é a Análise de Parcimônia de Endemismo (*Parsimony Analysis of Endemicity* – PAE) (Silva & Oren 1996; Ron 2000), que usa análise de parcimônia cladística para encontrar relações entre áreas geográficas. A PAE é análoga aos métodos cladísticos usados em análises filogenéticas, sendo usadas áreas ao invés dos *taxa* e presença/ausência das espécies ao invés de caracteres (Rosen 1988a). Este método minimiza a subjetividade, dando ênfase a repetições de similaridades como critério de significância na distinção de eventos ao acaso (Rosen 1988a).

2.2. Características da região

A área focal do estudo foi o Centro de Endemismo Pernambuco (76 938 km²), parte do Nordeste (i.e., leste) que abriga a floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco e inclui os brejos de altitude do Nordeste brasileiro (Rizzini 1997). O Nordeste ocupa aproximadamente 1,5 milhões de km² do território brasileiro. Nessa região extremamente seca, se registram as mais altas temperaturas médias do Brasil (Webb 1979). Uma de suas características mais marcantes é a presença do Planalto da Borborema, formado por rochas cristalinas de origem ígnea e metamórfica (Bigarella *et al.* 1994). O Planalto da Borborema se posiciona como uma barreira orográfica oposta aos ventos sudeste/noroeste, definindo diferentes condições climáticas (Webb 1979).

O clima, através do regime pluvial, é o principal fator determinante da vegetação do Nordeste (Andrade & Lins 1986). Na porção leste, a floresta se caracteriza por uma vegetação higrófila (Andrade-Lima 1970), com solos mais profundos e com precipitação chegando a 2000 mm/ano (Webb 1979). Nas regiões mais interioranas a distribuição da precipitação é bem mais baixa (600-1000 mm/ano), definindo a região

das caatingas (Webb 1979). Isolados nessa região seca, encontram-se os brejos de altitude, vegetação mesófila que se estabelece em acidentes orográficos (Andrade & Lins 1986), representando a floresta Montana (acima de 600 m) do Centro Pernambuco.

Os brejos de altitude constituem zonas fisiográficas definidas por suas características ecológicas distintas das áreas que os circundam (Vasconcelos Sobrinho 1971). Essas “ilhas” de florestas úmidas apresentam sempre a vegetação do tipo florestal pouco densa, estacional semidecidual, com árvores de fuste ereto, copa regularmente ampla e dois estratos bem distintos: o primeiro com alguns indivíduos atingindo de 30 a 35 m de altura e o segundo constituído por indivíduos de 10 a 20 m de altura (Andrade-Lima 1966).

2.3. Preparação e revisão dos dados

As análises biogeográficas foram conduzidas com base em registros de ocorrência de plantas lenhosas da floresta Amazônica (AM – toda a região), da floresta Atlântica costeira (FAC – Recife e Curado), dos brejos do agreste que se localizam nos limites geográficos da floresta estacional semidecidual (BAA – São Vicente Férrer, Bezerros, Bonito e Caruaru), dos brejos do agreste que se localizam nos limites geográficos da savana estépica (BAS – Jataúba, Brejo da Madre de Deus, Pesqueira, Buíque) e dos brejos que se localizam nos limites geográficos do sertão (BS – Triunfo e Floresta) (Fig. 1). A Amazônia foi incluída em função das evidências de sua ligação, no passado, com a floresta Atlântica nordestina (Andrade-Lima 1953; Ducke 1953; Rizzini 1963; Andrade-Lima 1982; Oliveira 2000).

Do banco de dados original, contendo 2500 espécies de plantas lenhosas distribuídas em 1100 municípios, foram selecionadas as famílias com registro de espécies em pelo menos um dos treze locais estudados. Foram então selecionadas

àquelas famílias que possuíam pelo menos um registro de espécie nas duas localidades extremas da região analisada (i.e., Amazônia e Recife). Então, foram eliminadas as espécies que ocorriam em todos os locais estudados ou em apenas um deles, pois estas não contribuem para a definição de relações históricas (Rosen 1988a). Uma área hipotética, com total ausência de espécies, foi criada para servir como raiz do cladograma (Rosen 1988a; Cracraft 1991).

2.4. PAE

Foram gerados cladogramas de área a partir da matriz de taxa vs. localidades, onde a ausência de uma espécie foi codificada como caráter primitivo (i.e., zero) e a presença como caráter derivado (i.e., “1”) (Rosen 1988). Uma localidade hipotética, com ausência absoluta de espécies (Lundberg rooting) foi usada para servir de base para o cladograma resultante (Rosen 1988a). Os cladogramas de área mais parcimoniosos foram encontrados a partir da opção “ie*” (implicit enumeration) do programa *henning86* (Farris 1989).

Como surgiu mais de um cladograma mais parcimonioso, foi gerado um cladograma de consenso. Foi usado o método Nelsen (*collapse + consensus*), implementado no software *WinClada* ver. 1.00.08 (Nixon 1999). Foram realizadas replicações *bootstrap* para determinar o suporte de cada nodo individualmente. Foram selecionados os seguintes parâmetros para a realização do *bootstrap*: a) 500 replicações; b) dez buscas por resposta; c) uma árvore inicial por resposta e d) *Branch swapping* (TBR).

Foi calculada a estatística *g1* (assimetria) (Sokal & Rohlf 1996) para testar a hipótese de que a distribuição das plantas lenhosas na floresta Atlântica costeira, nos brejos e na Amazônia encontra-se cladisticamente estruturada. Se o comprimento da

árvore original for significativamente menor do que o comprimento médio das árvores geradas randomicamente, a presença/ausência das espécies nas localidades não pode ser explicada pelo acaso (v. Ron 2000). A análise foi realizada com o uso do software Random Cladistic ver. 4.0.2, com 2000 replicações e com o método de construção de árvore Mh*;bb*; (Farris 1989).

2.5. Topologia: PAE vs. distância geográfica

Para testar se a topologia dos cladogramas gerados a partir da análise de parcimônia foi um resultado apenas da distância geográfica, foi construído um dendrograma a partir de uma matriz de distância entre as localidades. Foram usadas as opções distância euclidiana do software Systat ver. 6.0.1 para gerar a matriz e *Weighted Arithmetic Average* (WPGMA) do software Krebs for Windows ver. 0.9 para a definição do agrupamento. Além disso, foram usados dois métodos para comparar a compatibilidade entre as topologias do PAE e do dendrograma de distância: 1) Mudança dos vizinhos mais próximos (NNI - *Nearest Neighbor Interchanges*), que representa o menor número de mudanças requeridas para transformar uma árvore (T1) na outra (T2) (Waterman & Smith 1978) e 2) sub-árvore de máxima concordância (*Greatest Agreement Subtree*), que se refere à sub-árvore que pode ser obtida a partir da fusão das árvores T1 e T2 (Finden & Gordon 1985).

2.6. Similaridade vs. distância geográfica

Foi gerada uma matriz de similaridade (i.e., similaridade de Jaccard), a qual foi comparada com a matriz de distância. Foi usado o teste de Mantel (Sokal & Rohlf 1996) para testar a hipótese de que não existe associação entre distância geográfica e

similaridade de plantas lenhosas da floresta Atlântica costeira, dos brejos e da floresta Amazônica. O procedimento básico deste teste é a determinação da significância usando a variável padrão normal e permutações em uma das matrizes para determinar um nível de variação dentro dos dados (Sokal & Rohlf 1996).

3. RESULTADOS

3.1. PAE

Quatro cladogramas mais parcimoniosos foram obtidos (comprimento = 543; CI = 43; RI = 38) a partir da análise cladística sobre a distribuição de 236 espécies de plantas lenhosas em doze localidades do Nordeste e uma da Amazônia (Fig. 2). As diferenças entre os cladogramas ocorreram principalmente em função dos brejos de Jataúba, Pesqueira e Triunfo, envolvendo também os brejos de Buíque e Floresta. O cladograma de consenso eliminou três nodos, mas manteve o bloco Amazônia + Curado + Dois Irmãos separado do restante, sendo esse clado bem suportado (*bootstrap* = 100) (Fig. 3). Após esta primeira separação, o bloco Bonito + São Vicente Férrer se separou das outras localidades, mas esse clado apresentou incongruências (*bootstrap* = 89). Apesar da presença de algumas incongruências, a matriz de dados apresentou-se estruturada cladisticamente ($g1 = -0,3937$; $p < 0,001$; 2000 repetições).

3.2. Topologia: PAE vs. distância geográfica

A distância geográfica entre as localidades (Fig. 4) não explica as relações históricas, uma vez que seriam necessárias pelo menos treze mudanças para transformar

a topologia dos cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir da PAE na topologia obtida a partir do dendrograma de distância. A fusão de qualquer um dos cladogramas mais parcimoniosos ao dendrograma de distância eliminaria seis (46 %) nodos terminais (i.e., localidades), gerando uma sub-árvore com apenas oito (54 %) desses nodos.

3.3. Similaridade vs. distância geográfica

A distância geográfica entre as localidades (Tabela 1) também não explica a similaridade (Tabela 2) das floras. Não existe associação entre a matriz de distância geográfica das localidades e a matriz de similaridade de Jaccard ($r = -0.395$; $t = -2.741$; $P = 0.999$; 4000 replicações), de forma que regiões mais afastadas entre si (e.g., Amazônia e Recife) podem apresentar maiores similaridades do que regiões mais próximas (e.g., Recife e Bezerros).

3.4. Reconstrução histórica

Em síntese, é possível identificar 4 grandes eventos durante a separação das floras relacionadas com o Centro de Endemismo Pernambuco (Fig. 5). Esses eventos remontam o histórico de separação da floresta úmida da seguinte forma:

Evento um – Amazônia + Curado + Dois Irmãos se separaram, como um bloco, das demais localidades;

Evento dois – O bloco Bonito + São Vicente Férrer se separou das demais localidades e a Amazônia se separou do bloco Curado + Dois Irmãos;

Evento três – Curado se separou de Dois Irmãos; Jataúba + Pesqueira + Triunfo + Buíque + Floresta se separaram de Bezerros + Brejo da Madre de Deus + Caruaru;

Evento quatro – Bezerros se separou do bloco Brejo da Madre de Deus; e o bloco Caruaru + Buíque se separou de Floresta;

4. Discussão

4.1. Padrão de distribuição

Apesar da existência de algumas incongruências entre os cladogramas encontrados, a hipótese de que as plantas apresentaram um padrão de distribuição cladisticamente estruturada foi corroborada, ou seja, a ocorrência das espécies (cf., caracteres em cladística) nas diferentes localidades (cf., *taxa* em cladística) definiu um padrão de relações entre áreas (biogeografia cladística) análogo àqueles encontrados entre os *taxa* em análises filogenéticas. Além disso, o fato da proximidade geográfica não explicar nem o padrão de distribuição das espécies de plantas nem a similaridade florística entre as localidades, apóia a idéia dos paleoeventos climáticos e geomorfológicos como responsáveis pelo padrão. Isto indica que a distribuição das plantas no Nordeste foi influenciada pelo surgimento de barreiras, provavelmente associadas às expansões e retrações da floresta úmida durante as flutuações climáticas do Quaternário. Em função dessas expansões e retrações vários *taxa* teriam se estabelecido de forma disjunta, definindo as seqüências históricas responsáveis pelo padrão cladístico aqui encontrado.

Os cladogramas sugerem a existência de dois grandes blocos que dividem o Centro de Endemismo Pernambuco em dois setores. O primeiro setor seria representado pela floresta Atlântica de terras baixas, o qual teria mantido um maior contato com a floresta Amazônica. O segundo setor seria representado pela floresta Atlântica de terras altas, que teria um histórico relacionado com os brejos do agreste. Os resultados ainda

reforçam duas hipóteses biogeográficas relacionadas à flora dos brejos. A primeira delas foi proposta por Andrade-Lima (1964), sendo testada apenas recentemente por Cavalcanti (2001). Segundo estes autores, existe um paralelismo entre a floresta Amazônica e a floresta Atlântica nordestina, com as espécies em comum ocorrendo preferencialmente nas florestas de terras baixas do Nordeste. A outra hipótese foi proposta por Andrade-Lima (1982), mas ainda não havia sido testada com base em um raciocínio hipotético dedutivo capaz de formalizar a idéia cientificamente (sensu Popper 1959). Andrade-Lima (1982) havia apenas acumulado evidências para defender, de forma empírica, que as flutuações climáticas do Quaternário teriam sido responsáveis pelo surgimento da vegetação dos brejos.

Na verdade, a própria existência dos brejos do Nordeste (Andrade-Lima 1982; Ab'Sáber 1982) constitui forte evidência do efeito das flutuações climáticas do Quaternário sobre a vegetação dessa região. A distribuição disjunta de alguns *taxa* entre a floresta Amazônica e a floresta Atlântica (Andrade-Lima 1953; Ducke 1953; Rizzini 1963; Bigarella *et al.* 1975; Andrade-Lima 1982; Oliveira 2000) e a ocorrência de parte desses *taxa* nos brejos (Andrade-Lima 1982) só podem ser explicadas a partir de um contínuo de floresta úmida (Bigarella & Andrade-Lima 1982), que teria sido invadida por uma flora xerófito (Bigarella & Andrade-Lima 1982; Bucher 1982; Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000).

Por outro lado, apesar das fortes evidências de ligações entre essas floras, apoiadas pela presença de aproximadamente 500 espécies de plantas comuns a ambas as regiões (Bigarella *et al.* 1975), as conexões preferenciais ainda são pouco conhecidas. O gênero *Myroxolon* (Bixaceae), por exemplo, ocorre desde o Norte da Argentina até o México, ocorrendo também no Acre, em Rio Branco e, de forma disjunta, no Nordeste Brasileiro (Bigarella *et al.* 1975). A ausência de registros desse gênero no Norte do

Brasil sugere uma ligação com o Nordeste através do Brasil Central (Bigarella *et al.* 1975). Essa ligação também foi defendida por Willis (1992), ao estudar a origem das aves do leste brasileiro. Defendendo uma outra conexão, Ab'Sáber (1982) mencionou a possibilidade de uma ligação setentrional, via costa do Ceará, Rio Grande do Norte e Maranhão. Andrade Lima (1982) também admitiu a existência dessa conexão setentrional, a qual Bigarella *et al.* (1975) denominaram Ponte Nordeste. Para Andrade-Lima (1966) e Ab'Sáber (1982), é provável que todas essas conexões tenham contribuído de forma efetiva para a constituição do atual padrão de distribuição de espécies de forma disjunta entre a Amazônia e a floresta Atlântica.

4.2. Seqüência de eventos históricos

Os resultados encontrados neste estudo indicaram quatro eventos de divergência do contínuo estabelecido durante a última fase de expansão da floresta úmida. Os três primeiros são importantes do ponto de vista histórico e o último importante do ponto de vista da conservação da biodiversidade. O primeiro evento de divergência separou o grupo constituído pela Amazônia e floresta Atlântica costeira (AM + FAC) do conjunto que compõe os brejos nordestinos (BAA, BAS e BS), sendo responsável pela divisão do Centro de Endemismo Pernambuco em dois setores. Essa divergência na base do cladograma também foi encontrada por Ron (2000), ao analisar a distribuição de anuros em quatorze localidades distribuídas entre a América Central, a região do Chocó, a Bacia Amazônica e a floresta Atlântica brasileira. Ron (2000) ainda mencionou a existência de forte congruência entre os seus dados e àqueles encontrados por outros pesquisadores, que analisaram a distribuição de lagartos, aves e primatas no Brasil.

O segundo e terceiro eventos de divergência separou os brejos do agreste que se localizam nos limites geográficos da floresta estacional semidecidual (BAA) do grupo

composto pelos brejos do agreste que se localizam nos limites geográficos da savana estépica (BAS) e brejos que se localizam nos limites geográficos do sertão (BS). De acordo com o padrão encontrado neste estudo, o limite entre o brejo de Pesqueira e o Brejo da Madre de Deus teria sido o primeiro setor a ser separado durante a invasão da flora xerófita em períodos mais frios e secos (v. Bucher 1982; Pennington *et al.* 2000). Apesar de relativamente próximos, os brejos de Pesqueira da Madre de Deus compartilharam apenas cinco espécies (2,1 %) restritas aos seus domínios. A maioria das espécies que ocorreram nesses dois brejos também foram encontradas nos demais, não sendo, portanto, uma consequência da proximidade. Esse padrão pode estar associado ao longo tempo decorrido desde a separação ou à influência de diferentes linhas de conexão com a flora do resto do país, como defendido por Andrade-Lima (1982). Para Andrade-Lima (1982), as plantas do sudeste do Brasil são encontradas principalmente nos brejos mais interiorizados, enquanto que a flora da Amazônia está representada principalmente pelas montanhas úmidas mais próximas à floresta Atlântica costeira.

No quarto evento de divergência, as localidades com relações históricas um pouco mais recentes (i.e., localidades mais derivadas) iniciaram o processo de separação. Entre estes grupos de localidades as barreiras responsáveis pela separação teriam se estabelecido mais tarde, apenas quando o processo de fragmentação (i.e., retração da floresta úmida) já estava bem adiantado. Por outro lado, ocorreram algumas incongruências no clado que suporta alguns clados, gerando algumas dúvidas quanto aos detalhes do processo de separação. Não é possível, por exemplo, afirmar quais brejos se separaram primeiro entre Jataúba, Pesqueira e Triunfo ou qual a relação de cada um com os brejos de Buíque e Floresta. Essas incongruências podem ter ocorrido por dois motivos principais: as localidades se separaram em períodos similares (Rosen

1988b) ou os dados coletados não foram suficientes (Prance 1982) a ponto de esclarecer este detalhe.

Foi durante o quarto evento de divergência, que ocorreram os processos de separação das localidades com relações históricas mais próximas, dando origem à conformação espacial da vegetação atual. De acordo com o padrão encontrado neste estudo, os brejos de Buíque e Floresta se separaram, assim como também o fizeram os brejos de Bezerros e da Madre de Deus. Com base nessa proximidade histórica é possível predizer que esses pares de localidades apresentam semelhanças quanto a aspectos de composição, estrutura e funcionamento das comunidades. Além disso, o pouco tempo desde a separação pode fazer com que haja muitas espécies comuns, que não ocorrem em outras localidades (Bigarella *et al.* 1975). Isso tem várias implicações, inclusive do ponto de vista da conservação da biodiversidade. Por exemplo, propostas de conservação que considerem a possibilidade de criação de corredores (Beier & Noss 1998; Hess & Fischer 2001), devem ter como prioridade conectar os pares de localidades historicamente mais próximos. Haveria, assim, maiores possibilidades de interações entre seus representantes biológicos e, conseqüentemente, maior exequibilidade dos processos ecológicos.

4.3. Padrão vs. processos

Que processos explicariam o padrão de distribuição que divide o Centro de Endemismo Pernambuco em diferentes setores? É possível que os fatores climáticos tenham sido os principais responsáveis pelo padrão de distribuição nesse centro de endemismo. De fato, existe no Nordeste um padrão climático numa diagonal NE-SW que provavelmente definiu uma barreira ecológica capaz de separar os brejos de Pesqueira e da Madre de Deus. Nesse setor do Nordeste, localizado numa faixa com

ponto inicial a aproximadamente 180 km da costa Norte de Pernambuco e ponto final a aproximadamente 320 km da costa Centro-Norte de Alagoas, ocorre uma menor precipitação e maior número de meses sem chuva (IBGE 1985). Lyra (1984) comparou duas áreas nessas imediações, uma no Brejo da Madre de Deus e outra em Fazenda Nova, regiões com apenas 26 km de distância e diferentes apenas 137 m de altitude. Ela encontrou uma variação de 80 % na pluviosidade e maiores temperaturas, amplitude térmica e amplitude hídrica na região de caatinga, o que caracteriza uma barreira climática para espécies de plantas higrófilas. Então, a exemplo do que é usualmente defendido para os refúgios amazônicos, as barreiras climáticas teriam sido responsáveis pelo processo de isolamento dos brejos nordestinos.

Na realidade, a ocorrência disjunta de várias espécies vem permitindo reconstruções históricas a partir da distribuição espacial da biota brasileira. Vários pesquisadores realizaram análises da distribuição disjunta de diferentes *taxa* no Brasil (Silva & Oren 1966; Haffer 1969; Vanzolini 1970; Prance 1973, 1982; Avila-Pires 1974) concentrando-se no modelo dos refúgios amazônicos proposto por Haffer (1969). Apesar da concentração de esforços nessa região do Brasil (Andrade-Lima 1982), o efeito das flutuações climáticas do Quaternário atingiu tanto a região amazônica quanto a nordestina. Então, as idéias sobre os processos responsáveis pelos padrões encontrados naquela região, assim como críticas que lhes foram lançadas, também podem ser analisadas sob a perspectiva do padrão encontrado no Nordeste.

Por exemplo, o surgimento de novas espécies em áreas que se separaram é uma das suposições da PAE (Brown & Lomolino 1998), mas Gentry (1982) defende que talvez não tenha havido tempo suficiente para especiações desde o último evento de máxima glaciação. Além disso, Endler (1982) afirmou que o processo de especiação pode ter ocorrido *in situ*, ao longo de gradientes ambientais, enquanto Turner (1982)

negou a necessidade de isolamento no processo de especiação (i.e., especiação parapátrica). Outros pesquisadores, inclusive, defendem as teorias insular e fluvial ao invés da teoria dos refúgios, afirmando que o Quaternário não foi um período de grandes eventos de especiação. Para eles, o processo acelerado de especiação ocorreu no Terciário ou, no máximo, no início do Quaternário, antes das principais flutuações Pleistocênicas (v. Haffer 1982). Mais forte ainda é a crítica de Colinvaux (1997), defendendo que dados palinológicos “mostram inequivocamente que as terras baixas da Amazônia foram florestadas na época da glaciação assim como são hoje.”

Com base em todas estas afirmações, o efeito das flutuações climáticas do Quaternário sobre o padrão encontrado neste estudo poderia ser fortemente colocado em questão. Porém, trazendo evidências contrárias, dados geocientíficos (Ab’Sáber 1982; Absy 1982; Van der Hammen 1982; Behling *et al.* 2000) e biogeográficos (Vanzolini 1970; Prance 1973, 1982; Brown 1982; Heyer & Maxson 1982; Prado & Gibbs 1993) vêm dando suporte ao modelo dos refúgios proposto por Haffer (1969). Além disso, Richardson *et al.* (2001) realizaram uma investigação filogenética no gênero *Inga* (Leguminosae-Mimosoideae), contradizendo o problema do curto espaço de tempo mencionado por Gentry (1982). Eles concluíram que “uma proporção substancial da diversidade de espécie na Amazônia pode ter surgido recentemente... em função da fase final da orogenia dos Andes, da ligação do Istmo do Panamá e das flutuações climáticas do Quaternário.” Ainda, se existem dúvidas quanto à existência dos refúgios na Amazônia do passado (Colinvaux 1997), a presença de refúgios atuais (Andrade-Lima 1982) no Nordeste pode ser um ponto de partida para novos esclarecimentos.

4.4. Implicações para a conservação do Centro de Endemismo Pernambuco

Propostas para conservação da biodiversidade do Centro de Endemismo Pernambuco devem considerar o padrão geral aqui encontrado. Não seria interessante conectar localidades apenas por estarem próximas geograficamente, se estas não constituíssem grupos com relações históricas mais recentes. Apesar de espacialmente próximas, essas localidades poderiam apresentar tendências evolutivas distintas, não representando a evolução filogenética da biota. No nível de populações, por exemplo, vários pesquisadores encontraram respostas relacionadas com fatores históricos. Fjeldsa & Rahbek (1997) verificaram que a baixa variabilidade genética em aves neotropicais não estava relacionada ao tamanho da população, mas sim a um fator histórico. Fleishman *et al.* (2001) analisaram quatro populações de tamanhos diferentes e também não encontraram maior variabilidade genética nas populações maiores, admitindo a possibilidade da influência dos fatores históricos. Diante dessas evidências, Bininda-Emonds *et al.* (2000) passaram a defender os fatores filogenéticos no processo de seleção de áreas para conservação. Segundo estes autores, o aumento da diversidade filogenética está relacionada com fatores históricos e reflete o aumento da biodiversidade na forma de diferentes genes, caracteres ou características. Santos & Tabarelli (2003) também consideraram a importância do *pool* genético ao defender, não só a necessidade da heterogeneidade das variáveis nas unidades de conservação mas, principalmente, a proporcionalidade dessas variáveis em relação a região a qual a unidade de conservação estava sendo proposta. Para eles, esse tipo de abordagem é fundamental para planos de conservação sistemática (*sensu* Margules & Pressey 2000). Dentro deste contexto, as flutuações climáticas do Quaternário, de fato, parecem ter sido o principal entre os três grandes eventos geológicos e climáticos que influenciaram o histórico de distribuição da flora na América Latina. Além disso, como defendido por

Vasconcelos Sobrinho (1971), Bigarella *et al.* (1975) e Bigarella & Andrade-Lima (1982), fica clara a importância dos paleoeventos geomorfológicos e climáticos associados aos fatores ecológicos (Vanzolini 1970; Bigarella *et al.* 1975; Vanzolini 1986; Schoener 1988; Ron 2000), moldando a distribuição da flora no Brasil. Por outro lado, o conhecimento do histórico da evolução da flora do Nordeste é importante, sobretudo, para aquisição de informações sobre as tendências evolutivas que vêm regendo a atual composição das comunidades. Além de responder a questões científicas de cunho histórico e evolutivo, essas informações são interessantes, principalmente, se aplicadas à conservação da biodiversidade. É importante, então, um esforço maior no sentido de reconstruir o histórico evolutivo do Nordeste. Para isso, são necessários estudos com base em outros grupos taxonômicos (Rosen 1988a), capazes de integrar um corpo de conhecimentos biogeográficos consistente para o Brasil. A congruência de padrões de distribuição obtidos a partir de diferentes grupos taxonômicos fortalecerá o padrão aqui encontrado. Só a partir de um conjunto maior de informações será possível um consenso geral sobre a distribuição da biota nessa região e uma maior eficiência para a conservação da biodiversidade do Centro de Endemismo Pernambuco.

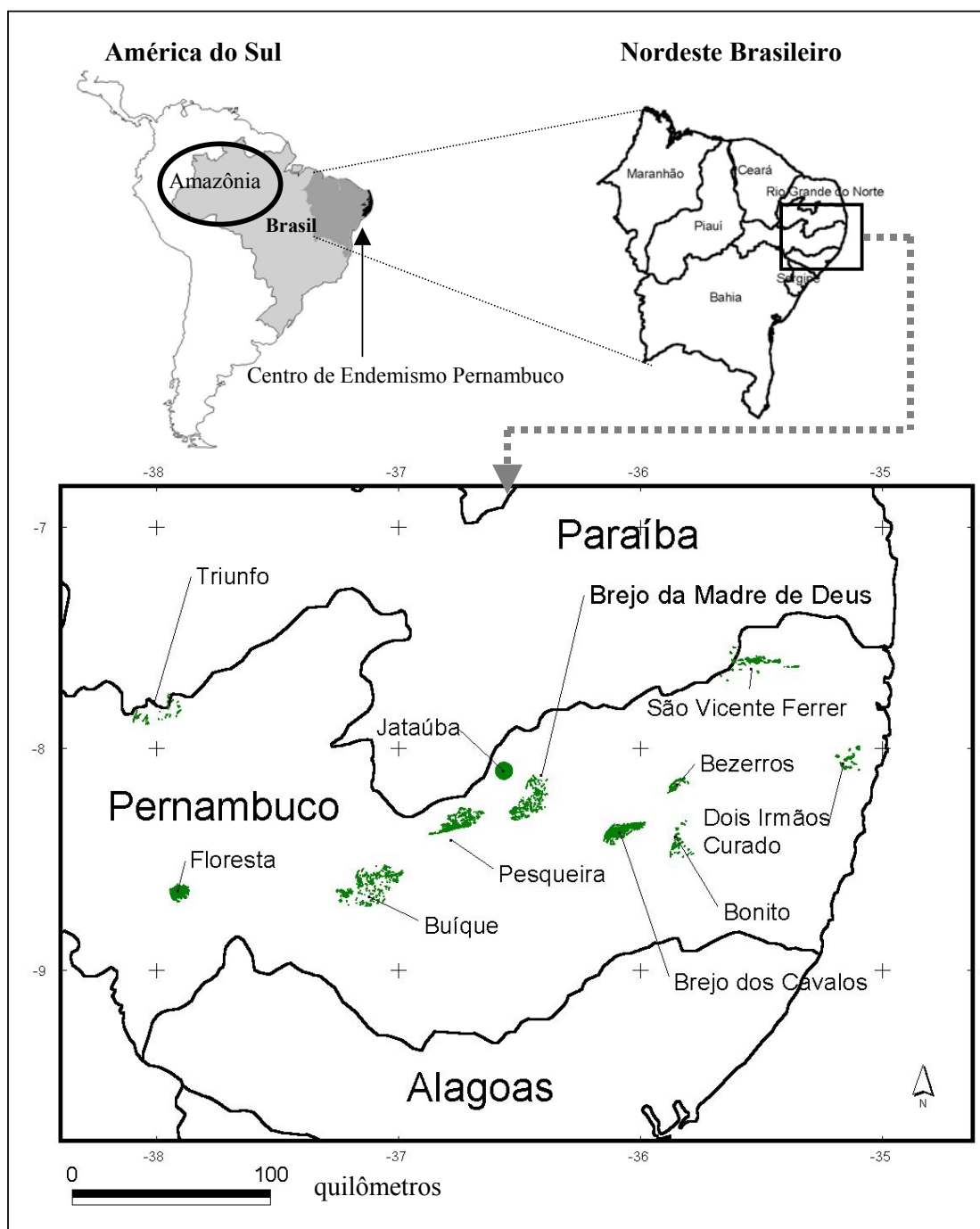


Figura 1 – Mapa da região onde foi realizada a Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) sobre 236 espécies de plantas lenhosas distribuídas em doze localidades mais a região amazônica. Para manter a escala reduzida, a região amazônica não aparece no mapa detalhado.

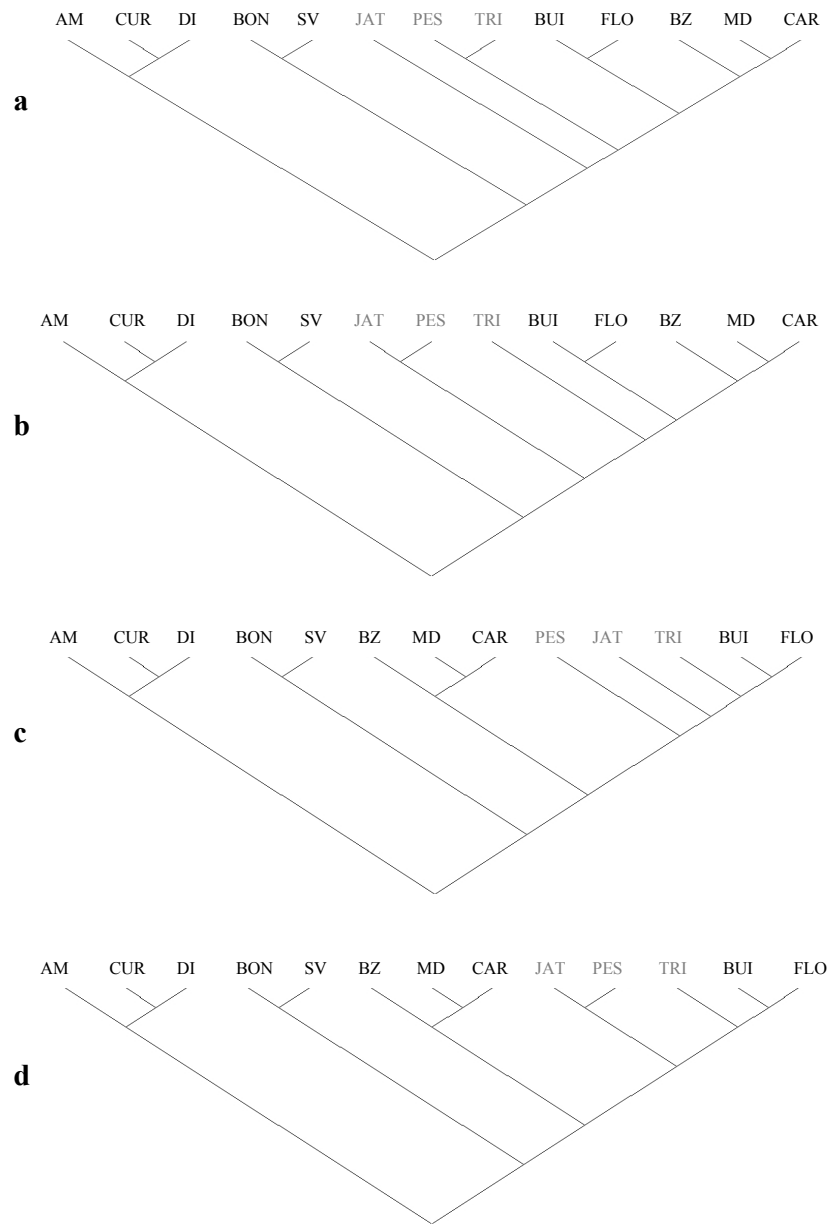


Figura 2 – Quatro cladogramas mais parcimoniosos (comprimento = 543; CI = 43; RI = 38) obtidos a partir de 236 espécies distribuídas em doze localidades do Nordeste mais a região amazônica. Em cinza, grupo de localidades responsáveis pelas incongruências. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.

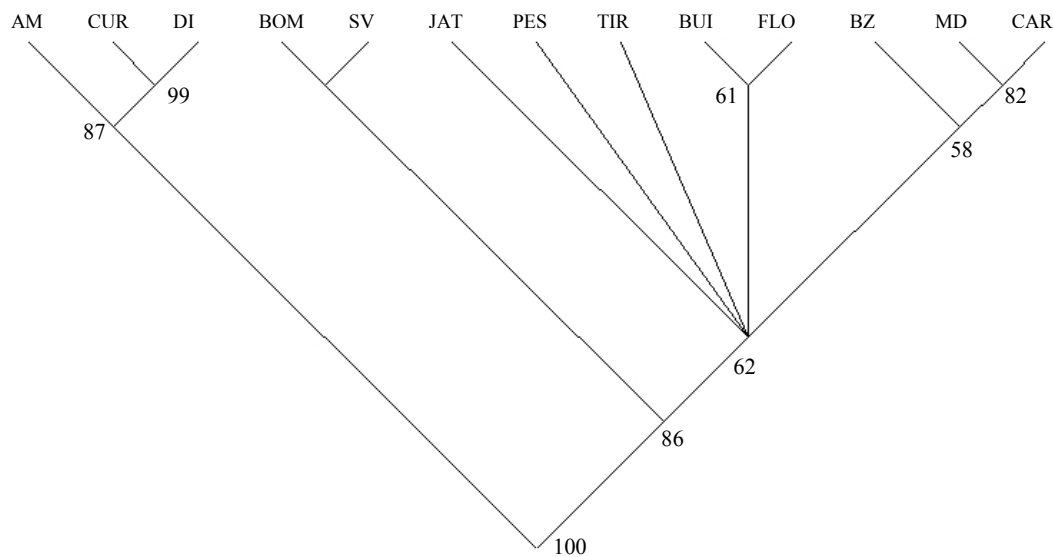


Figura 3 - Cladograma de consenso criado a partir dos quatro cladogramas mais parcimoniosos encontrados para 236 espécies de plantas lenhosas distribuídas em doze localidades do Nordeste mais a região amazônica. Este cladograma foi gerado a partir da opção *nelsen (collaps + consensus)* do software WinClada ver 1.00.08 (Nixon). Os valores dos nodos correspondem a replicações *bootstrap* (2000 replicações). AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BOM – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.

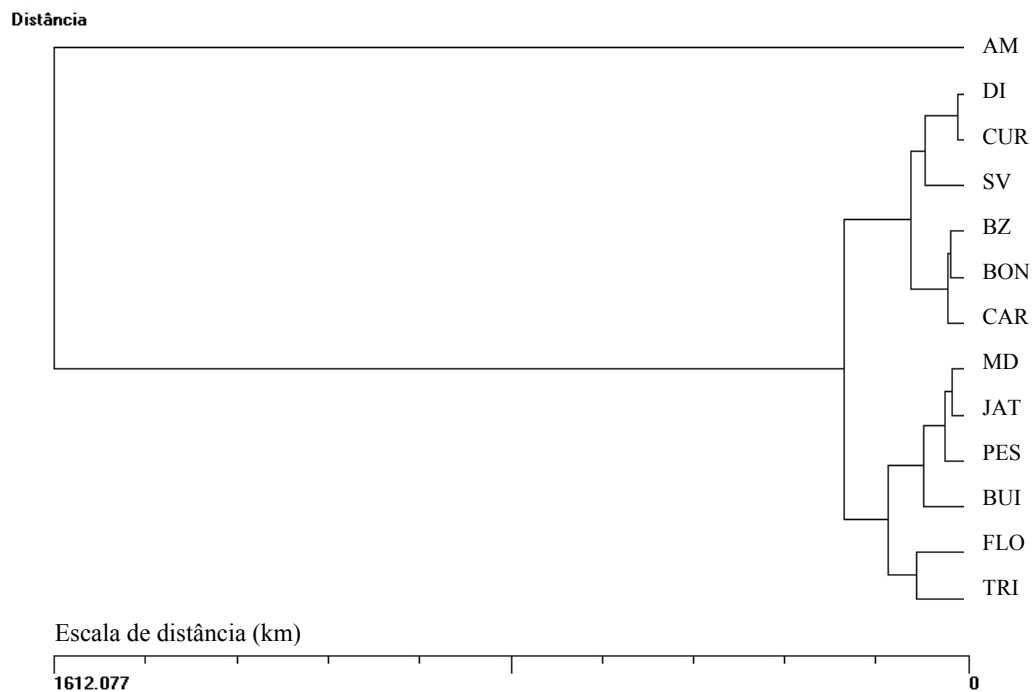


Figura 4 – Dendrograma de distância euclidiana gerado a partir da opção *Weighted Arithmetic Average* (WPGMA). A distância entre as localidades não explicou a similaridade de suas floras (Mantel: $r = -0.395$; $t = -2.741$; $P = 0.999$; 4000 replicações), de forma que regiões mais afastadas entre si podem apresentar maiores similaridades do que regiões mais próximas. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.

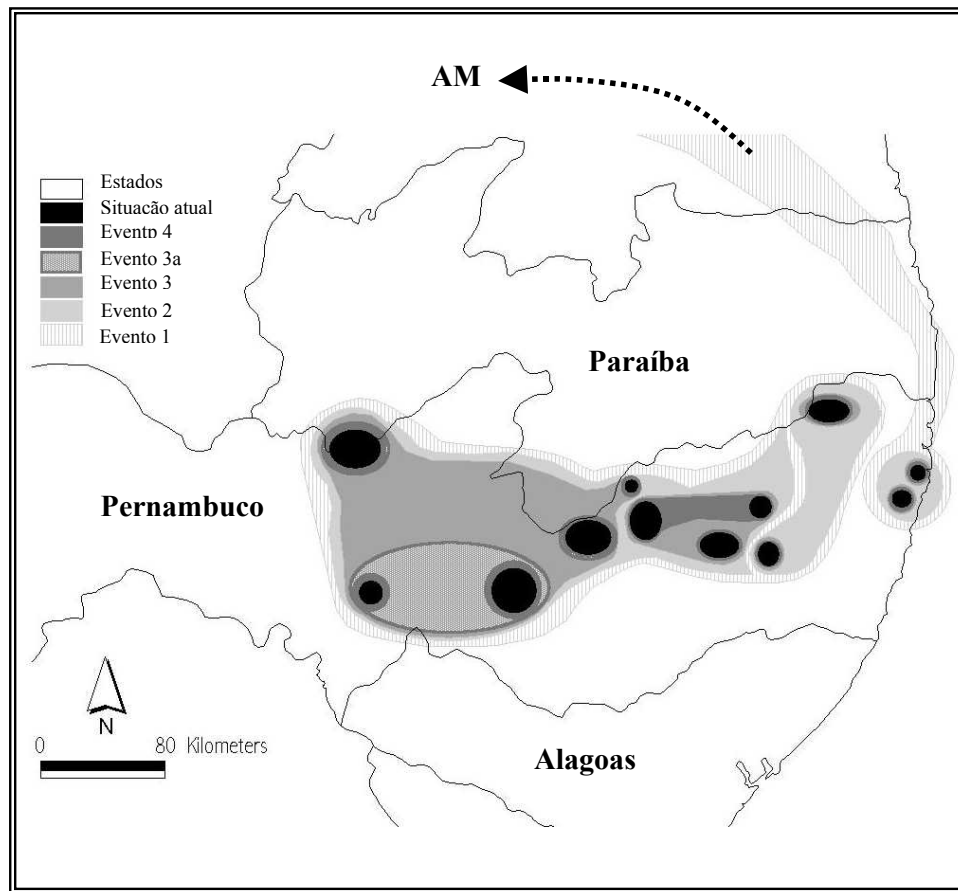


Figura 5 – Sequência de eventos que definiu o padrão de distribuição das espécies de plantas no Centro de Endemismo Pernambuco.

Tabela 1 – Matriz de distância (km) entre os pares de localidades (mais a região amazônica) sobre as quais foi analisada a distribuição de 236 espécies de plantas lenhosas. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.

Local	AM	DI	CUR	SV	BZ	BON	CAR	MD	JAT	PES	BUI	FLO	TRI
AM	0												
DI	1760,1	0											
CUR	1755,4	16,04	0										
SV	1686,7	74,61	74,47	0									
BZ	1684,4	94,6	82,34	69,11	0								
BON	1699,9	101,68	86,85	94,72	28,91	0							
CAR	1666,3	130,88	117,29	104,81	38,6	35,06	0						
MD	1622,1	168,23	156,2	125,4	73,86	79,42	44,61	0					
JAT	1601,4	177,31	166,93	124,53	86,17	98,44	65,59	25,93	0				
PES	1593,8	206,07	193,81	161,69	111,55	113,97	79,06	37,95	41,45	0			
BUI	1566,6	260,42	247,25	219,49	166,05	163,11	130,06	94,62	98,03	57,9	0		
FLO	1487,9	350,33	337,77	302,99	255,75	254,89	221,2	182,3	178,46	144,36	92,16	0	
TRI	1436,5	352,03	342,39	290,85	261,86	270,62	235,67	191,22	175,76	158,8	132,82	88,28	0

Tabela 2 – Matriz de similaridade (Jaccard) entre os pares de localidades (mais a região amazônica) sobre as quais foi analisada a distribuição de 236 espécies de plantas lenhosas. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.

local	AM	DI	CUR	SV	BZ	BON	CAR	MD	JAT	PES	BUI	FLO	TRI
AM	1												
DI	0,203	1											
CUR	0,159	0,462	1										
SV	0,079	0,194	0,148	1									
BZ	0,013	0,008	0	0,137	1								
BON	0,014	0,16	0,133	0,256	0,174	1							
CAR	0,074	0,208	0,139	0,201	0,23	0,221	1						
MD	0,061	0,081	0,051	0,147	0,31	0,178	0,324	1					
JAT	0,051	0,051	0,025	0,071	0,128	0,092	0,125	0,13	1				
PES	0,065	0,108	0,041	0,134	0,174	0,12	0,236	0,209	0,268	1			
BUI	0,069	0,098	0,037	0,061	0,202	0,096	0,195	0,297	0,174	0,198	1		
FLO	0,011	0,024	0,019	0,026	0,211	0,068	0,2	0,197	0,244	0,182	0,293	1	
TRI	0,04	0,053	0,021	0,071	0,195	0,088	0,199	0,183	0,229	0,247	0,182	0,256	1

5. Referências bibliográficas

- Ab'Sáber, A.N. (1977) Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. *Geomorfologia*. **52**, 1-23.
- Ab' Sáber, A.N. (1982) The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 41-59. Columbia University Press, New York.
- Absy, M.L. (1982) Quaternary palynological studies in the Amazon Basin. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 67-73. Columbia University Press, New York.
- Andrade-Lima, D. (1953) Notas sobre a dispersão de algumas espécies vegetais no Brasil. *Anais da Sociedade de Biologia de Pernambuco*. **11**, 25-49.
- Andrade-Lima, D. (1964) Contribuição à dinâmica da flora do Brasil. *Arquivo do Instituto Ciência da Terra*. **2**, 15-20.
- Andrade-Lima, D. (1966) Esboço fitoecológico de alguns “brejos” de Pernambuco. *Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco*. **8**, 3-9.
- Andrade-Lima, D. (1970). Recursos vegetais de Pernambuco. *Boletim técnico do Instituto de Pesquisas Agronômicas*. **41**, 1-32.

Andrade-Lima, D. (1982) Present day forest refuges in Northeastern Brazil. *Biological diversification in the Tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 245-254. Columbia University Press, New York.

Andrade, G.O. & Lins, R.C. (1986) Introdução ao estudo dos “brejos” de Pernambuco. *Estudos Nordestinos de Meio Ambiente. I Encontro nacional de estudos do meio ambiente* Org. por L. Jatobá), pp. 271-294. Massangana, Recife.

Avila-Pires, F.D. (1974) Caracterização zoogeográfica da Província Amazônica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **46**, 133-181.

Behling, H.; Arz, H.W.; Patzold, J. & Wefer, G. (2000) Late quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*. **19**, 981-994.

Beier, P. & Noss, R.F. (1998) Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*. **12**, 1241-1252.

Bigarella, J.J. & Andrade-Lima, D. (1982) Paleoenvironmental changes in Brazil. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 27-40. Columbia University Press, New York.

Bigarella, J.J.; Andrade-Lima, D. & Riehs, P.J. (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*. **47**, 411-464.

- Bigarella, J.J.; Becker, R.D. & Passos, E. (1994) *Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais. Fundamentos geológico-geográficos, alteração química e física das rochas. Relevo cárstico e dómico*. Editora da UFSC, Florianópolis.
- Bininda-Emonds, O.R.P.; Vázquez, D.P. & Manne, L.L. (2000) The calculus of biodiversity: integrating phylogeny and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**, 92-94.
- Brown Jr, K.S. (1982) Paleoecology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 255-308. Columbia University Press, New York.
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998) *Biogeography*. 2^a ed., p. 691. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Brundin, L.Z. (1988) Phylogenetic biogeography. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por Myers, A.A. e Giller, P.S.), pp. 343-369. Chapman & Hall, London.
- Bucher, E.H. 1982. Chaco and caatinga – South American arid savannas, woodlands and thickets. *Ecology of tropical savannas* (ed. por Huntley, B. J. e Walther, B.H.), pp. 48-79. Springer-Verlag, New York.

Cavalcanti, D. R. (2001) *Distribuição altitudinal de espécies florestais amazônico-nordestinas no Centro de Endemismo Pernambuco*. Monografia. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

Cole, M.M. (1986). *The savannas. Biogeography and geobotany*. Academic Press, London.

Colinvaux, P.A. (1997) An arid Amazon? *Trends in Ecology and Evolution*. **12**, 318-319.

Cracraft, J. (1991) Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany*. **4**, 211-227.

Ducke, A. (1953) As leguminosas de Pernambuco e Paraíba. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. **51**, 417-461.

Endler, J.A. (1982) Pleistocene forest refuges: fact of fancy? *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 641-657. Columbia University Press, New York.

Farris, J.S. (1989) Henning86: version 1.5. New York.

Finden, C.R. & Gordon, A.D. (1985) Obtaining common pruned trees. *Journal Classif.* **2**, 255-276.

- Fjeldsa, J. & Rahbek, C. (1997) Species richness and endemism in South American Birds: implication for the design of networks of nature reserves. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. (ed. por W.F. Laurance, e Bierregaard Jr., R.O.), pp. 466-482. Chicago & London.
- Fleishman, E.; Launer, A.E.; Switky, K.R.; Yandell, U.; Heywood, J. & Murphy, D.D. (2001) Rules and exceptions in conservation genetics: genetic assessment of the endangered plant *Cordylanthus palmatus* and its implications for management planning. *Biological Conservation*. **98**, 45-53.
- Gentry, A.H. (1982) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **69**, 557-593.
- Goloboff, P.A. (1996) Methods for faster parsimony analysis. *Cladistics*. **12**, 199-220.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*. **165**, 131-37.
- Haffer, J. (1982) General aspects of the refuge theory. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 6-26. Columbia University Press, New York.
- Hess, G.R. & Fischer, R.A. (2001) Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and Urban Planning*. **55**, 195-208.

Heyer, W.R. & Maxon, L.R. (1982) Distributions, relationships, and zoogeography of lowland frogs: the *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 375-388. Columbia University Press, New York.

Humphries, C.J.; Ladiges, P.Y.; Roos, M. & Zandee, M. (1988) Cladistic biogeography. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por Myers, A.A. e Giller, P.S.), pp. 371-404. Chapman & Hall, London.

IBGE (1985) *Atlas nacional do Brasil: região Nordeste*. IBGE, Rio de Janeiro.

Lyra, A.L.R.T. (1984) *Efeito do relevo na vegetação de duas áreas do município do Brejo da Madre de Deus (PE). I – condições climáticas*. Anais do XXXIV Congresso Nacional de Botânica. Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*. **405**, 243-253.

Myers, A.A. & Giller, P.S. (1988) Process, patterns and scale in biogeography. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por A.A. Myers e P.S. Giller), pp. 3-20. Chapman & Hall, London.

Nixon, K.C. (1999) The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistic*. **15**, 407-414.

Oliveira, P.E. (2000) *Esfriamento glacial e expansão de florestas úmidas e frias no último máximo glacial da Amazônia*. Anais do 51º Congresso Nacional de Botânica, Brasília.

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

Popper, K.R. (1959) *The logic of scientific discovery*. Pp. 567. Hutchinson, London.

Popper, K.R. (1975) *Conhecimento objetivo*. Pp. 394. *Uma abordagem evolucionária*. Itatiaia, Belo Horizonte.

Prado, D.E. & Gibbs, P.E. (1993) Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **80**, 902-927.

Prance, G.T. (1973) Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in *Caryocaraceae*, *Chrysobalanaceae*, *Dichapetalaceae* and *Lecythidaceae*. *Acta Amazônica*. **3**, 5-28.

Prance, G.T. (1979) The taxonomy and phytogeography of the *Chrysobalanaceae* of the Atlantic coastal forests of Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. **2**, 19-39.

- Prance, G.T. (1982) Forest refuges: evidences from woody angiosperms. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 137-158. Columbia University Press, New York.
- Richardson, J.E.; Pennington, R.T.; Pennington, T.D. & Hollingsworth, P.M. (2001) Rapid diversification of a species-rich genus of Neotropical rain forest trees. *Science*. **293**, 2242-2245.
- Rizzini, C.T. (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico- sociológica) do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*. **25**, 1-64.
- Rizzini, C.T. (1997) *Tratado de Fitogeografia de Brasil: Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. 2ª ed., p. 747. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro.
- Ron, S.R. (2000) Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distribution of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society*. **71**, 379-402.
- Rosen, B.R. (1988)a From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por A.A. Myers e P.S. Giller), pp. 437-481. Chapman & Hall, London.

- Rosen, B.R. (1988)b. Biogeographic patterns: a perceptual overview. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por A.A. Myers & P.S. Giller), pp. 23-55. Chapman & Hall, London.
- Santos, A.M.M & Tabarelli, M. 2003. Variáveis múltiplas e desenho de unidades de conservação: uma prática urgente para a Caatinga. *Ecologia e Conservação da Caatinga* (ed. por I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva), pp. 735-776. Editora Universitária UFPE, Recife.
- Schoener, T.W. (1988) Ecological interactions. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por A.A. Myers & P.S. Giller), pp. 255-297. Chapman & Hall, London.
- Silva, J.M.C. & Oren, D.C. (1997) Geographic variation and conservation of the Moustached Woodcreeper (*Xiphocolaptes falcirostris*), an endemic and threatened species of northeastern Brazil. *Bird Conservation International*. 7, 263-274.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1996) *Biometry*, p. 887. Freeman & Company, New York.
- Turner, J.R.G. (1982) How do refuges produce biological diversity? Allopatry and parapatry, extinction and gene flow in mimetic butterflies. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 309-335. Columbia University Press, New York.

- Van der Hammen, T. (1982) Paleocology of Tropical South America. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 60-66. Columbia University Press, New York.
- Vanzolini, P.E. (1970) *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, São Paulo.
- Vanzolini, P.E. (1986) Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul Tropical. Palestra proferida na Associação Brasileira de Estudos do Quaternário, Jornada de Comemoração ao Centenário da Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo. Museu de Zoologia, USP.
- Vasconcelos Sobrinho, J. (1971) *As regiões naturais do Nordeste, o meio e a civilização*, p. 441. Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco, Recife.
- Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L. & Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*, p. 123. IBGE, Rio de Janeiro.
- Waterman, M.S & Smith, T.F. (1978) On the similarity of dendrograms. *Journals of Theoretical Biology*. **73**, 789-800.
- Webb, K.E. (1979) *A face cambiante do nordeste do Brasil*, 310. APEC, Banco do Nordeste do Brasil, Rio de Janeiro.

Willis, E.O. (1992) Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornintologia neotropical*. **3**, 1-15.

5. Conclusões gerais

- As espécies de plantas lenhosas não estão distribuídas de forma aleatória entre a Amazônia e os diferentes setores do Centro de Endemismo Pernambuco. O padrão de dispersão dessas espécies não é explicado pela distância entre as localidades, o que sugere uma resposta associada às flutuações climáticas do Quaternário;
- O padrão de distribuição das espécies de plantas lenhosas define dois setores no Centro de Endemismo Pernambuco. O primeiro é representado pelas florestas de terras baixas, que manteve ligações mais duradouras com a floresta Amazônica, enquanto o segundo é representado pelas florestas montanas. Estes dois setores divergiram no início do processo de retração da floresta úmida, seguindo históricos ecológicos e evolutivos distintos;
- Planos de conservação sistemáticos para o Nordeste devem considerar as relações históricas entre os diversos setores do Centro de Endemismo Pernambuco, mantendo as relações evolutivas da biota. Esse procedimento aumenta as chances dos processos ecológicos e, conseqüentemente, o sucesso das unidades de conservação.

6. RESUMO

No Brasil, a evolução geomorfológica imposta pelas flutuações climáticas do Quaternário explica parte da atual distribuição da biota. Então, foi realizada uma Análise de Parcimônia de Endemismo (PAE) para analisar o padrão de distribuição da flora do Centro de Endemismo Pernambuco a partir de uma abordagem histórica. Três cladogramas mais parcimoniosos foram encontrados. A árvore de consenso para estes cladogramas, gerada pelo método Nelsen, sugeriu uma separação basal cladisticamente bem suportada entre a floresta Amazônica e a floresta Atlântica costeira, dividindo o Centro de Endemismo Pernambuco em duas sub-regiões, a floresta Atlântica de terras baixas e floresta Atlântica montana. Entre os brejos, a separação ocorreu nos limites dos brejos de Pesqueira e Brejo da Madre de Deus. Estes resultados sugerem que o surgimento de barreiras climáticas e ecológicas durante as expansões e retrações da floresta úmida teria influenciado de forma significativa a distribuição das plantas lenhosas no Nordeste brasileiro. Então, são apresentadas razões pelas quais planos de conservação envolvendo conexões por corredores devem considerar os mais recentes relacionamentos históricos entre as localidades. Além disso, como no Nordeste não existem modelos sobre os quais sejam possíveis testes de congruência entre os cladogramas gerados neste estudo, o modelo aqui encontrado é proposto como ponto de partida para novas investigações biogeográficas envolvendo outros grupos taxonômicos.

7. ABSTRACT

In Brazil the geomorphologic evolution imposed by the Quaternary climatic fluctuation account for part of the actual biota distribution. Here we used parsimony analysis of endemism (PAE) to analyze, from a historical approach, the distribution pattern of the flora at the Centro de Endemismo Pernambuco. Three most parsimonious cladograms were found. The Nelsen consensus tree of these cladograms suggests a well-supported basal separation between Amazon forest and coastal Atlantic forest, parting the Centro de Endemismo Pernambuco into two sub-regions, the lowland Atlantic forest and montane Atlantic forest. Among the brejos the separation occurred at Pesqueira and Brejo da Madre de Deus boundary. These results suggest that ecological barriers arisen at time of expansion and retraction of the moist forest significantly influenced the Brazilian Northeast woody plants distribution. Then, I argue that conservation plannings involving connections by corridors must to consider the most recent between-locality history relationships. In addition, as in Northeast Brazil did not exist any model in which we could test cladogram congruencies found in this study, I propose this one to be the start point for new biogeographic investigations involving other taxonomic groups.

8. ANEXOS

Anexo 1 - Normas de publicação da revista onde o manuscrito será submetido**Instructions for Authors**

Papers dealing with all aspects of spatial, ecological and historical biogeography are considered for publication in the *Journal of Biogeography*. This journal is a sister publication of *Global Ecology and Biogeography: a Journal of Macroecology* (edited by Robert J. Whittaker) and *Diversity and Distributions* (edited by Dave Richardson). The editors reserve the right to decide to transfer material between the journals where this is deemed most suitable. Accepted papers become the copyright of the journal.

Manuscripts

Three copies of the manuscript, each accompanied by prints of all illustrations, should be sent to:

The Editor

[Professor Emeritus] Philip Stott
c/o Stuart Curry
Journal of Biogeography
Blackwell Science Ltd
25 John Street
London, WC1N 2BS
UK

Fax: +44 (0) 207 831 6745

e-mail: rachel.newton@blacksci.co.uk

Production Editor

or (for Australasian contributors, if they so wish) to the Associate Editor, Professor Peter Holland.

Poorly presented manuscripts that do not conform to the following instructions will be returned without consideration for publication. Manuscripts should preferably be laser printed on one side of the paper, double spaced, with ample margins, and bear the title of the contribution, name(s) of the author(s) and complete address of the place where the work was carried out. The full postal and e-mail address and of the author who will receive correspondence and check the proofs should also be included, as well as the present address of any author if different from the place where the work was carried out.

A short Biosketch (30-100 words; 150 for three authors or more) describing the research interests of the authors should be provided. A brief informative Abstract of up to 500 words, presented for Standard Papers as a series of factual statements under the headings Aim, Location, Methods, Results and Main Conclusions (as appropriate), should be provided after the title page, along with a list of up to 10 keywords. All pages should be numbered in the top right hand corner. A short running title should be provided.

Manuscripts are preferably written in English, but contributions in French, German or Spanish will be considered; such papers should include an additional Abstract of 300-600 words in English. Submissions by authors whose first languages are not English should be carefully checked by an English speaker *before* submission. There is a range

of three different headings and authors should indicate the level of each heading by labelling them (A), (B) or (C) for main, second and third level heading, respectively; or by formatting headings as bold-capital, bold-lowercase or italics-lowercase, respectively. The correct nomenclatural authorities for all the taxa *must* be given on their first appearance in the text, in the Abstract, in Tables and in the legends to Figures.

Abbreviations and units

SI units (m, km², kg, etc.) are preferred. Statistics and measurements should always be given in figures, i.e. 10 km, except where the number begins the sentence. When the number does *not* refer to a unit of measurement, it is spelt out (e.g. three samples), except where the number is greater than 100. Use: negative exponents (e.g. t year⁻¹, not t/year); L for litres; 24 hour clock format; and format dates as 31 March 1999. The word 'Figure' should be abbreviated in the text, e.g. Fig. 1, Figs 2 and 3.

Tables, figures and illustrations

All illustrations (including photographs) are classified as figures and should be numbered consecutively. Tables, their accompanying table legends, and figure legends should appear at the end of the manuscript. Do not embed tables or figures into the manuscript. The approximate position of tables and figures should be marked in pencil in the margin of the manuscript. Table column headings should be brief, with units of measurement in parentheses.

Always submit high-quality hardcopy figures. If there are originals, lightly mark them as such on the reverse; all figures should likewise be marked with their author name(s) and manuscript number, when known. Please ensure that artwork is prepared such that, after reduction, all lettering and symbols will be clear and easily read. If possible, please also send us digital versions of your figures. If these are photographs, please save them in bitmap format (bmp) at 300 d.p.i. If these are line artwork, please save them in encapsulated postscript format (eps). Colour figures should be saved in CYMK rather than RGB. Label multi-panel figures (a), (b), (c), etc., preferably in the upper left corner, and refer to them in the text as, for example, Fig. 1(a). Bar scales for maps and photographs are preferred to numerical scales and *must* be given on all such items.

Full artwork guidelines are given on our web site:

www.blackwell-science.com/electmed/authors.htm.

Authors are asked to keep original illustrations until the Editor asks for them. Good quality prints of photographs should be sent without lettering unless this can be done to a professional standard; any required lettering should be given on an accompanying photocopy. Each figure should have a legend which makes the material completely understandable.

The journal welcomes colour photographs. The charge for colour printing is £320 + VAT per page, or part thereof. Under exceptional circumstances, authors may request these charges to be waived. This must be done, in writing, at the time of submission of the manuscript, and authors must justify to the Editor that inclusion of the figure(s) in colour is essential for interpretation of the results presented. If authors wish to apply for funds to cover the costs of colour printing, the Editor will provide relevant support letters to funding bodies, indicating acceptance of the paper.

References

References should be made by giving the author's name with the year of publication in parentheses. When reference is made to a work by three or more authors the first name and *et al.*; should be used. If several papers by the same author and from the same year are cited a, b, c, etc., should be put after the year of publication. References should be listed in alphabetical order at the end of the paper in the following standard form:

Cox, C.B. & Moore, P.D. (1985) *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, 6th edn, p. 192. Blackwell Science Ltd, Oxford.

May, R. M. (1994) The effects of spatial scale on ecological questions and answers. *Large-scale ecology and conservation biology* (ed. by P. J. Edwards, R. M. May and N. R. Webb), pp. 1-17. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Watt, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*. **35**, 1-22.

Journal titles should be given in full.

Unpublished data, works in preparation and papers submitted but not yet accepted may be cited, giving the author's initials and surname, but should not be included in the reference list.

Appendices

Appendices may be provided for important primary data which needs to be included in the paper. If, however, this data is very extensive, it may have to be made available in an electronic form through the web site.

Proofs

Page proofs will be sent to the corresponding author and they should be returned to the Editor within 3 days. Major alterations to the text and illustrations are only accepted when absolutely necessary; the additional costs may be charged to the author.

Offprints

Fifty offprints of each paper are supplied free and sent to the corresponding author unless otherwise specified. Additional copies may be purchased and should be ordered when proofs are returned. Offprints are sent out about 3 weeks after publication.

Anexo 2 - Lista de presença/ausência das 236 espécies de plantas lenhosas distribuídas em doze localidades do Nordeste mais a região amazônica. AM – Amazônia, CUR – Curado, DI – Dois Irmãos, BON – Bonito, SV – São Vicente Férrer, BZ – Bezerros, MD – Brejo da Madre de Deus, CAR – Caruaru, JAT – Jataúba, PES – Pesqueira, TRI – Triunfo, BUI – Buíque, FLO – Floresta.

<i>Espécies</i>	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Acacia bahiensis</i> Benth.			1				1						
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.					1								1
<i>Acacia paniculata</i> Willd.								1	1				
<i>Acacia polyphylla</i> DC.			1						1		1		
<i>Acacia riparia</i> Kunth							1		1				
<i>Acacia tenuiflora</i> (L.) Willd.	1		1			1	1						
<i>Acalypha multicaulis</i> Mull. Arg.	1		1		1		1		1				
<i>Acalypha pruriens</i> Nees & Mart.	1					1	1						
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.			1	1								1	
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	1	1	1			1	1	1				1	1
<i>Allamanda blanchetii</i> DC.	1			1	1								1
<i>Anacardium occidentale</i> Linn.					1	1			1		1		
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Benth) Brenan			1	1				1					
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague & Sandwith		1								1			
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.		1	1			1			1		1		
<i>Andira nitida</i> Mart. ex Benth.										1	1		
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.		1								1	1	1	
<i>Aspidosperma discolor</i> A. DC.											1	1	
<i>Aspidosperma illustre</i> (Vell.)		1					1						
<i>Aspidosperma parvifolium</i> DC.							1	1	1				
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.				1	1		1						1
<i>Astronium urundeuva</i> (All.) Engl.	1		1			1	1		1				1

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.					1				1				
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.			1										1
<i>Bocoa mollis</i> (Benth.) Cowan				1		1							
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	1		1	1				1	1	1			
<i>Buchenavia capitata</i> (Vahl) Eichler	1		1	1	1			1	1		1	1	
<i>Byrsonima crispera</i> A. Juss.			1		1							1	
<i>Byrsonima gardneriana</i> Juss.				1				1			1		
<i>Byrsonima nitidifolia</i> Juss.	1		1										
<i>Byrsonima sericea</i> DC.			1	1		1				1	1	1	
<i>Byrsonima vacciniifolia</i> Juss.				1		1							
<i>Caesalpinia echinata</i> Lam.										1	1		1
<i>Caesalpinia ferrea</i> Mart. ex Tul.			1	1		1	1	1					1
<i>Caesalpinia pyramidalis</i> Tul.			1	1	1	1							
<i>Calliandra portoricensis</i> Benth								1					1
<i>Calyptanthus dardanoi</i> Mattos			1	1									
<i>Casearia javitensis</i> Humb. Bonp & Kunth.		1								1	1	1	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	1	1	1	1	1			1	1		1	1	1
<i>Cedrela fissilis</i> Vel.					1			1					
<i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntzer) K. Schum			1		1	1	1	1					1
<i>Chaetocarpus myrsinites</i> Baill.										1	1		
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench		1	1	1	1						1		
<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	1	1											
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.			1		1			1					
<i>Chrysophyllum rufum</i> Mart.	1												1
<i>Cinnamomum chana</i> Vatt.	1		1		1								
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	1										1	1	
<i>Clusia dardanoi</i> G. Mariz & Maguire					1							1	

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Clusia hilariana</i> Schlecth.	1		1										
<i>Clusia nemorosa</i> G. Mey.		1	1	1	1			1	1	1	1		
<i>Clusia paralicola</i> G. Mariz	1				1				1				
<i>Clusia pernambucensis</i> G. Mariz	1		1										
<i>Cnidoscolus loefgrenii</i> (Pax & K.Hoffm.)	1		1	1	1				1				1
<i>Cnidoscolus obtusifolius</i> Pohl	1			1	1	1							
<i>Cnidoscolus quercifolius</i> Pohl ex Baill.				1		1							
<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur		1		1	1						1		
<i>Copaifera langsdoffii</i> Desf.									1				1
<i>Corchorus hirtus</i> L.					1			1			1		
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Cham.				1		1							
<i>Cordia discolor</i> Cham.	1		1		1							1	
<i>Cordia multispicata</i> Cham.		1									1		
<i>Cordia nodosa</i> Lam.										1	1	1	
<i>Cordia polycephala</i> (Lam.) Johnst.	1		1									1	
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	1				1			1	1			1	
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.								1					1
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) Khum.	1		1	1	1	1	1	1	1				1
<i>Crotalaria vitellina</i> Ker Gawl.	1	1			1	1	1						
<i>Croton argyrophylloides</i> Muell. Arg.				1									1
<i>Croton campestris</i> St. Hil.					1				1				
<i>Croton conduplicatus</i> Kunth			1	1		1							
<i>Croton floribundus</i> Spreng.		1						1				1	
<i>Croton grewioides</i> Baill.			1	1									
<i>Croton lobatus</i> Lem.			1						1				
<i>Croton macrocalyx</i> Mart. ex Baill.	1			1		1							
<i>Croton moritibensis</i> Baill.			1	1	1	1							1

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Croton pedicellatus</i> Humb. Bonpl. & Kunth			1	1									
<i>Croton pulegioides</i> Baill.	1					1							
<i>Croton rhamnifolius</i> Kunth	1		1	1	1	1		1					1
<i>Croton sonderianus</i> Muell. Arg.			1		1								
<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke				1		1							
<i>Desmondium tortuosum</i> (Sw.) DC.								1				1	
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	1				1					1	1		
<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Decne. & Planch.	1									1	1		
<i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth.								1	1				
<i>Diploptropis purpurea</i> (Rich.) Amshoff	1				1							1	
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong					1			1			1		1
<i>Eriotheca crenulaticalyx</i> A. Robyns					1					1			
<i>Erythrina velutina</i> Willd.					1			1					1
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers.			1							1	1		
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (Saint-Hilaire) Jussieu ex Mart.	1							1					
<i>Euphorbia insulana</i> Vell.	1	1	1		1								
<i>Euphorbia tirucalli</i> L.			1		1								
<i>Faramea multiflora</i> A. Rich					1								1
<i>Ficus maxima</i> P. Miller	1				1								
<i>Gochnatia oligocephala</i> (Gardner) Cabrera		1		1	1	1							
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	1				1						1		1
<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.					1					1	1		
<i>Guettarda angelica</i> Mart.			1										1
<i>Gustavia augusta</i>										1	1		
<i>Helicostylis tomentosa</i>										1	1		
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	1		1		1	1		1					1
<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.					1			1					1

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Heliotropium ternatum</i> Vahl.					1		1						
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	1				1					1	1		
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	1				1								1
<i>Hymenolobium nitidum</i> Benth.	1					1							
<i>Indigofera suffruticosa</i> Mill.		1				1	1						
<i>Inga bahiensis</i> Benth.						1					1		1
<i>Inga capitata</i> Desv.										1	1		
<i>Inga ingoides</i> (Rich.) Willd.											1	1	
<i>Inga subnuda</i> Salzn.		1		1		1						1	
<i>Inga thibaudiana</i> DC.						1	1			1	1		
<i>Jatropha gossypifolia</i> L.						1	1						
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.						1	1						
<i>Jatropha ribifolia</i> (Pohl) Baill.				1	1								
<i>Lantana caatingensis</i> Moldenke						1	1						
<i>Lantana camara</i> L.		1	1	1	1	1			1			1	
<i>Lantana fucata</i> Lindl.		1	1	1									
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) Mori	1											1	
<i>Lecythis pisonis</i> Camb.	1										1		
<i>Licania octandra</i> (K. Hoffm. ex Roem. & Schult.) Kuntz	1					1					1		
<i>Luehea ochrophyela</i> (L) Mart.										1	1	1	
<i>Lundia cordata</i> DC.									1		1		
<i>Mabea occidentalis</i> Benth.			1			1				1		1	
<i>Machaerium angustifolium</i> Vogel								1	1				1
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld												1	1
<i>Macoubea guianensis</i> Aublet	1									1			
<i>Macrosamanea pedicellaris</i> (DC.) Kleinh.						1				1	1	1	
<i>Mandevilla dardanoi</i> M.F.Sales		1		1	1	1							1

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Mandevilla illustris</i> (Vell.) Woodson	1		1										
<i>Mandevilla scabra</i> Roem. & Schult.									1		1		
<i>Mandevilla tenuifolia</i> (Mikan) Woodson			1	1		1							1
<i>Manihot dichotoma</i> Ule					1	1							
<i>Manilkara rufula</i> (Miq.) Lam.	1				1		1	1	1				
<i>Maprounea guianensis</i> (Aubl.) Mull. Arg						1	1	1		1			
<i>Mimosa malacocentra</i> Mart. Ex Bent.				1		1							
<i>Mimosa sensitiva</i> L.					1	1	1				1		
<i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms	1							1					
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.		1					1						
<i>Nectandra cuspidata</i> (Nees et Mart.) Nees				1		1				1			
<i>Ocotea bracteosa</i> (Meissn.) Mez.						1					1		
<i>Ocotea canaliculata</i> Mez.	1			1									
<i>Ocotea duckei</i> Vatt.					1		1	1					
<i>Ocotea glomerata</i> (Meiss) Mez.	1			1		1			1	1	1	1	
<i>Ocotea limae</i> Vattimo						1				1			
<i>Ocotea pretiosa</i> (Ness) Mez						1					1		
<i>Ocotea puberula</i> Ness						1					1		
<i>Palicourea crocea</i> (SW.) Roem. & Schult.			1	1		1							1
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.			1			1							
<i>Parapiptadenia zehntneri</i> (Harms) M.P. Lima & H.C. Lima					1		1						
<i>Parkia pendula</i> Benth.	1									1	1		
<i>Parkinsonia aculeata</i> L.				1		1							
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.						1			1				
<i>Pera ferruginea</i> Mull Arg.										1	1		
<i>Periandra coccinea</i> (Schrad.) Benth.						1			1				
<i>Phyllanthus clausenii</i> Nees & Mart.	1					1							

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Piptadenia moniliformis</i> Benth.					1		1						
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth) Ducke	1		1		1	1	1						
<i>Piptadenia viridiflora</i> (Kunth) Benth.						1		1					
<i>Pithecellobium parvifolium</i> (Willd.) Benth.						1	1						
<i>Pithecellobium pedicellare</i> (DC) Benth.	1										1		
<i>Pithecellobium saman</i> (Jacq.) Benth.	1		1										
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel		1			1		1						
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.						1				1	1		
<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schultz.										1	1		
<i>Protium giganteum</i> Engl.										1	1	1	
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand										1	1		
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.Hil. Juss. & Cambess) A. Robyns						1	1	1					1
<i>Psychotria bahiensis</i> DC				1			1						
<i>Psychotria barbiflora</i> DC.									1			1	
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq. sensu L.B. Smith		1				1				1	1		
<i>Psychotria deflexa</i> DC		1	1			1							
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd ex Roem. & Schult.) Mull. Arg.				1	1							1	
<i>Psychotria martiana</i> M. Arg.		1										1	
<i>Psychotria platypoda</i> DC		1				1					1		
<i>Psychotria schlechtendaliana</i> Mull. Arg.				1		1							
<i>Psychotria sessilis</i> (Vell.) Muell.-Arg.	1		1			1						1	
<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir										1		1	
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.							1						1
<i>Randia nitida</i> (HBK) DC.	1	1					1	1	1				1
<i>Rauvolfia grandiflora</i> Mart.										1	1		

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Richeria grandis</i> Vahl.										1	1		
<i>Rudgea jacobinensis</i> Mull Arg.				1			1	1					
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.				1	1	1	1						
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.						1	1						
<i>Senna aversiflora</i> (Hebert) Irwin & Barneby	1	1			1	1			1			1	1
<i>Senna georgica</i> Irwin & Barneby						1			1		1	1	
<i>Senna lechriosperma</i> Irwin & Barneby	1	1	1			1			1			1	
<i>Senna macranthera</i> (DC.ex Colladon) H.S. Irwin & R.C.Barneby	1	1	1		1	1	1	1	1				1
<i>Senna martiana</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby						1	1	1					1
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	1				1								1
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link						1							1
<i>Senna pendula</i> (Hum.& Bonpl. Ex Willd) H.S.Irwin & Barneby							1						1
<i>Senna quinquangulata</i> (Rich) Irwin & Barneby			1			1					1		
<i>Senna rizzinii</i> H.S. Irwin & Barneby					1	1	1	1	1				1
<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S.Irwin & Barneby	1		1		1	1	1	1	1				1
<i>Senna splendida</i> (Vogel) Irwin & Barneby					1	1	1	1	1				1
<i>Silingia trapezoidea</i> Ule				1	1	1							
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	1			1	1					1	1		
<i>Spondias tuberosa</i> Arr.				1		1	1				1		1
<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich) Vahl			1									1	
<i>Staelia aurea</i> K.Schum.	1	1	1			1							
<i>Staelia virgata</i> (Roem. & Schult.)	1	1										1	1
<i>Stigmaphyllon paralias</i> Juss					1				1				
<i>Stillingia trapezoidea</i> Ule			1	1	1								
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr.			1			1					1		

Espécies	AM	BEZ	BOM	BMD	BUI	CAR	FLO	JAT	PESQ	CUR	DI	SVF	TRI
<i>Swartzia pickelli</i> Killip. ex Ducke						1				1	1	1	
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	1									1	1	1	
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.	1				1			1			1		
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.					1	1			1				
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl.) Nicholes.	1	1											
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	1					1			1	1	1		
<i>Thyrsodium schomburgkianum</i> Benth.			1			1				1	1		
<i>Tilesia baccata</i> (L.) Pruski		1		1	1	1							
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham et Sch.) K. Schum.					1		1	1					1
<i>Tovomita mangle</i> G. Mariz											1	1	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume						1				1			1
<i>Trichilia emarginata</i> (Turez.) DC.							1						1
<i>Triumfetta bartramia</i> L.	1	1	1	1	1	1						1	
<i>Verbesina macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake			1				1		1				
<i>Vernonia acutangula</i> Gardn.	1					1							
<i>Vernonia brasiliensis</i> (L.) Druce						1							1
<i>Vernonia scabra</i> Pers.					1						1		
<i>Vernonia scorpioides</i> (Lam.) Pers.)			1			1				1			
<i>Virola gardneri</i> (DC.) Warb.						1					1	1	
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy			1			1				1	1	1	
<i>Vismia martiana</i> H. G. Reichardt			1									1	
<i>Vitex rufescens</i> A. Juss				1			1	1	1				
<i>Vochysia thrysoidea</i> Pohl.						1						1	
<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.											1	1	
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.				1		1							
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A St.-Hil & Tul.							1					1	1
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	1	1	1			1	1	1	1			1	1

<i>Espécies</i>	<i>AM BEZ BOM BMD BUI CAR FLO JAT PESQ CUR DI SVF TRI</i>
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bur.	1 1