

Dinâmica climática e biogeográfica do Brasil no Último Máximo Glacial: o estado da arte

DANIEL MEIRA ARRUDA^I

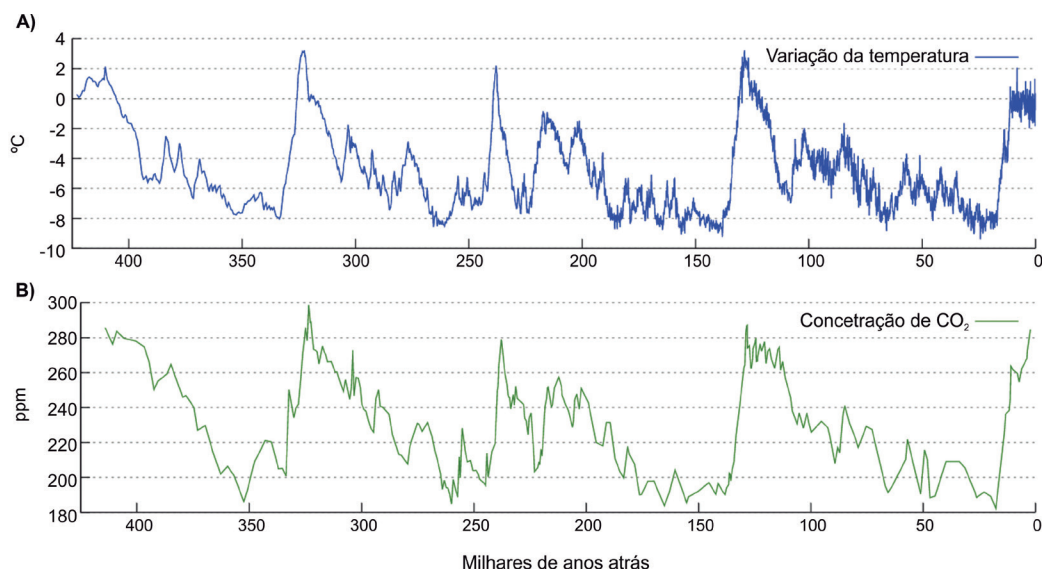
e CARLOS ERNESTO GONÇALVES REYNAUD SCHAEFER^{II}

Introdução

AS VEGETAÇÕES são um produto da interação entre os fatores ambientais (geologia, clima, solo) das diferentes paisagens. Essas se alteram em razão das mudanças ambientais ocorridas em diversas escalas. O clima, fator ambiental de grande relevância para o estabelecimento das vegetações em grande escala (Holdrige, 1967; Arruda et al., 2017), está em constante mudança e é responsável por tornar o planeta tão dinâmico. Entender como as mudanças ambientais promovem alterações na distribuição de espécies e biomas tem sido o principal objetivo da biogeografia, um ramo multidisciplinar da ecologia que cresceu significativamente nas últimas décadas.

Mudanças na temperatura global têm sido acompanhadas por alterações nas concentrações de gases de efeito estufa, como H₂O, CH₄, N₂O e CO₂; esse último se destaca pela maior concentração. Assim, menor concentração desses gases na atmosfera implica menor retenção da radiação infravermelha e manutenção de baixas temperatura na troposfera. Os momentos de considerável diminuição da temperatura global configuram períodos glaciais, os quais podem variar em escalas espaciais e temporais. Somente nos últimos 420 mil anos, o planeta experimentou quatro glaciações (Figura 1), sendo a última (Último Máximo Glacial – UMG), iniciada a 120 ka AP (mil anos antes do presente), durando aproximadamente 100 mil anos (Petit et al., 1999). Essas mudanças são proporcionadas por uma série de fatores (forçantes) internas ao planeta (como vulcanismo e mudanças nas direções de correntes de ventos e oceanos) ou externas (como ciclos solares, mudanças orbitais, poeiras cósmicas e colisões com corpos celestes) (Flato et al., 2013).

A percepção de que diferentes zonas climáticas proporcionam drásticas mudanças nas vegetações foi primeiramente atribuída ao naturalista prussiano Alexander von Humboldt, há mais de 200 anos. Essa é tida como o mais antigo padrão ecológico (Hawkins, 2001). Porém, a percepção de que o clima do



Fonte: Dados de *core* de gelo da estação Vostok, Antártica, disponíveis em NOAA (www.ncdc.noaa.gov).

Figura 1 – Reconstrução da mudança da temperatura (A) e concentração de CO₂ atmosférico (B) nos últimos 420 ka.

passado pode proporcionar mudanças na cobertura das vegetações é recente, e maiores contribuições para o assunto surgiram somente a partir da segunda metade do século XX. A partir de estudos geomorfológicos e palinológicos, foram inferidos que momentos glaciais pudessem ter sido frios e secos, e momentos interglaciais, quentes e úmidos. Com isso, surgem diversas propostas para cobertura da vegetação no Último Máximo Glacial. Com o avanço dos modelos climáticos e o surgimento de novos métodos de reconstrução do clima, o passado glacial frio e seco começa a ser questionado, o que implica em mudanças drásticas nas reconstruções da vegetação do passado.

Último Máximo Glacial mais frio e seco

Desde a primeira metade do século passado, diversos estudos buscavam compreender como as paisagens brasileiras foram moldadas pelos diferentes ciclos climáticos. Estudos geomorfológicos levavam a crer que regiões onde atualmente se estabelece um clima úmido, não necessariamente o foi no passado, e que momentos glaciais pudessem ter sido frios e secos, e momentos interglaciais quentes e úmidos. Nesse sentido, sob um clima mais seco predominariam processos físicos, com maior desintegração mecânica do que decomposição química da rocha matriz, e maior erosão superficial e remoção dos solos devido a chuvas torrenciais típicas dos ambientes sazonais. Como produto, os solos tenderiam a ser mais rasos, ricos em nutrientes devido ao maior contato com a rocha matriz e baixa lixiviação, com camadas superficiais pedregosas ou mesmo exposição da rocha matriz (Bigarella et al., 1994; Ab'Saber, 2003). Devido às grandes taxas

de erosões, esse tipo climático promoveria o aplainamento da paisagem, com erosão das encostas e entupimento dos níveis de base, processo denominado pedimentação. São ambientes favoráveis para ocorrência de fisionomias vegetais mais abertas e sazonais, como caatingas e cerrados. Assim, solos eutróficos, cálcicos e com argila de alta atividade encontrados em depressões de regiões úmidas, são considerados vestígios de um clima seco do passado (Schaefer; Dalrymple, 1995).

De forma análoga, o clima mais úmido favoreceria um equilíbrio bioclimático, em que os processos químicos provenientes do clima (maior precipitação e temperatura) e dos organismos (maior decomposição e formação de ácidos húmicos) predominariam sobre a decomposição da rocha matriz. Como produto, haveria maior aprofundamento do manto de intemperismo, solos com maior lixiviação dos nutrientes e espessamento do saprolito (Bigarella et al. 1994; Ab'Saber, 2003). Esse tipo climático tende a produzir relevos com formas mais arredondadas devido ao entalhamento de encostas com massas de solos mais friáveis, esse processo também é chamado de mamelonização, o qual origina os “mares de morros” (Ab'Saber, 2003). São ambientes mais favoráveis para o desenvolvimento de extensas florestas. Assim, solos profundos e bem desenvolvidos sob um clima semiárido seriam vestígios de um clima úmido no passado (Arruda et al., 2013).

Sob uma perspectiva ecológica, momentos glaciais proporcionam a formação de refúgios de vegetações florestais nos quais pode propiciar especiação por isolamento de populações e/ou gerar regiões com grande endemismo de espécies. Esses refúgios, quando reconectados no pós-glacial, podem demonstrar diferenças significativas da comunidade. Baseando-se nesse pressuposto, ao observar distribuição de aves endêmicas em diferentes porções da Amazônia (entre as bacias dos rios Madeira e Tapajós, manchas dispersas na bacia do Rio Juruá e nordeste do estado do Pará), Haffer (1969) propõe a hipótese dos “Refúgios Amazônicos” em que a floresta foi fragmentada, sendo parcialmente substituída por vegetações abertas do tipo cerrado e caatinga durante o clima frio e seco do UMG (21-18 ka). Posteriormente, diversos estudos confirmaram essa hipótese a partir de endemismo de lagartos (Vanzolini, 1970), borboletas (Brown Jr., 1972) e plantas (Prance, 1973), e de registros polínicos em bacias sedimentares (van der Hammen; Hooghiemstra 2000; Absy et al., 1991; Hermanowsky et al., 2012), dando suporte para o passado não totalmente florestado na bacia.

Considerando o UMG mais frio e seco em todo Brasil, com possível redução da precipitação em até 35-55% (van der Hammen; Hooghiemstra, 2000), Ab'Saber (1977) faz a primeira aproximação da provável cobertura da vegetação brasileira no final da última glaciação. Em seu mapa, destaca o avanço do cerrado sobre a Amazônia, restando apenas refúgios florestais nas cabeceiras dos principais afluentes (como sugerido por Haffer, 1969), o avanço da caatinga sobre o domínio dos cerrados e parte da floresta atlântica do Sudeste, além de

expansão dos campos sulinos e deslocamento das florestas de araucárias para o norte. Em suma, retração das formações florestais e expansão das formações sazonais abertas.

Essa reconfiguração da cobertura vegetal do Brasil foi associada a intensificações das correntes frias marítimas que vem da Antártica, proporcionando ventos frios e secos para o interior do continente, e redução dos ventos alísios, diminuindo a precipitação próximo ao equador. Nesse contexto, alguns achados de polens fósseis corroboram as estimativas de Ab'Saber, como o deslocamento das florestas de araucárias para o norte (Salitre, MG – Ledru et al., 1996), expansão dos campos sulinos (Behling; Hooghiemstra, 2001; Behling, 2002; Behling et al., 2004) e expansão de campos onde hoje são florestas no Sudeste (Behling, 2002).

Ainda sob essa perspectiva ecológica, ao avaliar o padrão de distribuição de diversas espécies arbóreas decíduais, Prado e Gibbs (1993) propuseram a hipótese do “Arco Pleistocênico”, a qual considera que a atual distribuição fragmentada e em forma de arco (presentes na caatinga, em florestas decíduas do Sudeste e Brasil-Central, em missiones na Argentina, e vales secos dos Andes) corresponde a relíquias de uma distribuição contínua de vegetações sazonais (também defendida por Pennington et al., 2000). Esse mesmo princípio é utilizado para explicar a ocorrência de cerrados disjuntos na bacia amazônica e de caatinga na Região dos Lagos no Rio de Janeiro (Ab'Saber, 2003; Bohrer et al., 2010).

Outros estudos, baseados em abordagens moleculares e modelagem de nicho para distribuição de espécies e biomas, ora confirmam a hipótese do Arco Pleistocênico (Caetano et al., 2008; Collevati et al., 2013) ora a rejeitam (Mayle, 2004; Werneck et al., 2011; Whitney et al., 2011; Costa et al., 2018; Arruda et al., 2018). Tal controvérsia é ampliada quando diferentes regiões abrangidas pela hipótese são avaliadas isoladamente. Mayle et al. (2004) propõem que o norte da Bolívia (região dos chiquitanos) era constituído por floresta úmida no UMG, estabelecendo floresta estacional apenas no Holoceno médio (6 Ka AP), sendo esta substituída pela atual floresta úmida amazônica. Whitney et al. (2011) sugerem que a expansão das florestas estacionais para a região do Pantanal corresponde ao início do Holoceno e que esse período foi marcadamente o mais seco de todo Holoceno.

Embora diversos estudos tenham corroborado a hipótese dos refúgios de Haffer, outros diversos não encontram polens de cerrado ou caatinga no core da Amazônia, e sim pólen de espécies andinas, datadas com depósito para a mesma época (Colinvaux et al., 1996; 2000; Backer et al., 2001; Behling, 1996; Horn, 1997; Haberle; Maslin, 1999; Mayle et al., 2004; 2009; Wang et al., 2017), o que gerou grande controvérsia ao modelo de vegetação pré-definido para o UMG. Com isso, Colinvaux et al. (1996) lançam a hipótese de que a Amazônia sempre foi florestada e que o UMG não foi frio e seco, e sim frio e úmido suficiente para permitir a descida de espécies andinas para a bacia amazônica.

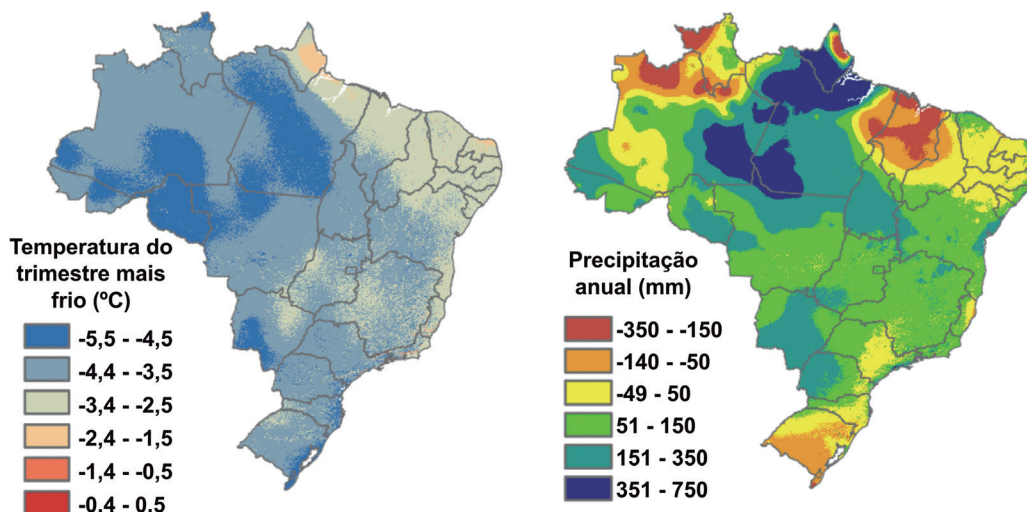
Último Máximo Glacial mais frio e úmido

O debate sobre como foi o clima do UMG permanece nos dias atuais. Embora o passado frio seja inquestionável, em ordem de até 5°C, o padrão da precipitação ainda é debatido. A complexidade da precipitação na bacia amazônica tem sido associada à fenômeno antifase (efeito gangorra) entre o oeste amazônico e o leste amazônico/nordeste brasileiro durante o verão austral e ao deslocamento da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) para latitudes mais ao sul (Cruz et al., 2009; Cheng et al., 2013). A ZCIT marca a porção latitudinal em que os ventos quentes e úmidos dos dois hemisférios sobem, resfriam e proporcionam as intensas chuvas características da região equatorial. Com seu deslocamento para o sul (nas proximidades do eixo da bacia amazônica), maiores precipitações ocorreriam no interior do Brasil. Diferentes proxies e modelos climáticos (modelos de circulação geral) têm demonstrado que o clima amazônico do UMG foi, de fato, complexo ao longo da bacia e generalizadamente mais úmido que hoje, em resposta às forçantes orbitais e posição da Zona de Convergência Intertropical (Baker et al., 2001; Bush et al., 2002; van Breukelen et al., 2008; Sylvestre, 2009; Wang et al., 2017).

Os modelos climáticos globais associam diversos proxies, como alterações da concentração de CO₂ atmosférico, temperatura da superfície terrestre e oceânica, ciclos hidrológicos, interações de retroalimentação e forçantes externas (Flato et al., 2013; Eyring et al., 2016), para reconstrução climática. Diferentes modelos têm confirmado condições climáticas mais frias e úmidas para o UMG (Figura 2).

Considerando as temperaturas mais baixas e que a diminuição da precipitação no leste da bacia amazônica não foi suficiente para alterar significativamente a fisionomia da vegetação (Wang et al., 2017), Arruda et al. (2018) propõem uma hipótese intermediária entre a defendida por Haffer e por Colinvaux quanto à cobertura da bacia para o UMG. Segundo os autores, houve a formação de uma condição ambiental favorável para o estabelecimento de uma floresta similar à floresta atlântica costeira (ou seja, com menores temperaturas que a floresta equatorial), e manutenção de refúgios de floresta quente em algumas porções da bacia já citadas por Haffer (Arruda et al., 2018). Isso explicaria, inclusive, os achados de polens de florestas andinas. Além disso, dá suporte para manutenção de táxons de origem da floresta atlântica, os quais, podem ter vindo da extensa malha de florestas fluviais do Brasil-Central (Oliveira-Filho; Ratter, 1995), que matem uma disponibilidade hídrica em diferentes condições climáticas, ou da região costeira (Duke; Black, 1954), que foi estendida em mais de 100 km, devido ao rebaixamento do nível oceânico em algo próximo de 100 m do nível atual. Com o aquecimento pós glacial, os táxons adaptados ao frio foram então substituídos (Reis et al., 2017)

Importante destacar que, com o rebaixamento dos níveis oceânicos, todo ecossistema costeiro foi modificado. A cobertura de florestal ombrófila costeira,



Fonte: Adaptado de Arruda et al. (2018).

Figura 2 – Diferença climática entre o Último Máximo Glacial (20 ka AP) e a atualidade, baseado na média de três modelos climáticos globais (CCSM4, MIROC-ESM e MPI-ESM-P). A) Temperatura média durante o trimestre mais frio; B) precipitação média anual.

principalmente sobre a Formação Barreiras, supostamente apresentava maior extensão (Buso-Junior et al., 2013). Os manguezais atuais possivelmente eram florestas ciliares, com pouca ou nenhuma influencia marinha. No atual contexto, as formações de restinga, são vegetações holocênicas, sobre recentes depósitos de areia marinha.

Ainda corroborando esse passado generalizadamente mais úmido, diversas pesquisas mais recentes defendem que a maior distribuição das vegetações sazonais ocorreu após UMG, seguindo o aquecimento do início do Holoceno (Mayle, 2004; Werneck et al., 2011; Whitney et al., 2011; Arruda et al., 2018). Segundo os estudos que rejeitam a hipótese de Prado e Gibbs, a maior distribuição das florestas estacionais ocorreu no Holoceno, impulsionada por condições climáticas recentes, e não no final do UMG. Porém, ao considerar o solo como um fator limitante para a dinâmica das vegetações, Arruda et al. (2018) consideram que a caatinga e a floresta decidual restringiram sua dinâmica às condições ecotonais dos biomas. Suas preferências pedológicas, exigentes de solos com pH elevado e eutróficos (Arruda et al., 2017), apresentam-se em poucas áreas favoráveis de um país geologicamente antigo e pedologicamente lixiviado. Assim, seria pouco provável a formação de um arco ou uma diagonal contínua de vegetações secas. Em suma, o aumento da temperatura (e não a diminuição) e a diminuição da precipitação pós-glaciação que proporcionou a expansão das vegetações sazonais, nos locais onde os solos foram propícios.

Porém, é de destacar a diminuição considerável da precipitação no sul do país durante o UMG (Cruz et al., 2006a,b; Wang et al., 2006), que promoveu

expansão dos campos sulinos e deslocamento da floresta de araucária para regiões mais ao norte (Behling; Hooghiemstra, 2001; Behling, 2002; Behling et al.; 2004), indo até a região do Triângulo Mineiro (Ledru et al., 1996). A retomada das florestas e retração dos campos sulinos se dá após o UMG (Behling; Pillar, 2007).

Conclusão

Entender a dinâmica climática do passado é fundamental para saber as principais causas da atual configuração do Brasil. Dessa forma podemos indicar áreas reliquias de um clima passado e áreas cuja a dinâmica da cobertura seja recente. A partir da disponibilidade de dados atuais e da evolução dos modelos climáticos, podemos concluir, até o momento, que as alterações climáticas do UMG tiveram efeitos sobre as vegetações brasileiras em diferentes graus. Devido à maior complexidade climática da bacia amazônica, essa possivelmente experimentou maiores alterações da cobertura vegetal. Já as demais formações podem ter tido sua dinâmica restrita às regiões ecotonais.

Para o UMG, por mais que haja consenso de diminuição da temperatura em todo território brasileiro, pesquisas pontuais têm apontado diferentes comportamentos em relação a precipitação. Assim, mais pesquisas sobre esse tema, desenvolvidas em menores escalas e incluindo mais coleta de dados para validação de modelos (como polens fósseis), são necessárias para solucionar todo histórico da dinâmica vegetal brasileira, um país de escala continental, tão complexo e diversificado em relação a espécies e biomas.

Referências

AB'SABER, A. N. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* (Instituto de Geografia – USP), v.3, p.1-19, 1977.

_____. *Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.

ABSY, M.L.; CLEEF, A.; FOURNIER, M.; MARTIN, L.; SERVANT, M.; SIFEDINE, A.; FERREIRA DA SILVA, M.; SOUBIES, K.; TURCQ, K.; VAN DER HAMMEN T. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, v.312, p.673-78, 1991.

ARRUDA, D. M. et al. Phytogeographical patterns of dry forests sensu stricto in northern Minas Gerais State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.85, p.283-94, 2013.

ARRUDA, D. M. et al. Combining climatic and soil attributes better predicts cover of Brazilian biomes. *The Science of Nature*, v.104, p.32, 2017.

ARRUDA, D. M. et al. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: New insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, v.27, p.47-56, 2018.

- BAKER, P. A. et al. The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science*, v.291, p.640-3, 2001.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.177, p.19-27, 2002.
- BEHLING, H.; HOOGHIEMSTRA, H. Neotropical savanna environments in space and time: Late Quaternary interhemispheric comparisons. In: MARKGRAF, V. (Ed.) *Interhemispheric Climate Linkages*. San Diego: Academic Press, 2001. p.307-23.
- BEHLING, H.; PILLAR, V. D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v.362, p.243-51, 2007.
- BEHLING, H. First report on new evidence for the occurrence of Podocarpus and possible human presence at the mouth of the Amazon during the Late-glacial. *Vegetation History and Archaeobotany*, v.5, p.241-246, 1996.
- BEHLING, H. et al. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Camará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.203, p.277-297, 2004.
- BIGARELLA, J. J. et al. *Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais*. Florianópolis: Editora da UFSC, 1994.
- BOHRER, C. B. A. et al. Mapeamento da vegetação e do uso do solo no Centro de Diversidade Vegetal de Cabo Frio, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, v.60, p.1-23, 2009.
- BROWN JUNIOR, K. S. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Pt. III. Ecology and biology of *Heliconius nattercri*, a key primitive species near extinction and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eucides*. *Zoologica*. v.57, p.41-69, 1972.
- BUSH, M. B. et al. Orbital forcing signal in sediments of two Amazonian lakes. *Journal of Paleolimnology*, v.27, p.341-52, 2002.
- BUSO-JUNIOR, A. A. et al. Late Pleistocene and Holocene vegetation, climate dynamics, and Amazonian taxa in the Atlantic Forest, Linhares, SE Brazil. *Radiocarbon*, v.55, p.1747-62, 2013.
- CAETANO, S. et al. The history of seasonally dry tropical forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, v.17, p.3147-59, 2008.
- CHENG, H. et al. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature Communications*, v.4, p.1411, 2013.
- COLINVAUX, P. A. et al. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science*, v.274, p.85-88, 1996.
- COLINVAUX, P. A. et al. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, v.19, p.141-69, 2000.
- COLLEVATTI, R. G. et al. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography*, v.40, p.345-58, 2013.

- COSTA, G. C. et al. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, v.27, p.285-97, 2018.
- CRUZ, F. W. et al. A stalagmite record of changes in atmospheric circulation and soil processes in the Brazilian subtropics during the Late Pleistocene. *Quaternary Science Review*, v.25, p.2749-61, 2006a.
- CRUZ, F. W. et al. Reconstruction of regional atmospheric circulation features during the late Pleistocene in subtropical Brazil from oxygen isotope composition of speleothems. *Earth Planet Science Letters*, v.248, p.494-506, 2006b.
- CRUZ, F. W. et al. Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. *Nature Geoscience*, v.2, p.210-14, 2009.
- DUCKE, A.; BLACK, G. A. Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v.25, p.1-46, 1954.
- EYRING, V. et al. Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization. *Geoscientific Model Development*, v.9, p.1937-58, 2016.
- FLATO, G. et al. Evaluation of Climate Models. In: STOCKER, T. F. et al. (Eds.) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- HAFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *SCIENCE*, v.165, p.131-7, 1969.
- HABERLE, S. G.; MASLIN, M. A. 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*, v.51, p.27-38, 1999.
- HAWKINS, B. A. Ecology's oldest pattern? *Trends Ecology and Evolution*, v.16, p.470, 2001.
- HERMANOWSKI, B.; DA COSTA, M. L.; CARVALHO, A.T.; BEHLING, H. Palaeoenvironmental dynamics and underlying climatic changes in southeast Amazonia (Serra Sul dos Carajás, Brazil) during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.365, p.227-246, 2012
- HOLDRIDGE, L. R. *Life zone ecology*. San Jose: Tropical Science Center, 1967.
- HOORN, C. Palynology of the Pleistocene glacial/interglacial cycles of the Amazon Fan (Holes 940A, 944A, and 946A). In: FLOOD, R. D. et al. (Ed.) *Proceedings of the Ocean Drilling Program*, v.155, p.397-418, 1997.
- LEDRU, M. P. et al. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.123, p.239-57, 1996.
- MAYLE, F. E. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*, v.19, p.713-20. 2004.
- MAYLE, F. E. et al. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, v.359, p.499-514, 2004.

- MAYLE, F. E. et al. Vegetation and fire at the Last Glacial Maximum in tropical South America. In: F. VIMEUX, F. et al. (Ed.) *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*. Netherlands: Springer, 2009. p.89-112.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, v.52, p.141-94, 1995.
- PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, v.27, p.261-73, 2000.
- PETIT, J. R. et al. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, v.399, p.429-36, 1999.
- PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v.80, p.902-27, 1993.
- PRANCE, G. T. 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*, v.3, p.5-28. 1973.
- REIS, L. S. et al. Environmental and vegetation changes in southeastern Amazonia during the late Pleistocene and Holocene. *Quaternary International*, v.449, p.83-105, 2017.
- SCHAEFER, C. E. G. R.; DALRYMPLE, J. Landscape evolution in Roraima, North Amazonia-Plantation, paleosols and paleoclimates. *Zeitschrift für Geomorphologie*, v.39, p.1-28, 1995.
- SYLVESTRE, F. Moisture pattern during the last glacial maximum in south America. In: VIMEUX, F.; SYLVESTRE, F.; KHODRI, M. (Ed.) *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*. Netherlands: Springer, 2009. p.3-27.
- VAN BREUKELLEN, M. R. et al. Fossil dripwater in stalagmites reveals Holocene temperature and rainfall variation in Amazonia. *Earth and Planetary Science Letters*, v.275, p.54-60, 2008.
- VAN DER HAMMEN, T.; HOOGHIEMSTRA, H. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Review*, v.19, p.725-42. 2000.
- VANZOLINI, P. E. *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. USP, Inst. Geogr.; Ser. Monografias e Teses, 3. 1970.
- WANG, X. et al. Interhemispheric anti-phasing of rainfall during the last glacial period. *Quaternary Science Review*, v.25, p.3391-403, 2006.
- WANG, X. et al. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature*, v.541, p.204-7, 2017.
- WERNECK, F. P. et al. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, v.20, p.272-88, 2011.
- WHITNEY, B. S. et al. A 45kyr palaeoclimate record from the lowland interior of tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v.307, p.177-92, 2011.

RESUMO – A partir de meados do século XX, cresceu significativamente o interesse em se compreender a dinâmica das vegetações em respostas às mudanças climáticas do Último Máximo Glacial - UMG (18 mil anos atrás). Nesse contexto, uma paisagem pode ser fruto de mudanças recentes ambientais ou relíquias de condições ainda mais remotas. Isso pode determinar, inclusive, o grau de complexidade e diversificação da paisagem. Diversos pesquisadores têm proposto modelos para explicar a cobertura da vegetação brasileira sob as condições do UMG desde a década de 1960, porém, o recente avanço dos modelos climáticos globais tem proporcionado novas perspectivas para uma reconstrução mais fiel das condições pretéritas. Nesse sentido, aqui discutimos sobre teorias biogeográficas formuladas e modificadas ao longo dos últimos 60 anos de estudos sobre a reconstrução das vegetações do Brasil para o UMG.

PALAVRAS-CHAVE: Fitogeografia, Hipótese dos refúgios amazônicos, Hipótese do arco Pleistocênico, Mudanças climáticas, Última glaciação.

ABSTRACT – From the mid-20th century onwards, there has been significant growing interest in understanding the dynamics of vegetation in response to the climatic changes of the Last Glacial Maximum (LGM, 18 thousand years ago). In this context, landscapes may be the result of recent environmental changes or relics from even more remote times, and this may even determine the degree of their complexity and diversification. Since the 1960s, several researchers have proposed models to explain the coverage of Brazil's vegetation under the LGM, but the recent advance of global climate models has provided new perspectives for a more faithful reconstruction of the past conditions. We also discuss biogeographic theories formulated and modified over the last 60 years of studies on the reconstruction of Brazilian vegetation of the LGM.

KEYWORDS: Phytogeography, Amazon refuge hypothesis, Pleistocene arc hypothesis, Climate changes, Last glaciation.

Daniel Arruda é pesquisador no Instituto de Geociências da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG). @ – arruda.dm@hotmail.com / <https://orcid.org/0000-0002-3541-4786>

Carlos Schaefer é professor no Departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa (UFV). @ – carlos.schaefer@ufv.br / <https://orcid.org/0000-0001-7060-1598>

Recebido em 27.1.2019 e aceito em 7.3.2019.

¹ Instituto de Geociências, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

² Departamento de Solos, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

Agradecimentos – DMA agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de pós-doutoramento (Processo n.88887.160033/2017-00). CEGRS agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) a bolsa de produtividade em pesquisa.

