

Maicon Alicrin da Silva

A Floresta Atlântica Montana do Sudeste do  
Brasil: migração altitudinal e microrefúgios  
durante o Pleistoceno Tardio e Holoceno

The Montane Atlantic Rainforest of  
Southeastern Brazil: altitudinal migration and  
microrefugia during the Late Pleistocene and  
Holocene

São Paulo

2021

Maicon Alicrin da Silva

A Floresta Atlântica Montana do Sudeste do  
Brasil: migração altitudinal e microrefúgios  
durante o Pleistoceno Tardio e Holoceno

The Montane Atlantic Rainforest of  
Southeastern Brazil: altitudinal migration and  
microrefugia during the Late Pleistocene and  
Holocene

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ciências Biológicas, na  
Área de Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Eduardo  
De Oliveira

EXEMPLAR CORRIGIDO

São Paulo

2021

# Ficha Catalográfica

---

Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP, com os dados fornecidos pelo (a) autor (a) no formulário:  
'<https://biblioteca.ib.usp.br/ficha-catalografica/src/ficha.php>'

Silva, Maicon Alicrin da  
A Floresta Atlântica Montana do Sudeste do Brasil  
: migração altitudinal e microrefúgios durante o  
Pleistoceno Tardio e Holoceno / Maicon Alicrin da  
Silva ; orientador Paulo Eduardo De Oliveira -- São  
Paulo, 2021.  
359 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de  
Biociências da Universidade de São Paulo. Programa  
de Pós-Graduação em Botânica.

1. Floresta Atlântica Montana. 2. Migração. 3.  
Microrefúgios. 4. Chuva polínica moderna. 5.  
Palinologia. I. De Oliveira, Paulo Eduardo, orient.  
II. Título.

Bibliotecária responsável pela catalogação:  
Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228

## Comissão Julgadora:

---

Prof. Dr. Luiz Carlos Ruiz Pessenda

Prof. Dr. Francisco Hilder Magalhães e Silva



---

Prof. Dr. Paulo Eduardo De Oliveira

Orientador

# Dedicatória

---

Aos meus pais e irmã pelo apoio recebido  
durante a elaboração deste trabalho

# Agradecimentos

---

Ao meu orientador, Prof. Dr. Paulo Eduardo De Oliveira, por sua dedicação, incentivo, orientação e confiança no decorrer desta pesquisa. O seu conhecimento fez uma grande diferença no resultado deste trabalho.

À Universidade de São Paulo, instituição ao qual tenho orgulho de ser aluno, agradeço de forma especial a infraestrutura e o apoio institucional das unidades: Instituto de Geociências, Instituto de Biociências e Centro de Energia Nuclear na Agricultura, onde tive a oportunidade de desenvolver minha pesquisa.

Ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo e o seu corpo docente, que demonstrou estar comprometido com a qualidade e excelência do ensino e pesquisa. Um agradecimento especial aos docentes do Departamento de Botânica Prof. Dr. José Rubens Pirani, Prof. Dr. Gregório Cardoso Tápias Ceccantini, Profa. Dra. Suzana Ursi, Profa. Dra. Nanuza Luiza de Menezes, Prof. Dr. Renato de Mello-Silva (*in memoriam*) e Prof. Dr. Paulo Takeo Sano pela excelência técnica de cada um, que me guiaram durante a minha formação em Botânica.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, especialmente por meio do Programa de Excelência Acadêmica da CAPES (PROEX/CAPES), que financiou a bolsa do discente nos primeiros 4 meses de mestrado e financia o Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento desta pesquisa com a bolsa de mestrado (processo FAPESP nº: 2018/09947-4) e Auxílio à Pesquisa Projeto Temático VULPES (processo FAPESP nº: 2015/50683-2), que possibilitaram o desenvolvimento da pesquisa, especialmente com o custeio de análises, manutenção do bolsista em pesquisa de campo e participação em eventos científicos.

Ao Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio) e Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO), órgãos federais que expediram a autorização para atividades com finalidade científica (processo SISBIO nº 62982) o que possibilitou a realização das amostragens dos materiais biológicos, atmosféricos e

sedimentares nas Unidades de Conservação do Parque Nacional do Itatiaia e no Núcleo Curucutu do Parque Estadual da Serra do Mar. À Comissão Técnico Científica do Instituto Florestal e Fundação Florestal, vinculados à Secretária de Infraestrutura e Meio Ambiente do Estado de São Paulo, órgãos estaduais que permitiram a realização das atividades de pesquisa no Núcleo Curucutu do Parque Estadual da Serra do Mar (processo SMA nº 260108-004.304/2018), e seu corpo técnico pelo apoio durante o processo.

Ao Instituto de Botânica da Secretaria de Infraestrutura e Meio Ambiente do Estado de São Paulo pela infraestrutura que possibilitou o processamento de parte das amostras de chuva polínica moderna e aos profissionais do Núcleo de Palinologia Profa. Dra. Cynthia Fernandes Pinto da Luz e Prof. Dr. Luciano Mauricio Esteves, que sempre transmitiram seu saber em palinologia com muito profissionalismo.

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Ruiz Pessenda por compartilhar comigo seus conhecimentos sobre análise elementar e isotópica de Carbono e Nitrogênio, assim como pela possibilidade de realização das análises no Laboratório de Carbono-14 do Centro de Energia Nuclear na Agricultura.

Aos colegas do Laboratório de Micropaleontologia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, Rudney Almeida dos Santos, Thomas Keni Akabane, Jorge Pinaya, Flávio Lima Lorente, Júnior Bispo de Menezes, Jennifer Watling, Marina Milanello do Amaral e Maria Judite Garcia, pela oportunidade do convívio e cooperação mútua durante as amostragens, processamentos, análises e discussões durante a pesquisa. Juntos conseguimos avançar e ultrapassar todos os obstáculos.

À Vanda Brito de Medeiros e Cynthia Ramos por sempre me ajudarem com sua vasta experiência profissional desde o início deste projeto de pesquisa.

Ao Kauê Fonseca, pelo convívio durante minha estadia no Núcleo de Palinologia do Instituto de Botânica da Secretaria de Infraestrutura e Meio Ambiente do Estado de São Paulo.

À Natalia Bezerra de Farias, pelo auxílio na revisão ortográfica e gramatical do texto.

À Fabíola Souza de Andrade que sempre esteve ao meu lado durante o meu percurso acadêmico e pela assistência na elaboração das referências bibliográficas.

# Índice

---

<b>Resumo</b> .....	08
<i>Abstract</i> .....	09
<b>Introdução Geral</b> .....	10
<b>Capítulo 1.</b> Chuva polínica moderna da Floresta Atlântica Montana e dos Campos de Altitude no Sudeste do Brasil.....	29
<b>Capítulo 2.</b> A Floresta Atlântica Montana na Serra do Mar, Sudeste do Brasil, durante o Quaternário Tardio.....	140
<b>Capítulo 3.</b> Migração altitudinal e microrefúgios de elementos florísticos alto-montanos durante Holoceno Médio no Planalto do Itatiaia, Sudeste do Brasil.....	210
<b>Discussão Geral</b> .....	283
<b>Conclusões Gerais</b> .....	288
<b>Apêndices</b> .....	290

## Resumo

---

A Floresta Atlântica Montana do Sudeste do Brasil é um ecossistema único em todo o mundo, pois abriga espécies endêmicas e ameaçadas de extinção, que são vulneráveis ao aquecimento global. Para contribuir com a futura preservação desse ecossistema, este estudo reconstituiu a vegetação pretérita de duas áreas montanas no Sudeste e sua relação às mudanças climáticas do Último Máximo Glacial (esfriamento) e Holoceno Médio (aquecimento). Para esses objetivos, foram testadas as seguintes hipóteses: a) migração da Floresta Atlântica Alto-Montana para a região da Serra do Mar de São Paulo durante o Último Máximo Glacial há ca. 22.000 anos calibrados Antes do Presente (anos cal. AP); b) migração altitudinal e formação de microrefúgios com táxons florísticos típicos da Floresta Atlântica Montana como resposta ao aumento das temperaturas durante o Holoceno Médio, ca. 6.000 anos cal. AP, no sudeste do Brasil. O teste dessas hipóteses foi realizado por meio da análise palinológica, estudos de chuva polínica moderna e análise de geoquímica orgânica (C, N, C/N,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) em sedimentos do Núcleo Curucutu do Parque Estadual Serra do Mar (SP), a 765 m de elevação, e no Parque Nacional do Itatiaia (MG/RJ), a 2386 m. Os resultados palinológicos no Núcleo Curucutu evidenciam a migração de *Araucaria angustifolia* para a região entre 25.351 e 19.862 anos cal. AP, sugerindo a presença da floresta ombrófila mista em sincronia com Campos de Altitude em uma paisagem do tipo mosaico floresta/campo. Durante o período de 11.473 e 3.987 anos cal. AP, observa-se aumento significativo de vegetação florestal, confirmando a migração altitudinal de táxons montanos de regiões adjacentes e das encostas da Serra do Mar para áreas acima de 750 metros de altitude. Os resultados palinológicos do Parque Nacional do Itatiaia validam a migração altitudinal para áreas acima de 2.200 metros de altitude com a formação de microrefúgios. Esse processo ocorreu de forma gradual e continua com início por volta de 6.213 anos cal. AP e perdurou até 4.255 anos cal. AP. Os dados palinológicos também mostram que o Holoceno Médio dessas duas localidades foi caracterizado pela presença de núcleos de microrefúgios (capões) dispersos em paisagem campestre, sob condições úmidas e frias enquanto as terras baixas experimentavam climas quentes. As análises geoquímicas orgânicas apoiam independentemente os resultados palinológicos e confirmam a presença de plantas com ciclo fotossintético C3 entre 6.000 e 4.000 anos cal. AP, sugerindo a presença de vegetação campestre/arbórea úmida em ambas as localidades. As análises estatísticas com os dados da chuva polínica moderna permitiram a diferenciação dos tipos de vegetação, bem como a identificação dos principais componentes dos espectros polínicos nas duas áreas de estudo e a posição da linha de árvores do Parque Nacional do Itatiaia, subsidiando e contribuindo para o teste das hipóteses paleoecológicas propostas para o Último Máximo Glacial e Holoceno Médio.

**Palavras-chaves:** Floresta Atlântica Montana; migração; microrefúgios; chuva polínica moderna; Palinologia.



## *Abstract*

---

The Montane Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil is a unique ecosystem worldwide, as it is home to endemic and endangered species that are vulnerable to global warming. In order to contribute to the future preservation of this ecosystem, this study reconstructs the past vegetation of two mountain areas in the Southeast and its relation to the climatic changes of the Last Glacial Maximum (cooling) and Mid Holocene (warming). For these purposes, the following hypotheses were tested: a) migration of the Atlantic High-Montane Forest to the Serra do Mar region of São Paulo during the Last Glacial Maximum, ca. 22,000 calibrated years Before the Present (cal. years BP), b) altitudinal migration and formation of microrefugia with typical taxa of the Montane Atlantic Forest in response to rising temperatures during the Mid Holocene, ca. 6,000 cal. years BP, in Southeast Brazil. The testing of these hypotheses was carried out through palynological analysis, studies of modern pollen rain, analysis of organic geochemistry (C, N, C/N,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) in sediments from the Curucutu Nucleus of Serra do Mar State Park (SP), at 765 m elevation and at the Itatiaia National Park (MG / RJ), at 2386 m. The palynological results, at the Curucutu Nucleus, show the migration of *Araucaria angustifolia* to this region between 25,351 and 19,862 cal years BP suggesting the presence of mixed ombrophilous forest in sync with Campos de Altitude, in a forest/ high altitude savanna mosaic landscape. During the period of 11,473 and 3,987 cal years. BP, there is a significant increase in forest vegetation, confirming the altitudinal migration of montane taxa from adjacent regions and from the slopes of Serra do Mar to areas above 750 meters of altitude. The palynological results of the Itatiaia National Park validate the altitudinal migration to areas above 2,200 meters of altitude, with the formation of microrefugia. This process occurred gradually and continuously, starting at around 6,213 cal years. BP and lasted until 4,255 cal years BP. The palynological data also show that the Mid Holocene, of these two locations, was characterized by the presence of nuclei of microrefugia (capões) dispersed in high altitude savanna landscape, under humid and cold conditions while the lowlands experienced hot climates. Organic geochemical analyzes independently support the palynological results and confirm the presence of plants with a C3 photosynthetic cycle between 6,000 and 4,000 cal. years BP, suggesting the presence of humid herbaceous and arboreal vegetation in both locations. Statistical analyzes together with the modern pollen rain data allowed the differentiation of vegetation types, as well as the identification of the main components controlling the pollen spectra in the two study areas and the position of the Itatiaia National Park tree line, contributing to the test of the paleoecological hypotheses proposed for the Last Glacial Maximum and Middle Holocene.

**Keywords:** Montane Atlantic Rainforest; migration; microrefugia; modern pollen rain; Palynology.

# Introdução Geral

---

## 1. Introdução

O domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica é caracterizado pela alta biodiversidade, tanto florística quanto fisionômica, explicada pelo alto grau de endemismo de populações de animais e vegetais (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Entre os domínios fitogeográficos com distribuição no território do Brasil, a Floresta Atlântica é o que abriga a maior riqueza de angiospermas conhecidas (BFG, 2015) e é considerado um *hotspot* para conservação biológica (Meyer *et al.*, 2000; Mittermeier *et al.*, 2011). Neste domínio fitogeográfico, onde predomina um grande gradiente latitudinal, ocorrem diferentes formações vegetais controladas por uma variedade de parâmetros climáticos (Oliveira-Filho & Fontes, 2000) e edáficos.

De todos os ecossistemas da Floresta Atlântica, as florestas montanas, situadas acima de 600 metros de altitude (Velooso *et al.*, 1991; IBGE, 2012), possuem altas proporções de espécies endêmicas (Safford, 2007; Fiaschi & Pirani, 2009; Vasconcelos, 2011; Moreira *et al.*, 2020). Estas são particularmente vulneráveis às alterações climáticas, pois combinam alta biodiversidade em condições de heterogeneidade topográfica (Malcolm *et al.*, 2006). Um exemplo é o Parque Nacional do Itatiaia que abriga 13% das espécies de angiospermas conhecidas da Floresta Atlântica e 58% das angiospermas da sua flora são endêmicas do Brasil (Moreira *et al.*, 2020). Em ecossistemas montanos as espécies respondem de maneira individualista às mudanças climáticas e suas taxas migratórias são geralmente mais rápidas do que as alterações climáticas em curso (Clark, 1998). Além disso, Sevegnani *et al.* (2016) revelam que alterações em parâmetros climáticos, como temperatura e pluviosidade, aliados a planaltos e serras são os principais fatores que influenciam a vegetação tanto em sua composição como estrutura.

A diversidade e a própria manutenção da Floresta Atlântica Montana enfrentam sérios desafios com o processo atual de mudanças climáticas (IPCC, 2013), especialmente o aquecimento global (Martinelli, 2007). Alguns estudos revelam que as comunidades vegetais alto-montanas são especialmente mais vulneráveis a esse fenômeno que as das terras baixas (Beniston *et al.*, 1997; Valência *et al.*, 2016). Dessa forma, é necessária a previsão de futuras áreas de distribuição dessas florestas em um

cenário de aquecimento global através de modelagem de distribuição de espécies, que necessita do entendimento da resposta de táxons montanos a eventos pretéritos de esfriamento e aquecimento global. Entre os cenários climáticos que podem ser empregados neste caso estão o esfriamento global durante o período conhecido como Último Máximo Glacial de 26.500 a 19.000 anos calibrados Antes do Presente (Clark *et al.*, 2009) e o Holoceno Médio entre 8.000 e 4.000 anos cal. AP (Walker *et al.*, 2012).

Durante o Último Máximo Glacial (ca. 22.000 anos cal. AP), a Floresta Atlântica nas costas dos estados de São Paulo (Pessenda *et al.*, 2012) e Espírito Santo (Buso Junior *et al.*, 2013; Buso Junior *et al.*, 2019; Francisquini *et al.*, 2020), sob clima mais frio e úmido, teve sua composição florística drasticamente alterada. Nesse período, houve maior representação de táxons alto montanos. Uma situação análoga é observada na Cratera de Colônia, no Planalto Paulista, onde durante o Pleistoceno Tardio é registrada a ocorrência simultânea de *Araucaria*, *Podocarpus* e *Hedyosmum* (Ledru *et al.*, 2009).

O Holoceno Médio, por outro lado, é um período de grande variabilidade climática que tem sido utilizado como análogo para mudanças climáticas em curso e simulações de cenários futuros (Cole, 2010; Mauri *et al.*, 2014; Yin & Berger, 2015). Essa fase também é marcada pelo aumento das temperaturas (Prado *et al.*, 2013) e por grande variação do nível relativo do mar global (Suguio & Martin, 1981; Ângulo *et al.*, 2006). Nesse sentido, observa-se a importância do Último Máximo Glacial e do Holoceno Médio para a compreensão da flora neotropical, especialmente sobre biogeografia de táxons sensíveis a variações na temperatura e umidade.

A primeira abordagem deste estudo é o teste da hipótese de migração latitudinal e altitudinal da Floresta Atlântica Alto-Montana na região do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, Município de São Paulo, SP, no Último Máximo Glacial e no Holoceno Médio. A segunda abordagem testa a hipótese da migração altitudinal de elementos florísticos adaptados a climas frios e úmidos durante o Médio Holoceno no Planalto do Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, a cerca de 2.300 m de elevação.

A migração altitudinal é apontada como uma das respostas de organismos às mudanças no clima sendo fundamental para a sobrevivência de táxons vulneráveis e sensíveis a mudanças nas temperaturas e regime pluviométrico anual (Engler *et al.*, 2009; Angelo & Daehler, 2013). Segundo Rull (2009) e Mosblech *et al.* (2011), a sobrevivência das populações vegetais em regiões montanhosas, sob rápidas mudanças

climáticas e expansão de condições ambientais atípicas como o aquecimento global, relaciona-se com a capacidade da população de persistir em pequenas áreas com condições microclimáticas favoráveis, em relação ao cenário regional, em locais comumente denominados por microrefúgios.

A terceira abordagem refere-se à precipitação polínica moderna nas duas áreas de estudo, uma vez que existe carência dessas análises em regiões montanhosas do domínio da Floresta Atlântica. Ademais, este estudo permite a discriminação de fontes autóctones e alóctones do sinal palinológico em sedimentos possibilitando uma interpretação paleoambiental mais robusta (Bush *et al.*, 2001; Salgado-Laboriau, 2007). No presente estudo a precipitação polínica é obtida por meio de coletores artificiais que registram a precipitação polínica acumulada em um ano fornecendo dados de influxo polínico anual, ou seja, o número de grãos por centímetro quadrado.

Estudos paleovegetacionais, tanto na fase glacial como no Holoceno, invariavelmente trazem discussões sobre a biogeografia e ecologia de *Araucaria angustifolia*, *Drimys brasiliensis*, *Hedyosmum brasiliense*, *Ilex*, *Lamanonia*, *Myrsine*, *Myrtaceae*, *Podocarpus*, *Symplocos* (*S.lanceolata* e *S.tenuifolia*) e *Weinmannia* (Figura 1) entre vários outros. Esses táxons possuem requerimentos ecológicos associados às condições climáticas frias e úmidas, sendo típicos da Floresta Atlântica Montana do sudeste do Brasil (Pinaya *et al.*, 2019; Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Colinvaux *et al.*, 1999; De Oliveira, 1992).

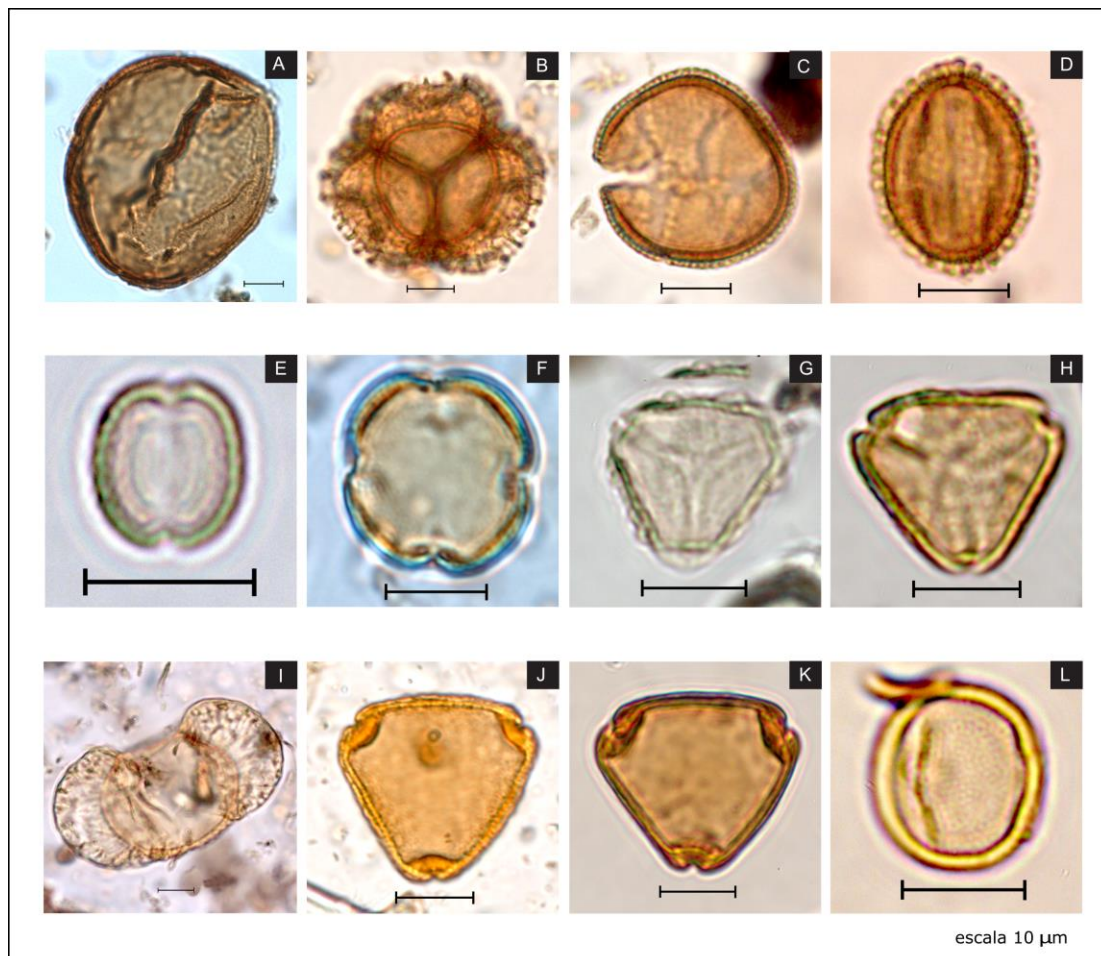
## 2.Objetivos

O principal objetivo desta dissertação é testar as hipóteses paleoecológicas postuladas para o Último Máximo Glacial e Holoceno Médio, por meio de análise palinológica, geoquímica orgânica (C, N, C/N,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) e datação por radiocarbono em dois testemunhos sedimentares de duas localidades no domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica com diferentes altitudes do Sudeste do Brasil. A primeira é o Núcleo Curucutu do Parque Estadual Serra do Mar (SP) com altitude entre 750 e 900 m. A segunda área localiza-se no Parque Nacional do Itatiaia (MG/RJ) com altitude máxima de 2.791 m.

A comprovação da hipótese para o Último Máximo Glacial do Núcleo Curucutu prevê a presença de grãos de pólen de táxons típicos da Floresta Atlântica Alto-Montana (Figura 1). Para o teste das hipóteses paleoecológicas relacionadas com o

Holoceno Médio são examinados em detalhe de porcentagens e concentrações polínicas, no perfil sedimentar, de alguns táxons polínicos com nicho ecológico tipicamente associados à vegetação Montana, adaptados a climas frios e úmidos (Figura 1). Dessa forma, a comprovação final da hipótese de migração altitudinal e formação de microrefúgios prevê a presença e/ou aumento significativo de táxons arbóreos de floresta montana na região do Planalto do Itatiaia, atualmente coberta por vegetação herbácea de altitude, e do Núcleo Curucutu na Serra do Mar de São Paulo, atualmente com vegetação de mosaico floresta/campo.

Entre os objetivos gerais destacam-se: a) analisar espectros da chuva polínica na vegetação alto-montana do domínio da Floresta Atlântica do sudeste do Brasil; b) utilizar dados elementares (COT, N, C/N) e isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) para caracterizar a origem da matéria orgânica sedimentar.



**Figura 1.** Grãos de pólen de táxons florísticos típicos da Floresta Atlântica Montana: (A) *Araucaria angustifolia*; (B) *Drimys brasiliensis*; (C) *Hedyosmum brasiliense*; (D) *Ilex*, (E) *Lamanonia*; (F) *Myrsine*; (G-H) Myrtaceae; (I) *Podocarpus*; (J-K) *Symplocos*: (J) *S.lanceolata*; (K) *S.tenuifolia*; (L) *Weinmannia*. Fotos: Maicon Alicrin da Silva.

### **3. Estrutura da dissertação**

Esta dissertação é composta pela Introdução Geral, três capítulos que exploram as hipóteses apresentadas na Introdução Geral seguidos de Discussão e Conclusões Gerais. Para subsidiar o refinamento de futuras interpretações paleoecológicas, o Capítulo 1 traz um estudo inédito sobre a chuva polínica moderna de dois importantes complexos montanhosos do Sudeste do Brasil: Serra do Mar no Núcleo Curucutu do Parque Estadual da Serra do Mar e Serra da Mantiqueira representada pelo Parque Nacional do Itatiaia. Enquanto os dois capítulos seguintes exploram as hipóteses paleoecológicas postuladas para o Último Máximo Glacial e Holoceno Médio.

Nesse sentido, no Capítulo 2 é realizado o teste da hipótese da migração da floresta ombrófila mista para o Núcleo Curucutu e a formação do mosaico de vegetação alto-montana e campos de altitude. E, por fim, o Capítulo 3 testa a hipótese da migração altitudinal de táxons da Floresta Atlântica Montana e formação de microrefúgios no Planalto do Itatiaia, acima de 2.200 metros de altitude, durante o Holoceno Médio, como resposta ao aquecimento generalizado das terras baixas.

### **4. Revisão bibliográfica**

#### **4.1. Paleotemperaturas e distribuição de florestas no Pleistoceno Tardio/Holoceno e forçantes climáticas**

Vários estudos paleoambientais em regiões neotropicais enfatizam a importância da temperatura como parâmetro climático. Contudo, esse entendimento está centrado principalmente na Amazônia, uma das regiões mais estudadas sobretudo para resolver as origens da sua alta biodiversidade (Colinvaux *et al.*, 1999) e para o entendimento de como esse ecossistema reagiu frente às mudanças climáticas durante o Último Máximo Glacial (UMG). Nessa fase, a temperatura do trimestre mais frio ficou entre 3,5 e 4,5°C mais baixa do que hoje em quase todo o território atual do Brasil (Arruda *et al.*, 2017). A redução de temperatura, em média de até 5°C na Bacia Amazônica, é consistente com várias estimativas para o UMG (Colinvaux *et al.*, 1996a; Colinvaux *et al.*, 1996b; Colinvaux *et al.*, 2000; Stute *et al.*, 1995; Pennington *et al.*, 2000; Van Der Hammen & Hooghiemstra, 2000). Estudos palinológicos também mostram condições mais frias associadas ao aumento da precipitação na maior parte da bacia, que provocaram grandes mudanças na cobertura vegetal da Região Amazônica,

especialmente pela migração altitudinal para terras baixas de *Podocarpus*, *Myrsine*, *Ilex* e *Hedyosmum* na Amazônia Ocidental brasileira no Parque Nacional do Pico da Neblina (Colinvaux *et al.*, 1996a; D’Apolito *et al.*, 2013; D’Apolito *et al.*, 2017). Segundo Cohen *et al.* (2014), nesse período, árvores de *Alnus*, gênero típico dos Andes, possivelmente se expandiram para as terras baixas da Amazônia Oriental do Brasil.

Para a Floresta Atlântica são postulados dois cenários paleoambientais durante o Último Máximo Glacial (UMG). O primeiro com os modelos de Carnaval e Moritz (2008), que a cobertura vegetal foi reduzida a três refúgios sendo denominados Refúgio de São Paulo, Refúgio de Pernambuco e Refúgio da Bahia. Enquanto o segundo cenário, proposto por Leite *et al.* (2016) e Arruda *et al.* (2017) com base na análise da distribuição de vegetação e de solos, confronta a hipótese de refúgio para a Floresta Atlântica no UMG. Esses autores sugerem a expansão da Floresta Atlântica em direção à Amazônia no UMG que possivelmente cobriu a plataforma continental brasileira, então exposta devido à queda do nível global do mar. Esse último cenário é apoiado pelas análises *multi-proxy* da Ilha do Cardoso (SP) (Pessenda *et al.*, 2012) e da Reserva Natural Vale (ES) (Francisquini *et al.*, 2020) em regiões costeiras, que evidenciam a ocorrência de vários elementos arbóreos da Floresta Atlântica Montana (e.g., *Podocarpus*, *Weinmannia*, *Symplocos* e *Myrsine*) durante fases úmidas e mais frias que o Presente no UMG.

No UMG é relatado o momento de maior incidência de *Araucaria* e *Podocarpus* em São Paulo (Pessenda *et al.*, 2009) e em Minas Gerais (De Oliveira, 1992; Raczka *et al.*, 2013; Raczka *et al.*, 2017) atribuídos à redução da temperatura na média anual entre 5°C a 7°C, porém úmidas. No entanto em Catas Altas Minas Gerais, de acordo com Behling & Licthe (1997), as condições climáticas durante o UMG foram interpretadas pelos autores como secas, uma vez que estes não levaram em consideração o fato de que *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus* são indicadores de umidade (Pinaya *et al.*, 2019). A expansão de *Podocarpus*, *Ilex* e *Myrsine* também é relatada durante o UMG para as regiões Centro-Oeste (e.g., Salgado-Labouriau *et al.*, 1997; Barberi *et al.*, 2000) e Nordeste (Medeiros, 2019; Ledru *et al.*, 2001) do Brasil. A expansão campestre no Sul do Brasil foi atrelada às condições climáticas secas e mais frias com redução na temperatura média anual de 5°C a 7°C em Santa Catarina e Paraná (Behling, 2002), chegando até 10°C no Rio Grande do Sul (Behling *et al.*, 2004). Entretanto, essas interpretações chocam-se diretamente com os resultados climáticos derivados de

análises geoquímicas em espeleotemas devido ao emprego de pólen de Poaceae por alguns pesquisadores como indicador exclusivo de condições climáticas secas (De Oliveira *et al.*, 2014).

Estudos paleoclimáticos discutem a importância dos eventos Heinrich Stadials no hemisfério norte para o clima da América do Sul. Esses fenômenos, em escala milenar, são caracterizados pela deposição massiva de detritos sedimentares transportados pelo gelo no Atlântico Norte (Heinrich, 1988; Hemming, 2004). A avaliação de Pinaya *et al.* (2019) de todos os registros palinológicos do Brasil que abrangem o período conhecido como Heinrich Stadial 1, entre 18.100 e 14.700 anos cal. AP, indica a presença de três rotas principais de táxons arbóreos alto-montanos. Segundo os autores, essas migrações teriam sido impulsionadas pela maior intensificação de incursões de massas de ar polar e pela preexistência de microrefúgios montanos, possivelmente surgidos durante o UMG. Ainda segundo Pinaya *et al.* (2019) a ocorrência moderna e simultânea de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze e *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl só é possível em áreas com temperaturas médias anuais de 17,5°C, com índices pluviométricos acima de 1.700 mm e sem estação seca.

Para o Holoceno Médio (entre 8.000 a 4.000 anos cal. AP) por outro lado, de acordo com uma compilação recente (Marcott *et al.*, 2013), baseando-se em vários *proxies* ambientais, as temperaturas médias anuais globais foram cerca de 0,7°C mais altas e as temperaturas extratropicais do hemisfério norte foram cerca de 1°C mais altas que nas condições pré-industriais. Por outro lado, poucos dados são encontrados na literatura científica sobre a variação de temperatura no Holoceno Médio do Brasil, mas alguns estudos palinológicos nos Andes colombianos (Wille *et al.*, 2001) e peruanos (Bush *et al.*, 2004) documentam uma tendência geral de aquecimento de ~1°C a 2°C desde o início do Holoceno até o presente consistente com os padrões de insolação nessas regiões.

No caso das regiões Sul e Sudeste do Brasil, Behling (2002) apresenta evidências palinológicas de climas predominantemente secos no Holoceno Médio e mais quentes que o atual. Essas mudanças teriam provocado a expansão de campos e retração de florestas. Novamente, a interpretação é baseada somente na redução da umidade, atrelada ao aumento de pólen de gramíneas (Poaceae). Esse mesmo panorama



paleoclimático foi descrito para as regiões Norte (e.g., Pessenda *et al.*, 2004), Nordeste (e.g., Pessenda *et al.*, 2010) e Centro-Oeste (e.g., Barberi *et al.*, 2000).

Os mecanismos e forçantes climáticas do Holoceno Médio responsáveis pelos diferentes índices pluviométricos no Brasil são a intensidade da insolação vigente até metade do Holoceno, culminando em menor intensidade da Monção Sul Americana de Verão (SAMS), especialmente no Sul e Sudeste até ~7.300 anos cal. AP (Cruz *et al.*, 2005; Cruz *et al.*, 2006; Cruz *et al.*, 2007; Bernal *et al.*, 2016). Além disso, houve mudança na posição da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) mais ao norte e menor intensidade da Zona de Convergência do Atlântico Sul (ZCAS), o que ocasionou variações na umidade (Cruz *et al.*, 2009).

Dados polínicos obtidos nas cadeias montanhosas do Sudeste do Brasil também estão disponíveis para a Serra de Botucatu (Bissa *et al.*, 2013; Bissa & Toledo, 2015), Monte Verde (Siqueira 2006; Siqueira, 2012), Morro de Itapeva (Behling, 1997), Serra do Itatiaia (Behling *et al.*, 2020), Serra dos Órgãos (Behling & Safford, 2010), Serra da Bocaina (Behling *et al.*, 2007), além da Serra do Caparaó (Pereira *et al.*, 2012). Estes estudos evidenciam que táxons florísticos montanos como *Araucaria angustifolia*, *Podocarpus*, *Drimys brasiliensis*, *Hedyosmum brasiliensis*, *Ilex*, *Myrsine*, *Symplocos*, *Weinmannia* e *Myrtaceae*, condicionados às condições climáticas de frio e umidade, têm apresentado expansão ascendente (migração altitudinal) durante o Holoceno Médio. No entanto, não são explorados pelos autores os processos ecológicos e biogeográficos que permearam estes acontecimentos, além da falta de estudos de chuva polínica para subsidiar as interpretações.

#### **4.2. Migração Altitudinal**

Dentre as respostas esperadas às alterações climáticas, especialmente ao aquecimento destacam-se alterações na distribuição geográfica (Engler *et al.*, 2009), mudanças na composição florística e alterações nos padrões de dominância (Harte & Shaw, 1995; Angelo & Daehler, 2013), alterações ecofisiológicas (Gustafson *et al.*, 2015) e fenológicas (Vitasse *et al.*, 2018) e previsões de extinções de populações de espécies de topo de montanha e migração altitudinal (Colwell *et al.*, 2008).

A migração altitudinal, apontada como uma das respostas dos organismos às mudanças no clima (Engler *et al.*, 2009; Angelo & Daehler, 2013), é frequentemente uma resposta individualizada das espécies e suas taxas migratórias podem ser mais lentas que as próprias mudanças climáticas (Clark, 1998). Segundo Colwell *et al.*

(2008) em decorrência da migração altitudinal, as espécies de topos de montanhas são mais suscetíveis à extinção. Além disso, é de se esperar que o isolamento geográfico de algumas espécies, confinadas a limites altitudinais máximos em topos de montanhas, não consigam migrar para cotas mais altas e por isso tornem-se extintas localmente (Assis & Mattos, 2016). Estudos como o de Pinaya *et al.* (2019) mostram que a migração se torna viável à medida que ocorre o estabelecimento de corredores migratórios que facilitam a movimentação das espécies através de microrefúgios pré-estabelecidos.

#### **4.3. Microrefúgios: Mecanismos geomorfológicos, microclimáticos e manutenção de espécies**

A identificação de microrefúgios e a caracterização dos fatores ambientais como temperatura e umidade que proporcionam o desenvolvimento de espécies vulneráveis são extremamente relevantes (Dobrowski, 2011). Locosselli *et al.* (2016), demonstraram que afloramentos rochosos produzem um microclima favorável para uma população de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl no Morro do Chapéu (BA) a 1.280 metros de altitude, em meio a vegetação de Caatinga. Esses blocos rochosos causam uma redução na temperatura média em 5°C e aumento na umidade média do ar em 12%, tornando esse local capaz de sustentar uma vegetação com maior índice de área foliar. Os autores concluíram com base na análise dendrológica que o estresse induzido pela temperatura é o principal fator limitante de crescimento para a população de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl dos afloramentos rochosos do Morro do Chapéu.

Segundo Rull (2009) e Mosblech *et al.* (2011), a sobrevivência de muitas populações sob rápidas mudanças climáticas depende de sua capacidade de sobreviver em pequenas áreas com condições microclimáticas favoráveis em relação à paisagem regional (microrefúgios), fora de sua área de distribuição principal (macrorefúgio). O conceito de “microrefúgio” foi introduzido por Rull *et al.* (1988) frente à necessidade de explicar a persistência no tempo de táxons de uma comunidade alto-montana do tepuis da Guiana venezuelana, no norte da América do Sul durante fases secas do Pleistoceno. Este conceito é considerado uma variante de longo prazo das metapopulações, em que a estabilidade microclimática substitui o fluxo gênico na determinação da sobrevivência dos táxons (Mosblech *et al.*, 2011).

Embora não tenhamos registros suficientes sobre a presença de microrefúgios durante o Holoceno Médio no Brasil, podemos inferir sua dinâmica durante períodos glaciais ou interglaciais (Dobrowski, 2011). Torna-se claro que uma área microrefúgio é fruto de uma longa história ambiental, especialmente em momentos de instabilidade climática (Rull, 2009; Mosblech *et al.*, 2011), tanto em momentos glaciais como interglaciais (Dobrowski, 2011). Microrefúgios são frequentemente atrelados a locais com fatores geológicos complexos como em áreas de montanhas (serras, cordilheiras, tepuis e planaltos) que possuem geomorfologia irregular, afloramentos rochosos e depressões geológicas (Vegas-Vilarrúbia *et al.*, 2012; Locosselli *et al.*, 2016; Valencia *et al.*, 2016; Wilson *et al.*, 2019; Rull & Vegas-Vilarrúbia, 2017). Estas áreas montanhosas estão associadas à vegetação campestre em seu topo e contém amplitude topográfica, permitindo a migração altitudinal e posteriormente o estabelecimento de espécies que possam explorar condições microclimáticas favoráveis para seu desenvolvimento tanto no passado como no presente (Vegas-Vilarrúbia *et al.*, 2012; Barbosa *et al.*, 2015; Locosselli *et al.*, 2016; Valencia *et al.*, 2016; Wilson *et al.*, 2019; Rull & Vegas-Vilarrúbia, 2017).

## 5.Referências Bibliográficas

- Angelo, C. L., & Daehler, C. C. (2013). Upward expansion of fire-adapted grasses along a warming tropical elevation gradient. *Ecography*, 36(5), 551-559.
- Angulo, R. J., Lessa, G. C., & de Souza, M. C. (2006). A critical review of mid-to late-Holocene sea-level fluctuations on the eastern Brazilian coastline. *Quaternary science reviews*, 25(5-6), 486-506.
- Arruda, D. M., Schaefer, C. E., Fonseca, R. S., Solar, R. R., & Fernandes-Filho, E. I. (2017). Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: New insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 47-56.
- Assis, M. V., & De Mattos, E. A. (2016). Vulnerabilidade da vegetação de campos de altitude às mudanças climáticas. *Oecologia Aust*, 20, 24-36.
- Barberi, M., Salgado-Labouriau, M. L., & Suguio, K. (2000). Paleovegetation and paleoclimate of “Vereda de Águas Emendadas”, central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 13(3), 241-254.

- Barbosa, N. P. D. U., Fernandes, G. W., & Sanchez-Azofeifa, A. (2015). A relict species restricted to a quartzitic mountain in tropical America: an example of microrefugium?. *Acta Botanica Brasilica*, 29(3), 299-309.
- Behling, H. (1997). Late Quaternary vegetation, climate and fire history from the tropical mountain region of Morro de Itapeva, SE Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 129(3-4), 407-422.
- Behling, H., & Lichte, M. (1997). Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical southeastern Brazil. *Quaternary research*, 48(3), 348-358.
- Behling, H. (2002). South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2), 19-27.
- Behling, H., Pillar, V. D., Orlóci, L., & Bauermann, S. G. (2004). Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203(3-4), 277-297.
- Behling, H., Dupont, L., Safford, H. D., & Wefer, G. (2007). Late Quaternary vegetation and climate dynamics in the Serra da Bocaina, southeastern Brazil. *Quaternary International*, 161(1), 22-31.
- Behling, H., & Safford, H. D. (2010). Late-glacial and Holocene vegetation, climate and fire dynamics in the Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro State, southeastern Brazil. *Global Change Biology*, 16(6), 1661-1671.
- Behling, H., Jantz, N., & Safford, H. D. (2020). Mid-and late Holocene vegetation, climate and fire dynamics in the Serra do Itatiaia, Rio de Janeiro State, southeastern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 274, 104152.
- Beniston, M., Diaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, 36(3-4), 233-251.
- Bernal, J. P., Cruz, F. W., Stríkis, N. M., Wang, X., Deininger, M., Catunda, M. C. A., ... & Auler, A. S. (2016). High-resolution Holocene South American monsoon history recorded by a speleothem from Botuverá Cave, Brazil. *Earth and Planetary Science Letters*, 450, 186-196.

- Bissa, W. M., Miklós, A. D. W., Medeanic, S., & Catharino, E. L. M. (2013). Palaeoclimatic and palaeoenvironmental changes in the Serra de Botucatu (Southeast Brazil) during the late Pleistocene and Holocene. *Journal of Earth Science & Climatic Change*, 4(1).
- Bissa, W. M., & de Toledo, M. B. (2015). Late Quaternary Vegetational Changes in a Marsh Forest in Southeastern Brazil with Comments on Prehistoric Human Occupation. *Radiocarbon*, 57(5), 737-753.
- Brazil Flora Group (BFG), Zappi, D. C., Filardi, F. L. R., Leitman, P., Souza, V. C., Walter, B. M., Pirani, J. R., ... & Forzza, R. C. (2015). Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4), 1085-1113.
- Bush, M. B., Moreno, E., de Oliveira, P. E., Asanza, E., & Colinvaux, P. A. (2001). The influence of biogeographic and ecological heterogeneity on Amazonian pollen spectra. *Journal of Tropical Ecology*, 729-743.
- Bush, M. B., Silman, M. R., & Urrego, D. H. (2004). 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hot spot. *Science*, 303(5659), 827-829.
- Buso Junior, A. A. B., Pessenda, L. C. R., de Oliveira, P. E., Cohen, M. C. L., Giannini, P. C. F., Schiavo, J. A., ... & Borotti Filho, M. A. (2013). Late Pleistocene and Holocene vegetation, climate dynamics, and Amazonian taxa in the Atlantic Forest, Linhares, SE Brazil. *Radiocarbon*, 55(2-3), 1747-1762.
- Buso Junior, A. A. B., Pessenda, L. C. R., Mayle, F. E., Lorente, F. L., Volkmer-Ribeiro, C., Schiavo, J. A., ... & Siqueira, G. S. (2019). Paleovegetation and paleoclimate dynamics during the last 7000 years in the Atlantic forest of Southeastern Brazil based on palynology of a waterlogged sandy soil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 264, 1-10.
- Carnaval, A. C., & Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1187-1201.
- Clark, J. S. (1998). Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist*, 152(2), 204-224.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., ... & McCabe, A. M. (2009). The last glacial maximum. *Science*, 325(5941), 710-714.

- Cohen, M. C. L., Rossetti, D. F., Pessenda, L. C. R., Friaes, Y. S., & De Oliveira, P. E. (2014). Late Pleistocene glacial forest of Humaitá—Western Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 415, 37-47.
- Cole, K. L. (2010). Vegetation response to early Holocene warming as an analog for current and future changes. *Conservation Biology*, 24(1), 29-37.
- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., Moreno, J. E., Miller, M. C., & Bush, M. B. (1996a). A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science*, 274(5284), 85-88.
- Colinvaux, P. A., Liu, K. B., de Oliveira, P., Bush, M. B., Miller, M. C., & Kannan, M. S. (1996b). Temperature depression in the lowland tropics in glacial times. *Climatic Change*, 32(1), 19-33.
- Collinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., & Moreno, E. (1999). *Amazon: Pollen Manual and Atlas: Pollen Manual and Atlas*. London and New York: Gordon and Breach (Harwood).
- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., & Bush, M. B. (2000). Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19(1-5), 141-169.
- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C., & Longino, J. T. (2008). Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322(5899), 258-261.
- Cruz, F. W., Burns, S. J., Karmann, I., Sharp, W. D., Vuille, M., Cardoso, A. O., ... & Viana, O. (2005). Insolation-driven changes in atmospheric circulation over the past 116,000 years in subtropical Brazil. *Nature*, 434(7029), 63-66.
- Cruz, F. W., Burns, S. J., Karmann, I., Sharp, W. D., & Vuille, M. (2006). Reconstruction of regional atmospheric circulation features during the late Pleistocene in subtropical Brazil from oxygen isotope composition of speleothems. *Earth and Planetary Science Letters*, 248(1-2), 495-507.
- Cruz, F. W., Burns, S. J., Jercinovic, M., Karmann, I., Sharp, W. D., & Vuille, M. (2007). Evidence of rainfall variations in Southern Brazil from trace element ratios (Mg/Ca and Sr/Ca) in a Late Pleistocene stalagmite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 71(9), 2250-2263.

- Cruz, F. W., Vuille, M., Burns, S. J., Wang, X., Cheng, H., Werner, M., ... & Nguyen, H. (2009). Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. *Nature Geoscience*, 2(3), 210-214.
- D'Apolito, C., Absy, M. L., & Latrubesse, E. M. (2013). The Hill of Six Lakes revisited: new data and re-evaluation of a key Pleistocene Amazon site. *Quaternary Science Reviews*, 76, 140-155.
- D'Apolito, C., Absy, M. L., & Latrubesse, E. M. (2017). The movement of pre-adapted cool taxa in north-central Amazonia during the last glacial. *Quaternary Science Reviews*, 169, 1-12.
- De Oliveira, P. E. (1992). A palynological record of late Quaternary vegetational and climatic change in southeastern Brazil (Doctoral dissertation, The Ohio State University).
- De Oliveira, P. E., Garcia, M. J., Medeiros, V. B., Pessenda, L. C., Sallun, A. E., Suguio, K., & Santos, R. A. (2014). Paleoclimas e Paleovegetação do Quaternário no Estado de São Paulo, Brasil. *Paleontologia: Cenários de Vida. Paleoclimas*. Rio de Janeiro: Interciência.
- Dobrowski, S. Z. (2011). A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 17(2), 1022-1035.
- Engler, R., Randin, C. F., Vittoz, P., Czaka, T., Beniston, M., Zimmermann, N. E., & Guisan, A. (2009). Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter?. *Ecography*, 32(1), 34-45.
- Fiaschi, P., & Pirani, J. R. (2009). Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5), 477-496.
- Francisquini, M. I., Lorente, F. L., Pessenda, L. C. R., Buso Junior, A. A., Mayle, F. E., Cohen, M. C. L., ... & Macario, K. (2020). Cold and humid Atlantic Rainforest during the last glacial maximum, northern Esprito Santo state, southeastern Brazil. *Quaternary Science Reviews*, 244, 106489.
- Gustafson, E. J., De Bruijn, A. M., Pangle, R. E., Limousin, J. M., McDowell, N. G., Pockman, W. T., ... & Kubiske, M. E. (2015). Integrating ecophysiology and forest landscape models to improve projections of drought effects under climate change. *Global Change Biology*, 21(2), 843-856.

- Harte, J., & Shaw, R. (1995). Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. *Science*, 267(5199), 876-880.
- Heinrich, H. (1988). Origin and consequences of cyclic ice rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary research*, 29(2), 142-152.
- Hemming, S. R. (2004). Heinrich events: Massive late Pleistocene detritus layers of the North Atlantic and their global climate imprint. *Reviews of Geophysics*, 42(1).
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (2012). *Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos*. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro: IBGE.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P. M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Ledru, M. P., Cordeiro, R. C., Dominguez, J. M. L., Martin, L., Mourguiart, P., Sifeddine, A., & Turcq, B. (2001). Late-Glacial cooling in Amazonia inferred from pollen at Lagoa do Caçó, Northern Brazil. *Quaternary Research*, 55(1), 47-56.
- Ledru, M. P., Mourguiart, P., & Riccomini, C. (2009). Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271(1-2), 140-152.
- Leite, Y. L., Costa, L. P., Loss, A. C., Rocha, R. G., Batalha-Filho, H., Bastos, A. C., ... & Pardini, R. (2016). Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 1008-1013.
- Locosselli, G. M., Cardim, R. H., & Ceccantini, G. (2016). Rock outcrops reduce temperature-induced stress for tropical conifer by decoupling regional climate in



- the semiarid environment. *International journal of biometeorology*, 60(5), 639-649.
- Malcolm, J. R., Liu, C., Neilson, R. P., Hansen, L., & Hannah, L. E. E. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 20(2), 538-548.
- Marcott, S. A., Shakun, J. D., Clark, P. U., & Mix, A. C. (2013). A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. *Science*, 339(6124), 1198-1201.
- Martinelli, G. (2007). Mountain biodiversity in Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 30(4), 587-597.
- Mauri, A., Davis, B. A. S., Collins, P. M., & Kaplan, J. O. (2014). The influence of atmospheric circulation on the mid-Holocene climate of Europe: a data-model comparison. *Climate of the Past*, 10(5), 1925.
- Medeiros, V. B. D. (2018). Microfósseis em depósitos quaternários de megafauna no Nordeste do Brasil e seu significado paleoambiental (Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo).
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). *Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots*. In *Biodiversity hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Moreira, M. M., Carrijo, T. T., Alves-Araújo, A., Amorim, A. M., Rapini, A., da Silva, A. V., ... & Couto, D. R. (2020). Using online databases to produce comprehensive accounts of the vascular plants from the Brazilian protected areas: The Parque Nacional do Itatiaia as a case study. *Biodiversity Data Journal*, 8.
- Mosblech, N. A. S., Bush, M. B., & van Woesik, R. (2011). On metapopulations and microrefugia: palaeoecological insights. *Journal of Biogeography*, 38(3), 419-429.
- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate 1. *Biotropica*, 32(4b), 793-810.

- Pennington, T. R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Pereira, N. V., Safford, H. D., & Behling, H. (2012). Holocene vegetation and fire history of the Serra do Caparaó, SE Brazil. *The Holocene*, 22(11), 1243-1250.
- Pessenda, L. C. R., Gouveia, S. E. M., Aravena, R., Boulet, R., & Valencia, E. P. E. (2004). Holocene fire and vegetation changes in southeastern Brazil as deduced from fossil charcoal and soil carbon isotopes. *Quaternary international*, 114(1), 35-43.
- Pessenda, L. C. R., De Oliveira, P. E., Mofatto, M., de Medeiros, V. B., Garcia, R. J. F., Aravena, R., ... & Etchebehere, M. L. (2009). The evolution of a tropical rainforest/grassland mosaic in southeastern Brazil since 28,000 14C yr BP based on carbon isotopes and pollen records. *Quaternary Research*, 71(3), 437-452.
- Pessenda, L. C. R., Gouveia, S. E. M., de Souza Ribeiro, A., De Oliveira, P. E., & Aravena, R. (2010). Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297(3-4), 597-608.
- Pessenda, L. C. R., Vidotto, E., De Oliveira, P. E., Buso Junior, A. A., Cohen, M. C. L., de Fátima Rossetti, D., ... & Bendassolli, J. A. (2012). Late Quaternary vegetation and coastal environmental changes at Ilha do Cardoso mangrove, southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 363, 57-68.
- Pinaya, J. L., Cruz, F. W., Ceccantini, G. C., Corrêa, P. L., Pitman, N., Vemado, F., ... & Stríkis, N. M. (2019). Brazilian montane rainforest expansion induced by Heinrich Stadial 1 event. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14.
- Prado, L., Wainer, I., Chiessi, C., Ledru, M. P., & Turcq, B. (2013). A mid-Holocene climate reconstruction for eastern South America. *Climate of the Past*, European Geosciences Union (EGU), 2013, 9 (5), pp.2117-2133.
- Raczka, M. F., De Oliveira, P. E., Bush, M., & McMichael, C. H. (2013). Two paleoecological histories spanning the period of human settlement in southeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science*, 28(2), 144-151.
- Raczka, M. F., Bush, M. B., & De Oliveira, P. E. (2017). The collapse of megafaunal populations in southeastern Brazil. *Quaternary Research*, 89(1), 103-118.

- Rull V, Schubert C, Aravena R (1988). Palynological studies in the Venezuelan Guayana Shield: preliminary results. *Current Research in the Pleistocene*. 1988;5:54-6.
- Rull, V. (2009). Microrefugia. *Journal of Biogeography*, 36(3), 481-484.
- Rull, V., & Vegas-Vilarrúbia, T. (2017). Potential Responses of Vascular Plants from the Pristine “Lost World” of the Neotropical Guayana Highlands to Global Warming: Review and New Perspectives. *Frontiers in Plant Science*, 8, 81.
- Safford, DeForest, H. (2007). Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 34(10), 1701-1722.
- Salgado-Labouriau, M. L. (2007). *Critérios e técnicas para o Quaternário*. São Paulo: Edgard Blucher.
- Salgado-Labouriau, M. L., Casseti, V., Ferraz-Vicentini, K. R., Martin, L., Soubiès, F., Suguio, K., & Turcq, B. (1997). Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128(1), 215-226.
- Sevegnani, L., Uhlmann, A., de Gasper, A. L., Meyer, L., & Vibrans, A. C. (2016). Climate affects the structure of mixed rain forest in southern sector of Atlantic domain in Brazil. *Acta Oecologica*, 77, 109-117.
- Siqueira, E. D. (2006). História ecológica da floresta de Araucária durante o Quaternário Tardio no setor sul da Serra da Mantiqueira: análises sedimentológicas e palinológicas na região de Monte Verde (MG) (Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo).
- Siqueira, E. D. (2012). A floresta de Araucária em Monte Verde (MG): história sedimentológica, palinológica e isotópica desde o último máximo glacial (Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo).
- Stute, M., Forster, M., Frischkorn, H., Serejo, A., Clark, J. F., Schlosser, P., ... & Bonani, G. (1995). Cooling of tropical Brazil (5 C) during the last glacial maximum. *Science*, 269(5222), 379-383.
- Suguio, K., & Martin, L. (1981). Significance of Quaternary sea-level fluctuations for delta construction along the Brazilian coast. *Geo-marine letters*, 1(3-4), 181-185.
- Valencia, B. G., Matthews-Bird, F., Urrego, D. H., Williams, J. J., Gosling, W. D., & Bush, M. (2016). Andean microrefugia: testing the Holocene to predict the Anthropocene. *New Phytologist*, 212(2), 510-522.

- Van Der Hammen, T., & Hooghiemstra, H. (2000). Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19(8), 725-742.
- Vasconcelos, M. F. D. (2011). O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil?. *Brazilian Journal of Botany*, 34(2), 241-246.
- Vegas-Vilarrúbia, T., Nogué, S., & Rull, V. (2012). Global warming, habitat shifts and potential refugia for biodiversity conservation in the neotropical Guayana Highlands. *Biological Conservation*, 152, 159-168.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., & Lima, J.C.A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE.
- Vitasse, Y., Signarbieux, C., & Fu, Y. H. (2018). Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(5), 1004-1008.
- Walker, M. J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L. C., Fisher, D. A., Long, A. J., ... & Weiss, H. (2012). Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science*, 27(7), 649-659.
- Wille, M., Hooghiemstra, H., Behling, H., van der Borg, K., & Negret, A. J. (2001). Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 kyr. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10(2), 61-77.
- Wilson, O. J., Walters, R. J., Mayle, F. E., Lingner, D. V., & Vibrans, A. C. (2019). Cold spot microrefugia hold the key to survival for Brazil's Critically Endangered Araucaria tree. *Global Change Biology*, 25(12), 4339-4351.
- Yin, Q., & Berger, A. (2015). Interglacial analogues of the Holocene and its natural near future. *Quaternary Science Reviews*, 120, 28

## Conclusões Gerais

---

Nesta dissertação, explorou-se, sob diferentes perspectivas dados palinológicos e geoquímicos orgânicos do Núcleo Curucutu do Parque Estadual da Serra do Mar e Parque Nacional do Itatiaia com o intuito de realizar o teste de hipóteses paleoecológicas, relacionadas com migração altitudinal e formação de microrefúgios com táxons montanos durante Pleistoceno Tardio e Holoceno na Floresta Atlântica Montana do Sudeste do Brasil. Assim de forma geral pode-se tirar as seguintes conclusões:

1. A hipótese de migração da Floresta Atlântica Alto Montana, altitudinal e longitudinal foi comprovada para o período do UMG no Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar, bem como a presença da fisionomia em mosaico floresta/campo nos últimos 25.000 anos cal AP;
2. A presença de *Araucaria angustifolia* no UMG, no Núcleo Curucutu, evidencia a depressão nas paleotemperaturas entre 4 e 5° nas temperaturas médias anuais;
3. Durante o Holoceno Médio, no Núcleo Curucutu, vários elementos da Floresta Alto Montana, especialmente *Podocarpus*, *Drimys*, *Symplocos tenuifolia* e *Weinmannia* se mantiveram em microrefúgios, provavelmente devido a manutenção de umidade e clima ameno favorável. Pode-se supor que esta região se tornou receptora de imigrantes oriundos de locais em condições climáticas mais secas;
4. A migração altitudinal de táxons arbóreos/arbustivos no Planalto de Itatiaia, durante o Holoceno Médio, foi caracterizada por duas fases distintas. A primeira, por volta de 6.200 anos cal. AP, com a presença de *Styrax*, *Baccharis*, *Hedyosmum* e *Symplocos lanceolata*, entre outros. A segunda fase, com início há 5500 anos cal. AP, é marcada pela chegada de *Araucaria angustifolia*, *Podocarpus*, *Myrsine* e *Drimys brasiliensis*. Os dados palinológicos sugerem que nessa época esses elementos formavam microrefúgios, como capões, dispersos na vegetação campestre acima de 2200 m de elevação;
5. O limite máximo da linha de árvores teve deslocamento estimado entre 150 e 200 m, situando-se em ca. 2386 m de elevação, provavelmente devido ao aquecimento de

0,5°C a 1°C na temperatura média anual durante o período de 6.213 e 4.255 anos cal. AP no Planalto do Itatiaia;

6. O estudo da chuva polínica moderna dessas duas regiões montanhosas do Sudeste do Brasil contribuiu para o entendimento da relação entre pólen-composição florística-fisionomia da vegetação de altitude;

7. Este estudo recomenda futuras análises de chuva polínica moderna na região da Floresta Atlântica Montana, especialmente utilizando parcelas com a identificação dos táxons vegetais que circundam o coletor polínico. Também se recomenda que esses estudos estendam a amostragem de forma interanual de dois a três anos. Recomenda-se a utilização do coletor *Oldfield* modificado com algodão para realização de estudos de chuva polínica moderna em regiões montanhosas do Sudeste do Brasil.