

Parte III

FOTO: ANDERSON SEVILHA

Comunidades de animais

A close-up photograph of a green parrot with yellow and orange facial patches, perched on a dark brown branch. The parrot is holding a piece of reddish-brown fruit in its beak. The background is a soft-focus blue and green, suggesting a natural habitat.

Capítulo 12

A importância relativa
dos processos
biogeográficos na
formação da avifauna
do Cerrado e de outros
biomas brasileiros

FOTO: ROBSON SILVA-FOSFERTIL

José Maria Cardoso da Silva
Conservação Internacional
Belém, PA

Marcos Pêrsio Dantas Santos
Universidade Federal do Piauí
Teresina, PI



INTRODUÇÃO

O Cerrado sempre foi identificado como um dos mais distintos biomas sul-americanos. Centenas de espécies de animais e plantas são endêmicas deste bioma (Müller, 1973; Rizzini, 1979; Cracraft, 1985; Haffer, 1985; Myers *et al.*, 2000), sendo, portanto, testemunhas de uma longa e dinâmica história evolutiva. Tal história teve como palco os antigos, mas nem por isso estáveis, planaltos do Brasil Central (Ab'Saber, 1983; Brasil & Alvarenga, 1989; Silva, 1997). Apesar de suas características fascinantes, a distribuição e a evolução da biota do Cerrado continuam ainda muito pouco investigadas, com um esforço científico inferior ao que foi alocado para se compreender a evolução das ricas florestas sul-americanas (Silva, 1995a).

Este capítulo tem como objetivo fazer um breve resumo sobre o que se conhece sobre a composição, diversidade e evolução da avifauna do Cerrado. Ele é organizado em três seções. A primeira descreve resumidamente as principais características ambientais do

bioma do Cerrado que, de alguma forma, interferem na distribuição das espécies de aves na região. A segunda seção apresenta uma síntese sobre o que se conhece e o que precisa ser conhecido a respeito da composição e a diversidade da avifauna do Cerrado em uma escala regional. A última seção compara a avifauna do Cerrado com as avifaunas dos biomas adjacentes e, como consequência, apresenta uma hipótese sobre a importância relativa dos processos biogeográficos na formação da avifauna destas regiões. Desse modo, esta seção, também, discute as implicações desta hipótese para o estabelecimento de propostas para a conservação da avifauna em cada um dos grandes biomas brasileiros.

O CERRADO: CONTEXTO GEOGRÁFICO

O Cerrado é a maior região de savana tropical na América do Sul, com cerca de 1,8 milhão de km². O Cerrado inclui grande parte do Brasil Central e partes do nordeste do Paraguai e leste da Bolívia

(Figura 1). O bioma ocupa uma posição central na América do Sul e, por isso, limita-se com todos os maiores biomas de terras baixas do continente. Ao norte, o Cerrado possui limites com a Amazônia, a nordeste com a Caatinga, a leste e sudeste com a Floresta Atlântica e a sudoeste com o Chaco e o Pantanal. Nenhum outro bioma sul-americano possui esta diversidade de contatos biogeográficos com biomas tão distintos.

A maior parte do Cerrado está sobre planaltos sedimentares ou cristalinos, que formam grandes blocos homogêneos separados entre si por uma rede de depressões periféricas ou interplanálticas (Brasil & Alvarenga, 1989). Esta variação geomorfológica ajuda a explicar, pelo menos em parte, a distribuição dos grandes tipos de vegetação na região (Cole, 1986). O topo dos planaltos (500 a 1.700m) é geralmente plano e revestido principalmente pela vegetação do cerrado (ver revisões em Eiten, 1972, 1990; Furley & Ratter, 1988; Ribeiro & Walter, 1998), com florestas ribeirinhas formando corredores lineares ao longo dos cursos d'água. Em contraste, as

depressões periféricas (100-500m), apesar de serem planas e pontuadas com relevos residuais, são muito mais heterogêneas, pois são revestidas por diferentes tipos de vegetação, tais como cerrados, florestas mesofíticas e extensas florestas ribeirinhas. De acordo com mapa publicado pelo IBGE (1998), estima-se que a vegetação do cerrado (incluindo campos rupestres e florestas ribeirinhas associadas) ocupe 72% do bioma Cerrado. O restante do bioma é coberto por mosaicos (áreas de tensão ecológica, segundo Brasil, 1998) compostos por cerrado e florestas mesofíticas (24%) ou somente por florestas mesofíticas (4%).

As florestas ribeirinhas estão presentes em quase todo o bioma, tanto sobre os planaltos como sobre as depressões. Oliveira-Filho & Ratter (2002) estimaram em 10% a área recoberta por matas galeria no bioma Cerrado. As florestas ribeirinhas estão associadas à complexa rede de drenagem regional, que inclui parte das bacias de alguns dos principais rios sul-americanos, tais como o São Francisco,

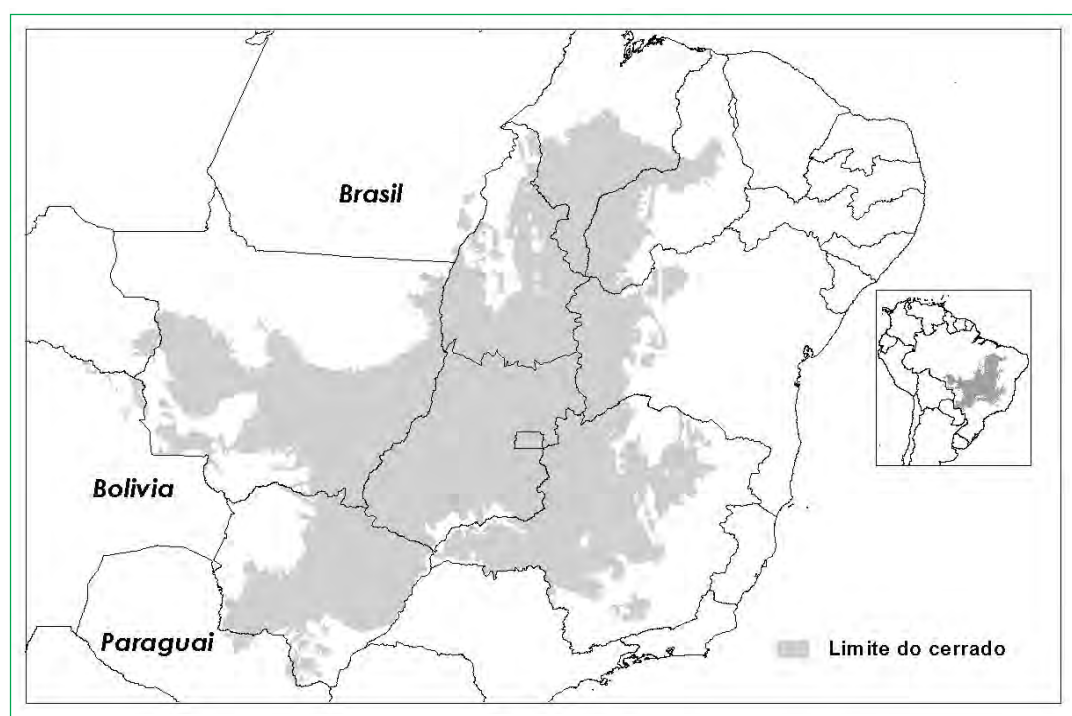


Figura 1
O bioma do Cerrado no contexto da América do Sul. Note a posição central do Cerrado no continente

o Tocantins, o Araguaia e o Paraguai (Innocencio, 1989). A partir destes planaltos, estes rios correm para diferentes direções, propiciando a oportunidade de contato entre as suas florestas ribeirinhas e as florestas ribeirinhas existentes nos biomas adjacentes.

Encraves de cerrado são encontrados isolados em outros biomas brasileiros, como a Amazônia, Floresta Atlântica e Caatinga (Eiten, 1972). Estes encraves são verdadeiros laboratórios naturais para o estudo da diferenciação ecológica e evolutiva de populações que estão passando pelo processo de isolamento geográfico, pois suas biotas são testemunhas de uma época, na qual a vegetação do cerrado possuía uma distribuição muito mais extensa do que a atual (Cole, 1986). Infelizmente, muitos destes encraves foram parcialmente ou totalmente alterados pela expansão das atividades humanas nestas regiões.

DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO DA AVIFAUNA DO CERRADO

O que se conhece?

Silva (1995b) apresentou uma síntese sobre a diversidade da avifauna do Cerrado. Foram registradas 837 espécies de aves para a região, distribuídas em 64 famílias. Destas, 759 (90,7%) se reproduzem dentro do bioma, 26 (3,1%) são migrantes do hemisfério norte, 12 (1,5%) são migrantes do sul da América do Sul, 8 (0,9%) são possivelmente migrantes altitudinais das montanhas do sudeste brasileiro e 32 (3,8%) possuem o *status* desconhecido. Desde que esta lista foi publicada, 19 espécies foram registradas pela primeira vez para o bioma (Tabela 1). Todas estas espécies, com exceção da narceja-de-bico-torto (*Rostratula semicollaris*), possivelmente se

reproduzem na região (Tabela 1). Assim, a avifauna do Cerrado passa a ter 856 espécies, das quais 777 (90,7%) se reproduzem na região.

Silva (1995b) listou 29 espécies de aves endêmicas ao bioma Cerrado. Desde então, uma nova espécie endêmica foi descrita, *Suiriri islerorum* (Zimmer *et al.*, 2001), aumentando este número para 30. Esta alteração combinada com os novos registros de espécies para o Cerrado, mantém em 3,8% a porcentagem de espécies residentes endêmicas ao bioma. Silva (1995b) não definiu claramente os critérios utilizados para considerar uma espécie como endêmica ao bioma, o que gerou críticas à classificação de uma ou outra espécie. Assim, é necessária uma descrição dos dois critérios utilizados. O primeiro critério adotado foi o grau de sobreposição entre a distribuição geográfica conhecida da espécie e a região nuclear do domínio morfo-climático do Cerrado, tal como delimitado por Ab'Saber (1977). O limite mínimo de sobreposição para a espécie ser considerada como endêmica foi definido em 95%.

Este critério poderia ser utilizado isoladamente e já seria satisfatório, mas várias espécies de aves que possuem grande parte de suas distribuições dentro do bioma do Cerrado, possuem também populações isoladas em manchas de savana que estão isoladas no núcleo de outros biomas brasileiros ou nas complexas zonas de transição entre o Cerrado e os biomas adjacentes. Por causa disso, um segundo critério teve que ser adotado para classificar uma espécie como endêmica ou não: a distância da população isolada em relação à borda mais próxima da região nuclear do domínio morfoclimático do Cerrado. A partir das medidas de largura

das zonas de transição entre o Cerrado e os outros biomas adjacentes, definiu-se como critério a distância máxima de 430km, pois esta é a largura máxima da zona de transição entre o domínio do Cerrado e os domínios da Amazônia e Floresta Atlântica (Silva, 1996). Os dois critérios foram utilizados de forma combinada. Assim, espécies como o cigarra-do-campo (*Neothraupis fasciata*), que possui uma população isolada nas savanas do Amapá, a mais de 700km de distância da borda mais próxima do bioma do Cerrado, não foi considerada como endêmica ao bioma. Em contraste, o papa-moscas-de-costas-cinza (*Polystictus superciliaris*), que é encontrada somente nos campos rupestres do Espinhaço e em ilhas de vegetação aberta na Mantiqueira, foi considerada como endêmica, pois a maior parte de sua distribuição está no

bioma do Cerrado e a distância das populações isoladas, em relação à borda do bioma, é inferior a 430km. Este estudo sugere que se use o termo “quase-endêmico” para as espécies que preenchem somente o primeiro dos critérios descritos aqui.

Silva (1995b) classificou a avifauna do Cerrado em três categorias ecológicas de acordo com a dependência das espécies em relação às florestas da região. Espécies dependentes são aquelas que se alimentam e se reproduzem principalmente em florestas, incluindo aí o cerradão, as florestas secas e as florestas ribeirinhas. Espécies independentes de floresta são aquelas espécies que se alimentam e se reproduzem principalmente no cerrado e em outros tipos de vegetação aberta. Por fim, espécies semidependentes são

Tabela 1. Novas espécies de aves registradas para o bioma Cerrado após a publicação de Silva (1995b).

Espécie	Referência
<i>Nothura boraquira</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Rollandia rolland</i>	Bagno & Rodrigues (1998)
<i>Rostratula semicollaris</i>	Robbins <i>et al.</i> (1999)
<i>Columbina passerina</i>	Antas (1995)
<i>Asio flammeus</i>	Bagno & Rodrigues (1998)
<i>Chordeiles vielliardi</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Caprimulgus longirostris</i>	Bagno & Rodrigues (1998)
<i>Phaethornis eurynome</i>	Bagno & Marinho-Filho (2001)
<i>Sakesphorus cristatus</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Fluvicola nengeta</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Suiriri islerorum</i>	Zimmer <i>et al.</i> (2001)
<i>Phylloscartes eximius</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Phylloscartes roquettei</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Xenopsaris albinucha</i>	Robbins <i>et al.</i> (1999)
<i>Polioptila plumbea</i>	Kirwan <i>et al.</i> (2001)
<i>Embernagra platensis</i>	Robbins <i>et al.</i> (1999)
<i>Haplospiza unicolor</i>	Antas (1985)
<i>Paroaria coronata</i>	Robbins <i>et al.</i> (1999)
<i>Cacicus chrysopterus</i>	Robbins <i>et al.</i> (1999)

espécies que podem se alimentar ou se reproduzir tanto em florestas como em áreas abertas na região. Esta classificação é grosseira, porque não leva em conta a grande variação estrutural que existe tanto entre as florestas como entre os diferentes tipos de cerrado e outras áreas abertas (Ribeiro & Walter, 1998). Entretanto, ela é suficiente para mostrar que a grande maioria (393; 51,8%) das espécies de aves residentes no bioma do Cerrado são dependentes de floresta, enquanto 208 são independentes e 158 são semidependentes. Com a inclusão das novas espécies de aves registradas neste bioma, o número de espécies por categoria passa a ser o seguinte: dependentes (399), semidependentes (161) e independentes (218). Estes resultados significam que as florestas do bioma do Cerrado, mesmo cobrindo menos de 10% da região, abrigam total ou parcialmente cerca de 72,0% da diversidade total de espécies na região. Assim, pode-se descrever a avifauna do Cerrado como predominantemente florestal, vivendo em um bioma coberto principalmente por savanas.

O que precisa ser conhecido?

Silva (1995c) avaliou o estado do inventário da avifauna do Cerrado e descobriu que grande parte do bioma nunca teve sua avifauna estudada minimamente. Como “minimamente estudada”, Silva (1995c) considerou todas aquelas localidades onde pelo menos 80 espécimes foram coletados ou pelo menos uma lista com 100 espécies foi produzida. Estes números foram utilizados porque correspondiam aos resultados mínimos que poderiam ser obtidos entre 3 e 4 dias de trabalho de campo intensivo na região do cerrado. Mesmo adicionando-se todos os esforços

de pesquisa feitos nos últimos seis anos, nota-se que a situação pouco se modificou. Apesar das localidades de amostragem de aves cobrirem grande parte do bioma (Figura 2a), o esforço feito na maioria destas localidades foi abaixo do mínimo exigido para que a localidade pudesse ser considerada como minimamente amostrada. O mapa, somente com as localidades consideradas como “minimamente amostradas” (Figura 2b), permite a identificação das áreas mais importantes para serem inventariadas na região: Maranhão, Piauí, Bahia, Tocantins, leste do Mato Grosso do Sul, central Mato Grosso do Sul e sudoeste de Minas Gerais.

Dentro destas áreas prioritárias, todos os ambientes devem ser amostrados para que a avifauna local possa ser conhecida adequadamente. Entretanto, é possível analisar as curvas históricas de descobrimento de espécies de aves dependentes, semidependentes e independentes de floresta em uma escala regional (Figura 3), a fim de identificar em quais *macrohabitats* há maior probabilidade de encontrar novas espécies de aves para o Cerrado. As curvas de descobrimento das espécies semidependentes e independentes subiram rapidamente nos primeiros anos de exploração ornitológica do bioma do Cerrado, para depois apresentarem um crescimento muito pequeno ao longo dos anos. Em contraste, a curva de descobrimento de espécies de aves dependentes de floresta continua a crescer e não mostra qualquer sinal de estabilização. Com base nesta análise simples é possível prever que: (a) se novas espécies de aves forem registradas no bioma do Cerrado, elas serão encontradas principalmente nas florestas da região; (b) novas espécies de florestas continuam a serem registradas, devido

à avifauna deste tipo de ambiente apresentar maior *turnover* de espécies do que a avifauna das áreas abertas; (c) a avifauna semidependente e independente de floresta no bioma do Cerrado pode ser considerada, pelo menos em uma escala regional, como bem conhecida. A análise de Cavalcanti (1999) apóia a predição *b*, pois, ao comparar listas de aves de várias localidades dentro do bioma Cerrado, foi encontrado que a maior parte das diferenças em espécies está associada aos elementos florestais e aquáticos e não aos elementos de cerrado.

Apesar das limitações do conhecimento científico, as aves constituem-se no grupo zoológico mais bem conhecido de todo o bioma do Cerrado. Como os *habitats*, onde a maioria das espécies ocorre são conhecidos, é possível, portanto, modelar a distribuição de muitas espécies, por meio da integração entre os registros (de coleções, de campo e da literatura) e mapas detalhados de vegetação ou paisagens. Este tipo simples de modelagem pode ser feito, facilmente, com programas de sistemas de informação geográfica disponíveis atualmente. Entretanto, é necessário

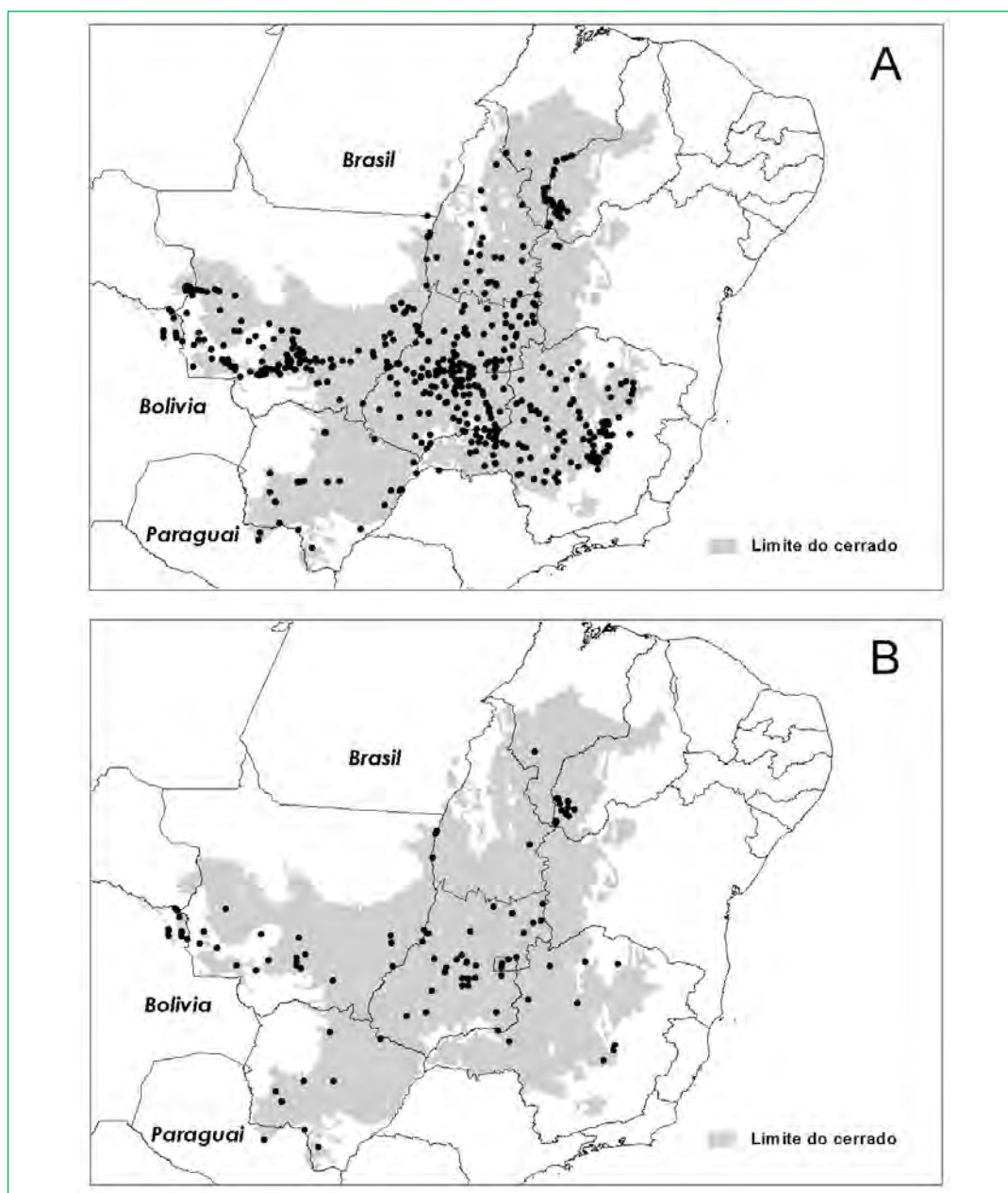


Figura 2
Localidades de amostragem de aves no Cerrado: (a) todas as localidades e (b) somente as localidades consideradas como "minimamente amostradas" (modificado a partir de Silva 1995c).

também que os mapas de distribuição potencial gerados pela modelagem sejam revistos por especialistas que conheçam bem tanto as espécies e suas necessidades ecológicas como as paisagens da região. Esta etapa é fundamental, pois ela ajuda na definição mais precisa dos possíveis limites das distribuições das espécies assim como na eliminação de possíveis erros causados por registros antigos, baseados em taxonomia ultrapassada. Como qualquer mapa de distribuição é uma hipótese, o sucesso desta metodologia para a determinação de distribuições potenciais das espécies pode ser avaliado de forma criteriosa por intermédio de trabalhos de campo bem planejados. Mapas com a distribuição potencial de espécies que foram gerados a partir de uma metodologia explícita e com pressupostos bem fundamentados são muito úteis em estudos biogeográficos e no planejamento para conservação, entre outras aplicações. Não se recomendam, pelo menos em escala regional, análises baseadas em mapas grosseiros publicados em obras como, por exemplo, Ridgely & Tudor (1989, 1994), pois a

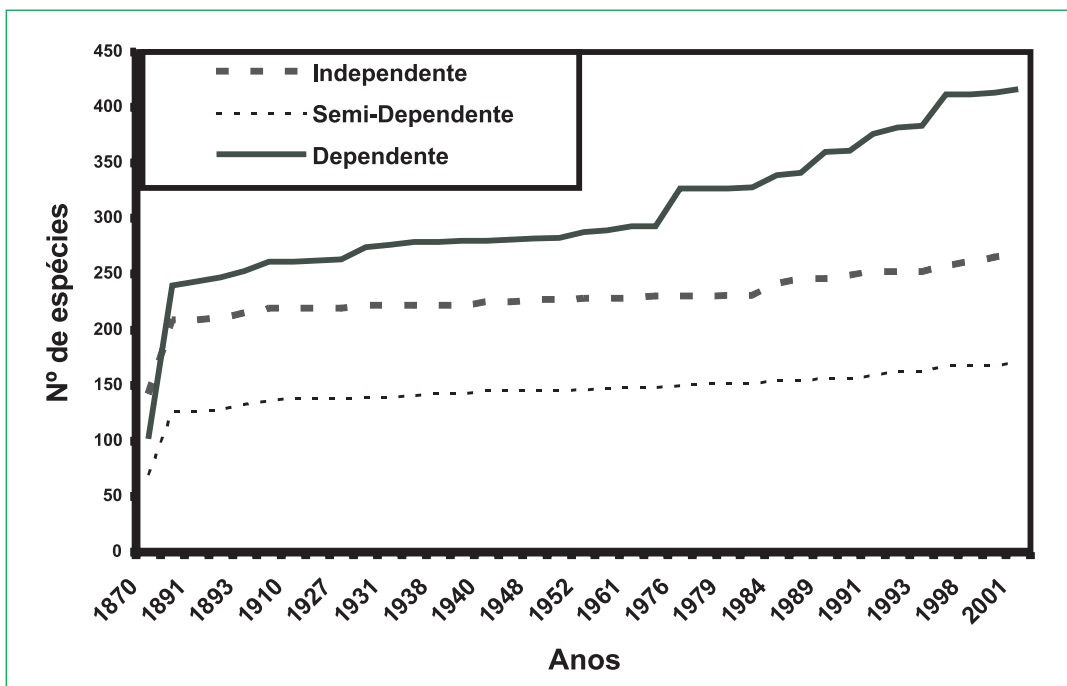
estes faltou consistência metodológica na determinação da distribuição potencial das espécies.

A IMPORTÂNCIA RELATIVA DOS PROCESSOS BIOGEOGRÁFICOS NA FORMAÇÃO DA AVIFAUNA DOS BIOMAS BRASILEIROS

Processos biogeográficos e a formação das biotas

Uma das questões mais interessantes da moderna biogeografia é estimar a importância relativa de seus diferentes processos, na determinação da diversidade de espécies, em uma determinada região biogeográfica. Ricklefs (1989) apresenta um modelo simples que mostra as conexões entre diversidade regional e diversidade local. De acordo com esse modelo, a diversidade regional de espécies é um produto da interação de três grandes processos: produção de espécies, intercâmbio biótico e extinção em massa. Os dois primeiros processos causam um aumento da diversidade regional, enquanto o terceiro causa sua redução.

Figura 3
Curvas de descobrimento de espécies de aves dependentes, semidependentes e independentes de floresta no bioma do Cerrado (curvas geradas a partir do apêndice 1 de Silva, 1995b, com informações novas apresentadas neste capítulo).



Produção de espécies é uma consequência da especiação, entretanto nem toda especiação em uma região aumenta a diversidade regional. Assim, é preciso distinguir entre especiação intra-regional, que consiste na divisão de uma linhagem em duas ou mais linhagens descendentes no interior de uma determinada região, e especiação inter-regional que consiste na divisão de uma linhagem em duas ou mais linhagens descendentes, cujos limites de distribuições coincidem com os limites das grandes regiões naturais. Somente a especiação intra-regional aumenta a riqueza de espécies de uma área, mas ambos os tipos de especiação, desde que não sejam seguidos por eventos de dispersão, aumentam o número de espécies endêmicas de uma determinada região.

O intercâmbio biótico consiste no fluxo natural de espécies entre regiões adjacentes. A diversidade de espécies de uma região aumenta quando ela é colonizada por espécies de regiões adjacentes pelo processo de dispersão (Ricklefs, 1989). Enquanto a dispersão por saltos (*jump dispersal*) pode ser importante na formação de biotas em ilhas oceânicas, a difusão e a dispersão secular parecem ser as formas mais prováveis de dispersão quando se estuda a formação de biotas regionais dentro de grandes continentes (Cracraft, 1994; Brown & Lomolino, 1998).

A extinção em massa pode ser causada por vários fatores, bióticos ou abióticos (Raup, 1984). Entretanto, há cada vez mais razões para se acreditar que extinções em massa foram causadas por algum tipo de mudança ambiental drástica, apesar da natureza exata dessas perturbações e seus efeitos sobre os organismos serem difíceis de serem deduzidos claramente (Brown & Lomolino, 1998).

Métodos de estimativa

A importância relativa da produção de espécies, do intercâmbio biótico e da extinção em massa na determinação da diversidade regional das biotas das grandes regiões intracontinentais precisa ser ainda melhor calculada. Estimar a importância da extinção em massa requer material fóssil abundante e bem conservado (e.g., Olson & James, 1982). Os métodos da ecologia histórica podem ser utilizados para estimar a contribuição da produção de espécies e do intercâmbio biótico na formação de biotas modernas (Brooks & McLennan, 1993). Há casos, entretanto, onde o estudo das distribuições geográficas das espécies em uma região utilizando uma abordagem macroecológica pode também ser útil. Por exemplo, Silva (1996), ao estudar a distribuição das espécies de aves florestais no Cerrado, descobriu que a maioria dessas espécies tinha seus centros de distribuição na Amazônia ou na Floresta Atlântica e que elas estavam lentamente expandindo suas distribuições no interior do Cerrado seguindo a expansão das florestas ribeirinhas. Nessa área de investigação, dada a complexidade dos fatores que interferem na determinação da distribuição de uma espécie (Brown & Lomolino, 1998), uma abordagem metodológica pluralista, certamente, é a mais recomendável como ponto de partida.

Uma forma simples de se iniciar o trabalho é estudar as distribuições geográficas individuais das espécies que foram registradas em uma determinada região e agrupá-las em três categorias: (a) espécies amplamente distribuídas; (b) espécies endêmicas ou quase-endêmicas; e (c) espécies que possuem grande parte de suas distribuições em uma segunda região, mas que ocorrem,

na região sob análise, como isolados geográficos ou associadas a tipos especiais de vegetação que possuem distribuição restrita, tal como matas galerias. Espécies amplamente distribuídas em diferentes regiões ajudam pouco a elucidar a formação da biota de uma região, assim elas podem ser excluídas da análise. As espécies endêmicas e semi-endêmicas com uma ou mais espécies-irmãs dentro da mesma região indicam a importância relativa do processo de produção de espécies. Por fim, as espécies da categoria c indicam a importância relativa do processo de intercâmbio biótico com uma ou mais regiões adjacentes.

OS BIOMAS BRASILEIROS E SUAS AVIFAUNAS

O Brasil é um laboratório fenomenal para estudos sobre sistemática, evolução e biogeografia de aves neotropicais. A avifauna brasileira é composta por aproximadamente 1.700 espécies de aves (Sick, 1997). Este número representa, entretanto, apenas uma subestimativa. Estudos recentes têm demonstrado que muitas espécies politípicas são na verdade compostas por conjuntos de populações bastante distintos, cada qual com suas características únicas de plumagem, voz e comportamento (Willis, 1988; Prum, 1994). Estes conjuntos de populações devem ser, portanto, reconhecidos como espécies distintas, tanto sob o conceito biológico como sob o conceito filogenético de espécie. A identificação e o mapeamento desses conjuntos distintos de populações é um dos maiores desafios da moderna ornitologia brasileira.

A maioria das espécies de aves brasileiras está distribuída em cinco grandes regiões naturais: Amazônia,

Floresta Atlântica, Caatinga, Cerrado e Pantanal. A Amazônia e a Floresta Atlântica são regiões naturais que estão (ou estavam, no caso da Floresta Atlântica!) recobertas, especialmente, por extensas florestas tropicais. Essas duas regiões são separadas entre si por um corredor de formações abertas formada pela Caatinga, Cerrado e Pantanal. A não ser pelo caráter aberto de suas vegetações, essas três regiões têm pouco em comum. A Caatinga está localizada, principalmente, em uma extensa depressão, recoberta por uma vegetação xérica que cresce sobre solos rasos e está sujeita a longos períodos de seca (Eiten, 1982), enquanto o Pantanal é uma depressão revestida, sobretudo, por uma savana sazonalmente inundável pelos ciclos de cheias da extensa rede de drenagem que domina a região (Eiten, 1982).

A hipótese

Estudos biogeográficos sobre as avifaunas dos cinco grandes biomas brasileiros foram desenvolvidos nas últimas décadas. A Amazônia foi estudada por Haffer (1978; 1985), o Cerrado por Silva (1995a, 1995b, 1996), a Floresta Atlântica por Willis (1992), o Pantanal por Brown (1986) e a Caatinga por Silva *et al.* (em preparação). A partir desses estudos e de novas análises é possível estimar a importância relativa da especiação versus intercâmbio biótico no processo de formação das avifaunas desses biomas e propor um primeiro modelo gráfico (Figura 4).

Com base no modelo, a produção de espécies parece ser o principal fator que leva a alta diversidade regional de espécies na Amazônia e Floresta Atlântica. Em contraste com as avifaunas das três áreas de formações abertas, as

avifaunas da Amazônia e da Floresta Atlântica são compostas por uma grande porcentagem de espécies endêmicas, muitas das quais são restritas a somente uma porção da região. Além disso, a presença de inúmeros grupos monofiléticos de aves compostos por duas ou mais espécies que se substituem geograficamente (“superespécies” de acordo com Haffer, 1986) dentro destas regiões serve para ilustrar muito bem a importância da especiação intra-regional no aumento da diversidade regional de aves dessas regiões.

Para as avifaunas da Caatinga, Cerrado e Pantanal, o intercâmbio biótico teve um papel mais importante na determinação da diversidade regional de aves do que a produção de espécies. O Pantanal não possui endemismos em aves e muito da sua avifauna é composta por elementos biogeográficos dos biomas adjacentes. A Caatinga e o Cerrado possuem muito mais espécies endêmicas do que o Pantanal, no entanto, em ambos

os biomas é bastante significativo o grande número de espécies que têm os centros de suas distribuições localizados em outros biomas. Na Caatinga, os elementos de outros biomas estão principalmente nas florestas úmidas encontradas nas encostas de planaltos residuais (localmente denominadas de “brejos”) ou nas transições ecológicas com relevo complexo (Chapada da Diamantina) para a Floresta Atlântica e Cerrado. No Cerrado, os elementos dos outros biomas estão sobretudo nas florestas de galeria, que cobrem menos de 10% da região, e nas florestas secas, que estão restritas a manchas de solos derivados de rochas básicas nas depressões localizadas entre planaltos.

O papel da extinção em massa na determinação da diversidade regional de aves nas cinco regiões investigadas ainda não pode ser avaliado concretamente com base nos dados atualmente disponíveis. Paleontólogos têm documentado a extinção em massa de grandes



Figura 4
A contribuição relativa da produção de espécies (especiação intra-regional) e intercâmbio biótico (colonização de uma região por espécies de biomas adjacentes) na diversidade regional de aves em cinco grandes biomas brasileiros: Amazônia, Floresta Atlântica, Cerrado, Caatinga e Pantanal.

mamíferos que habitavam formações abertas sul-americanas durante o último período glacial (Cartelle, 2000), mas não há evidências de que este padrão seja válido para outros grupos de organismos. O estado ainda embrionário da paleontologia de aves no Brasil impede qualquer conjectura a esse respeito.

IMPLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

Além do interesse puramente acadêmico, a compreensão dos processos que promovem a diversidade da avifauna de uma região é muito importante para a elaboração de sistemas eficientes de reservas que tenham como objetivo conservar a biodiversidade de uma região. Na verdade, qualquer planejamento biorregional de conservação deve ter como objetivo manter os processos biogeográficos responsáveis pela diversidade regional de espécies. Ou seja, tal planejamento deveria tanto manter a produção de espécies e o intercâmbio biótico com os biomas adjacentes como evitar a extinção em massa das espécies, devido às modificações ambientais causadas pelas atividades humanas.

Com base no modelo apresentado acima é possível sugerir algumas estratégias de desenho de sistemas de

conservação para as cinco macro-regiões brasileiras. Na Amazônia e Floresta Atlântica, uma atenção especial deveria ser dada à conservação daquelas áreas com grandes concentrações de espécies endêmicas, pois essas regiões podem estar funcionando, ainda hoje, como fontes de espécies para as áreas adjacentes mais dinâmicas ecológica e historicamente. No Pantanal e no Cerrado, extensos corredores ribeirinhos são essenciais para garantir o fluxo permanente de populações e espécies dos biomas adjacentes para essas regiões. No caso do Cerrado, as florestas ribeirinhas possuem também muitas espécies endêmicas. No Cerrado, mais especificamente, um esforço especial de conservação deve ser direcionado para as três áreas de endemismo reconhecidas para aves na região: o vale do rio Araguaia, o vale do rio Paranã e suas florestas secas e a Chapada da Diamantina com os seus campos rupestres (Silva & Bates, 2002). Para a conservação das espécies endêmicas das áreas abertas do Cerrado, lugares estratégicos devem ser selecionados com base nos padrões de variação da abundância destas espécies ao longo da região. Na Caatinga, especial atenção deve ser direcionada para a conservação das florestas nas encostas de planaltos residuais e das caatingas arbóreas adjacentes, pois são estas que mantêm uma grande parte da diversidade de aves na região.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52:1-21.
- Ab'Saber A. N. 1983. O domínio dos cerrados: introdução ao conhecimento. *Revista do Servidor Público* 111: 41-55.
- Antas, P. T. Z. 1995, Aves do Parque Nacional de Brasília. Brasília, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis.
- Bagno, M.A. & F. H. G. Rodrigues, 1998. Novos registros de espécies de aves para

- o Estado de Goiás, Brasil. *Ararajuba* 6: 64-65.
- Bagno, M. A. & J. Marinho-Filho, 2001. A avifauna do Distrito Federal: uso de ambientes abertos e florestais e ameaças. In J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca & J. C. Sousa-Silva, eds. *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria*, p. 495-515. Brasília, EMBRAPA.
- Brasil A. E & S. M. Alvarenga 1989. Relevô. In Duarte AC, ed. *Geografia do Brasil-Região Centro-Oeste*, p. 53-72. IBGE, Rio de Janeiro.
- Brooks, D. R. & McLennan, 1993. Historical Ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In R. E. Ricklefs & D. Schlüter (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, p. 267-280. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino, 1998. *Biogeography*. Second Edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- Brown, K. S., Jr. 1986. Zoogeografia da região do Pantanal Matogrossense. In EMBRAPA-CPAP (ed.), *Anais do 1º Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal*, p. 137-178. EMBRAPA-DDT, Brasília.
- Cartelle, C. 2000. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In J. F. Eisenberg & K. H. Redford (eds.), *Mammals of the neotropics, the central neotropics*, Vol. 3, p. 27-46. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cavalcanti, R. B. 1999. Bird species richness and conservation in the cerrado region of central Brazil. *Studies in Avian Biology* 19: 244-249.
- Cole M.M. 1986. *The savannas: biogeography and geobotany*. London, Academic Press.
- Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South America avifauna. Areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- Cracraft, J. 1994. Species diversity, biogeography and the evolution of biotas. *American Zoologist*, 34:33-47.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.
- Eiten, G. 1982. Brazilian "Savannas". In B. J. Huntley & B. H. Walker (eds.), *Ecology of tropical savannas*, p. 25-47. Springer-Verlag, New York.
- Eiten G. 1990. Vegetação. In Pinto M.N., ed. *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectiva*, p. 9-65. Brasília, Universidade de Brasília and SEMATEC.
- Furley P.A. & J. A. Ratter, 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography* 15: 97-108.
- Haffer, J. 1978. Distribution of Amazon forest birds. *Bonner Zoologische Beiträge* 1-3:38-77.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Neotropical Ornithology* 36:113-146.
- Haffer, J. 1986. Superspecies and species limits in vertebrates. *Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 24:169-190.
- IBGE. 1988. *Mapa de vegetação do Brasil*. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Innocencio, N.R. 1989. Hidrografia. In Duarte AC, ed. *Geografia do Brasil - Região Centro-Oeste*, p. 53-72. Rio de Janeiro, IBGE.
- Kirwan, G.M.; J. M. Barnett & J. Minns, 2001. Significant ornithological observations from the Rio São Francisco Valley, Minas Gerais, Brazil, with notes on conservation and biogeography. *Ararajuba* 9:145-161.
- Müller P. 1973. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Haag: Dr. W. Junk.
- Myers N., R. A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca & Kent

- J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Oliveira-Filho, A. T. & J. A. Ratter, 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In *The Cerrados of Brazil*, Oliveira, P. & Marquis, R. J., eds.. New York, Columbia University Press.
- Olson, S. L. & H. F. James, 1982. Fossil bird from the Hawaiian Islands: evidence for wholesale extinction by man before western contact. *Science* 217:633-635.
- Prum, R. O. 1994. Species status of the White-fronted Manakin, *Lepidothrix serena* (Pipridae), with comments on conservation biology. *Condor* 96:692-702.
- Raup, D. M. 1984. *Extinction: bad genes or bad luck?* New York, W. W. Norton & Company.
- Ribeiro J. F. & B. M. T. Walter 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In Sano S. M. & S. P. Almeida, eds. *Cerrado: ambiente e flora*, p. 91-166. Brasília, EMBRAPA.
- Ricklefs, R. E. 1989. The integration of local and regional processes. In D. Otte and J. A. Endler (eds.), *Speciation and its consequences*, p. 599-622. Massachusetts, Sinauer Associates.
- Robbins, M.B.; R. C. Faucett & N. H. Rice, 1999. Avifauna of a Paraguayan cerrado locality: Parque Nacional Serranía San Luis, depto. Concepción. *Wilson Bulletin* 111: 216-228.
- Ridgely, R. & G. Tudor, 1989. *The birds of South America*. Vol. 1. Austin, University of Texas Press.
- Ridgely & G. Tudor, 1994. *The birds of South America*. Vol. 2. Oxford, Oxford University Press.
- Rizzini C. T. 1979. *Tratado de fitogeografia do Brasil*. São Paulo, HUCITEC and EDUSP.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Editora Nova Fronteira.
- Silva, J. M. C. 1995a. Biogeographic analysis of the South American cerrado avifauna. *Steenstrupia* 21:49-67.
- Silva, J. M. C. 1995b. Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia* 21: 69-92.
- Silva, J. M. C. 1995c. Avian inventory of the cerrado region, South America: implications for biological conservation. *Bird Conservation International* 5: 291-304.
- Silva, J. M. C. 1996. The distribution of Amazonian and Atlantic forest elements in the gallery forests of the Cerrado Region. *Ornitologia Neotropical* 7:1-18.
- Silva, J.M.C. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. *Biodiversity and Conservation* 6:435-450.
- Silva, J.M.C. & J. M. Bates, 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *Bioscience* 52:225-233.
- Willis, E. O. 1988. *Drymophila rubricolis* (Bertoni, 1901) is a valid species (Aves, Formicariidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 48:431-438.
- Willis, E. O. 1992. Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornitologia Neotropical*, 3:1-15.
- Zimmer K.J., A. Whittaker & D. C. Oren 2001. A cryptic new species of flycatcher (Tyrannidae: *Suiriri*) from the Cerrado region of central South America. *Auk* 118: 56-78.

Capítulo 13

A biodiversidade dos
Cerrados:
conhecimento atual e
perspectivas, com uma
hipótese sobre o papel
das matas galerias na
troca faunística
durante ciclos
climáticos.

FOTO: MARIA LUIZA S. PARÇA

Miguel Trefaut Rodrigues
Departamento de Zoologia
Universidade de São Paulo,
São Paulo, SP



INTRODUÇÃO

O domínio morfoclimático dos cerrados brasileiros abrange uma área de 2.000.000 km²; é o segundo em ordem de grandeza espacial do país (Ab'Saber, 1981). Desta área, apenas cerca de 20% permanecem intocados e um total de aproximadamente 1,5 % estão protegidos em áreas de conservação (Mittermeier *et al.*, 1999). Este capítulo apresenta reflexões sobre algumas questões que a este autor parecem importantes para melhor compreender a história e a diversidade da fauna dos Cerrados. Assim, inicia-se comentando alguns dos problemas operacionais que levam à definição do número de espécies e dos endemismos do bioma, apresentando a seguir, e em linhas gerais, a situação atual do conhecimento sobre a biodiversidade dos Cerrados e as razões para incentivar esses estudos. Procurando contribuir para tal, este estudo apresenta uma hipótese sobre um dos possíveis papéis históricos das matas de galeria na diferenciação da fauna neotropical. O texto se encerra com considerações de caráter estratégico que pedem ação urgente no que respeita aos destinos da pesquisa futura e à adequada

preservação da diversidade biológica da área. Embora faça algumas considerações de caráter mais geral, este trabalho baseia-se principalmente na herpetofauna, grupo ao qual o autor tem se dedicado e lhe é mais familiar.

RIQUEZA DE ESPÉCIES E ENDEMISMOS

Vários trabalhos apresentados no decorrer deste encontro mostraram números aproximados de espécies para alguns grupos da biota dos Cerrados; geralmente, os valores absolutos fornecidos estiveram acompanhados da porcentagem de espécies endêmicas. Há nos Cerrados cerca de 10.000 espécies de plantas lenhosas (4.400 ou 44% endêmicas); 837 espécies de Aves (29 ou 3,4% endêmicas); 161 de mamíferos (19 ou 11% endêmicas); 120 de répteis (24 ou 20% endêmicas) e 150 espécies de anfíbios (45 delas ou 30% endêmicas). Ou seja, considerando apenas as plantas e os vertebrados terrestres, a taxa de endemismo dos Cerrados estaria entre os 3% e os 50%. Os dados acima, extraídos de Mittermeier *et al.* (1999), concordam parcialmente

com números mais detalhados para alguns grupos que vêm sendo apresentados, mas há diferenças importantes com outros e, obviamente, entre grupos (Marinho-Filho; Colli, 2003). Em alguns casos as diferenças são consideráveis. Comparações quantitativas como estas, buscando explicações para a diversidade entre faunas, têm sido freqüentes e servem de exemplo para mostrar que é preciso, inicialmente, compreender as razões destas discrepâncias. Deixando, por ora, de lado as fontes de variação devidas aos processos diretamente responsáveis pela origem da diversidade, três fatores são relevantes para explicá-las: (1) o nível taxonômico de conhecimento; (2) a unidade básica de trabalho; e, (3) a qualidade da amostragem.

As taxas de endemismo do Cerrado variam de grupo para grupo e entre grupos, pois dependem muito do nível do conhecimento taxonômico. A variação devida a este fator, está diretamente relacionada ao número de pesquisadores envolvidos no estudo e ao nível de refinamento taxonômico atingido pela sistemática do grupo em questão, mas não se restringe apenas a estas fontes. Parte dela deve-se também à tradição taxonômica em voga no grupo. Muitas vezes a predominância de escolas sistemáticas de classificação distintas em grupos diferentes (por exemplo, entre Aves e Squamata), resulta em números finais de espécies que, por não estarem baseados nos mesmos critérios, torna difícil a comparação direta entre indicadores de diversidade. Outra variável importante que afeta as taxas de endemismo está na unidade escolhida para estudo, ou seja, nos diferentes conceitos de Cerrado empregados. Para alguns, as matas-galeria não fazem parte do Cerrado, para outros, sim. Alguns consideram a fauna dos campos

rupestres como pertencentes aos Cerrados; outros incluem, entre a fauna dos Cerrados, espécies tipicamente amazônicas, ou de outros biomas, que penetram marginalmente nos Cerrados. Não é possível proceder a comparações adequadas sem definições precisas. Um terceiro fator complicador ao analisar as taxas de endemismo é a qualidade da cobertura geográfica da área estudada. Não há dois grupos que tenham sido igualmente amostrados. Todos estes fatores afetam profundamente os números e devemos estar cientes de sua importância quando realizamos comparações entre faunas de biomas distintos ou entre a diversidade ou a taxa de endemismo de grupos diferentes dentro do mesmo bioma. O número, por si só, não diz nada se não for calcado em base qualitativa sólida que permita comparações confiáveis.

Ainda que idealmente todos estes problemas estejam equacionados de forma adequada, as taxas de endemismo para o Cerrado serão bastante distintas entre grupos (por exemplo, entre os grupos de vertebrados), pois cada um tem suas próprias peculiaridades históricas e ecológicas. O que se deve ressaltar é que a presença de espécies endêmicas mostra que, ao contrário do que se assumiu por algum tempo (Vanzolini, 1974, 1976), o Cerrado possui fauna própria, distinta daquela presente nas Caatingas e no Chaco (Rodrigues, 1988; Colli, 2003). Ela resulta de uma história bastante complexa, associada ao soerguimento dos Planaltos Brasileiro e das Guianas no final do Cretáceo e durante o Terciário, e à instalação na área de uma vegetação original e sua modificação desde então (Colli, 2003). Uma das tarefas importantes a realizar é tentar resgatar esta história a partir do estudo da fauna e flora dos Cerrados atuais para que se

possa melhor conhecer as causas que lhe deram origem e, assim, obter orientação adequada para conservá-la de modo mais eficaz.

A SITUAÇÃO ATUAL DO CONHECIMENTO

Embora as pesquisas sobre a fauna e flora dos Cerrados tenham avançado muito, é necessário admitir que a diversidade biológica do bioma ainda é muito pouco conhecida. Imensas áreas não foram sequer inventariadas, numa época em que ainda existem sérios problemas taxonômicos em grupos de espécies que, se melhor conhecidos, poderiam auxiliar a compreender melhor os principais padrões de distribuição de sua fauna e flora.

Apesar do imenso esforço dedicado pela comunidade científica a levantamentos, ao longo da última década, os cerrados ainda permanecem muito mal inventariados. Deixando de lado os peculiares e complexos campos rupestres que apresentam uma biota característica (Heyer, 1999), não se sabe dizer ainda quais são as principais áreas de endemismo dos Cerrados brasileiros. Este conhecimento é fundamental para tentar compreender sua história e assim estabelecer uma lista de áreas prioritárias para a conservação. Ao contrário do que ocorre para os demais domínios morfoclimáticos brasileiros, também não se dispõe de modelos de aplicabilidade geral que permitam explicar a especiação e a diversidade nos Cerrados.

O nível do estado atual de conhecimento atingido sobre os Cerrados, insuficiente e grave por si só, torna-se mais crítico quando contraposto comparativamente ao que se dispõe para a Amazônia e para a Mata Atlântica. Nos

dois casos, apesar do conhecimento insuficiente que também há sobre aqueles biomas, sabe-se, pelo menos, dizer algo a respeito das áreas de endemismo mais importantes daqueles domínios. Ainda que se desconheça profundamente a diversidade da Amazônia, já se dispõe de vários modelos para explicar a especiação e, conseqüentemente, parte da diversidade de sua fauna e flora (Haffer, 2001). Tais hipóteses têm dado margem a amplos debates, gerado controvérsias, e assim estimulado exponencialmente a elaboração de projetos procurando testá-las. Estes, aprimorando a qualidade e a cobertura geográfica dos levantamentos, têm acarretado avanços substanciais no nosso conhecimento sobre a área. O modelo clássico dos refúgios, por exemplo, é um dos que se dispõe para explicar a diversidade da fauna amazônica (Haffer, 1969; Vanzolini & Williams, 1970); há muitos outros, como o modelo dos rios atuando como barreiras (Wallace, 1852) e o dos gradientes (Endler, 1982); (veja Vieira *et al.*, 2001). É importante lembrar que em face da realidade das flutuações climáticas que afetaram a distribuição espacial das florestas amazônicas ao longo do tempo, dispõe-se também dos requisitos mínimos, em termos de cenários geográficos e fisionômicos, para testar a aplicabilidade dos vários dos modelos de diferenciação propostos. Assim, ainda permanecem na Amazônia grandes áreas naturais de matas contínuas, seja na planície seja em terras altas, manchas de florestas isoladas fora dela (por exemplo, os “brejos” nas Caatingas) e enclaves de vários tipos de paisagens abertas no próprio domínio amazônico. Estas áreas são aquelas que nos permitem resgatar a informação necessária para testar os principais modelos invocados para explicar a

diversidade biológica do mais rico ecossistema brasileiro. O quadro geral é similar para a Mata Atlântica, apesar de a devastação ter reduzido sua área intocada a apenas cerca de 7%. Dispõe-se de modelos de especiação para explicar a diversidade de espécies da área (o dos refúgios e o da diferenciação em ilhas da plataforma continental, por exemplo) e ainda se dispõe dos cenários com suas paisagens naturais que permitem testá-los: áreas contínuas de mata em regiões de baixos e altos relevos; os brejos nordestinos e as ilhas florestadas na plataforma continental. Nos dois casos, a disponibilidade de modelos que procuram explicar a diversidade destes biomas tem constantemente estimulado a pesquisa e ajudado a delinear áreas prioritárias para estudo e conservação. No caso de áreas abertas, a situação é similar para a fauna das Caatingas: falta conhecer muito, mas já se sabe onde estão algumas das áreas de endemismo e se dispõe de hipóteses para compreender parte de sua diversidade, o que tem permitido políticas científicas e de conservação mais adequadas (Rodrigues, 2002).

Este estudo chama a atenção para o fato de que, sob este contexto, a situação dos cerrados é gravíssima. Muitas das áreas naturais que permitiriam resgatar informação da maior relevância para traçar com certa precisão alguns dos padrões de distribuição ou das áreas de endemismo do Cerrado, já foram completamente destruídas. Assim, provavelmente como consequência de amostragens insuficientes e de estudos desacompanhados de filogenias confiáveis, não apenas não se pode dizer onde estão as áreas de endemismo do domínio, como não se dispõe de modelos de diferenciação adequados para explicar ao menos parte da história de sua

complexa fauna e flora. Apesar de tudo, deve-se dizer que, há algumas hipóteses biogeográficas para a fauna de alguns grupos que vivem nos Cerrados brasileiros. Por exemplo, os trabalhos de Cartelle (2000) e Fonseca *et al.* (2000) apresentam hipóteses para explicar a distribuição atual e pretérita e a composição da mastofauna das áreas abertas do continente. De modo similar, há hipóteses biogeográficas para explicar os padrões gerais de distribuição da avifauna dos Cerrados (Silva, 1995a, 1995b) e evidências sobre a importância das florestas de galeria na dispersão de aves amazônicas e da Floresta Atlântica nos Cerrados (Silva, 1996, Willis, 1992). Faltam, contudo, estudos mais detalhados, baseados em inventários representativos para outros grupos, que possibilitem uma visão comparativa e uma definição mais precisa das áreas de endemismo dos Cerrados.

Embora o modelo dos refúgios assuma que a fase de expansão das florestas e das áreas abertas foram complementares ao longo do Terciário e Quaternário, a aplicação do modelo aos Cerrados nunca foi efetivamente testada. Ainda que se assuma sua complementaridade para explicar a diferenciação de algumas espécies, a imensa maioria dos cenários geográficos que permitiriam testar a hipótese foi destruída. Grandes extensões de áreas contínuas de Cerrados já foram quase que totalmente eliminadas; as poucas ainda intocadas, situadas nos chapadões do Piauí, Bahia e Maranhão, estão sob intensa pressão antrópica. De modo similar, os enclaves de Cerrados relictuais no domínio das Caatingas ou da Mata Atlântica estão praticamente destruídos. Restam quase que apenas as manchas isoladas, atualmente, ainda encerradas em áreas de difícil acesso na Floresta Amazônica. Deve haver

empenho para preservá-las urgentemente, assim como procurar maximizar a preservação das regiões da área nuclear que ainda permanecem com cobertura original.

Sabe-se que há endemismos nos Cerrados, que as matas de galeria do domínio - no caso da herpetofauna, em particular, e no de muitas espécies de outros grupos - não constituem barreira para a fauna adaptada aos ambientes abertos dos Cerrados. A mata de galeria, tão característica do domínio, não apresenta fauna própria expressiva, sendo utilizada pela maioria das espécies encontradas nos Cerrados abertos, talvez com mais frequência no período seco (Marinho & Gastal, 2000; Silva & Viellard, 2000). Quais foram as barreiras e os mecanismos que levaram à complexificação progressiva da fauna dos Cerrados? Quais foram os quadros de paisagens que dominaram o espaço dos Cerrados à altura dos períodos úmidos? Que tipos de vegetação aberta estavam instalados no alto dos chapadões e nos vales ao longo dos períodos glaciais? Como ocorreu a transição para o cenário atual? Apesar de haver muitos avanços no domínio do conhecimento palinológico e na reconstrução de paleoambientes (Laboriau, Ledru, 2003), ainda não se sabe muito sobre a composição, a permanência e a extensão geográfica das paleopaisagens que ocuparam a área dos Cerrados ao longo do Quaternário. Perceber e tentar compreender as pequenas diferenças na organização estrutural e biótica da paisagem, que coletivamente é denominada de Cerrado, é fundamental para entender o passado (Ab'Saber, 2000).

O desconhecimento sobre os processos ecológico-evolutivos que levaram à origem e diferenciação da

fauna dos Cerrados é de tal ordem que não podemos nos dar ao luxo de considerar uma ou outra área como não-merecedora de investigação prioritária. Absolutamente tudo deve ser considerado prioritário. No estado atual do conhecimento, não se pode dizer se um chapadão ou um vale isolados e esquecidos no meio da paisagem, idênticos a muitos outros, foram ou não cenários de processos histórico-evolutivos que levaram à divergência de parte da fauna que abrigam. Somente um trabalho intenso no campo pode eliminar essas dúvidas. A descoberta surpreendente de áreas de endemismo nas Caatingas, que possuem herpetofauna muito melhor conhecida que a dos Cerrados, apóia esta linha de pensamento (Rodrigues, 1991, 1996, 2002).

É no contexto do cenário geográfico ainda oferecido pelos enclaves de Cerrados isolados da Amazônia que se pode testar a aplicabilidade do modelo dos refúgios aos Cerrados. É nestas áreas isoladas, com áreas de ordem de grandeza muito diversa, que a fauna dos Cerrados vem passando por diferenciação. No estudo destes experimentos naturais, está a chave para a compreensão de alguns dos mecanismos que permitem explicar a diversidade atual e a origem da fauna do bioma. É ali também que se deve buscar as explicações para o papel das florestas de galeria na evolução da fauna dos Cerrados.

ESPECIAÇÃO DURANTE CICLOS CLIMÁTICOS E A IMPORTÂNCIA DAS MATAS DE GALERIA.

Atualmente, admitem-se dois mecanismos alopátricos de especiação para explicar a origem de novas espécies

durante fases alternantes dos ciclos climáticos: o modelo clássico dos refúgios (Haffer, 1969, Vieira *et al.* 2001; Vanzolini, 1981; Vanzolini & Williams, 1970) e o do refúgio evanescente (Vanzolini & Williams, 1981). Sob o modelo dos refúgios, a expansão das formações abertas na fase seca do ciclo provocaria o isolamento e a diferenciação de espécies de floresta; de modo similar, durante as fases úmidas, corresponderia à expansão das matas que isolaria populações de áreas abertas provocando sua diferenciação específica. Sob o modelo do refúgio evanescente, originalmente proposto para áreas florestadas, espécies umbrófilas de mata, isoladas em refúgios que desapareceriam durante períodos secos, poderiam se tornar espécies vicariantes de ambientes abertos e vice-versa: espécies vivendo em ambientes abertos isolados por florestas, poderiam, desaparecendo as áreas abertas, tornarem-se espécies vicariantes de áreas florestadas. Para espécies de requisitos ecológicos rígidos, nos dois casos, os modelos são teoricamente simétricos e complementares. Estes dois mecanismos têm sido, ao menos em teoria, utilizados para tentar explicar parte da origem da diversidade neotropical. Nenhum deles, contudo, considera o papel das matas de galeria.

Apresenta-se aqui, a título de hipótese de trabalho, um modelo sugerindo que as florestas de galeria podem contribuir substancialmente ao aumento da diversidade de espécies. Mais uma vez, este estudo atém-se à herpetofauna. A Figura 1 mostra as principais seqüências de eventos do modelo apresentado. Postula-se aqui que as matas de galeria, ao longo do tempo e durante ciclos climáticos alternados, desempenharam um papel *assimétrico* no que respeita a sua contribuição à

diferenciação e ao enriquecimento da fauna dos Cerrados e das áreas florestadas. Elas forneceram, diferencialmente, muito mais espécies às florestas do que aos Cerrados. A hipótese parte da premissa de que, com raras exceções, as espécies do Cerrado freqüentam livremente ou toleram a mata de galeria, possuindo assim pré-adaptações mínimas para permanecer em áreas florestadas. A fauna de floresta, ao contrário, é estritamente umbrófila e, praticamente, não tolera ambientes abertos.

Nas fases úmidas dos ciclos climáticos, quando manchas de Cerrados (ou paisagens abertas similares) com matas de galeria perdem espaço para as florestas, as matas de galeria poderiam desempenhar o papel de provedoras de espécies para as áreas florestadas. Nesta situação, espécies de Cerrado envolvidas por ambientes florestados em expansão, poderiam invadir a floresta através das matas de galeria e ali se manter. Sob esta hipótese, caso a expansão e a coalescência das florestas, durante uma fase úmida, levassem ao total desaparecimento do Cerrado remanescente nas áreas próximas, as espécies do Cerrado original estariam capturadas pela mata, permanecendo ali isoladas. Nesta fase populações isoladas dos estoques parentais poderiam se diferenciar. Vale lembrar que este mecanismo é muito similar ao do refúgio evanescente, diferindo dele porque é assimétrico e se aplica a praticamente toda a fauna que transita entre dois tipos de ambientes contrastantes. Sua assimetria deve-se não apenas ao fato da fauna de floresta não tolerar os ambientes abertos. Mas também porque, ainda que se admitisse a complementaridade do processo em fase seca, o desaparecimento da ilha-de-mata, tornaria a estreita área de floresta-galeria

disponível, incapaz de manter as populações ali presentes, sujeitando-as à deriva genética e à extinção. Esta parece ser uma das possíveis explicações para a presença disjunta de animais tipicamente de Cerrado em matas hoje incorporadas ao corpo principal de floresta da Amazônia. Há exemplos. Entre os lagartos, os gimnoftalmídeos *Colobosaura modesta* e as formas do complexo *Cercosaura* servem para

exemplificar isolamentos mais recentes. Em alguns locais da Amazônia, algumas das populações destas espécies se encontram em ambientes florestais típicos, possivelmente, porque habitavam matas-galeria que já foram incorporadas ao corpo principal de floresta, exatamente como prevê a hipótese de trabalho apresentada. Em tese, a assimetria deste mecanismo também ajudaria a explicar a maior

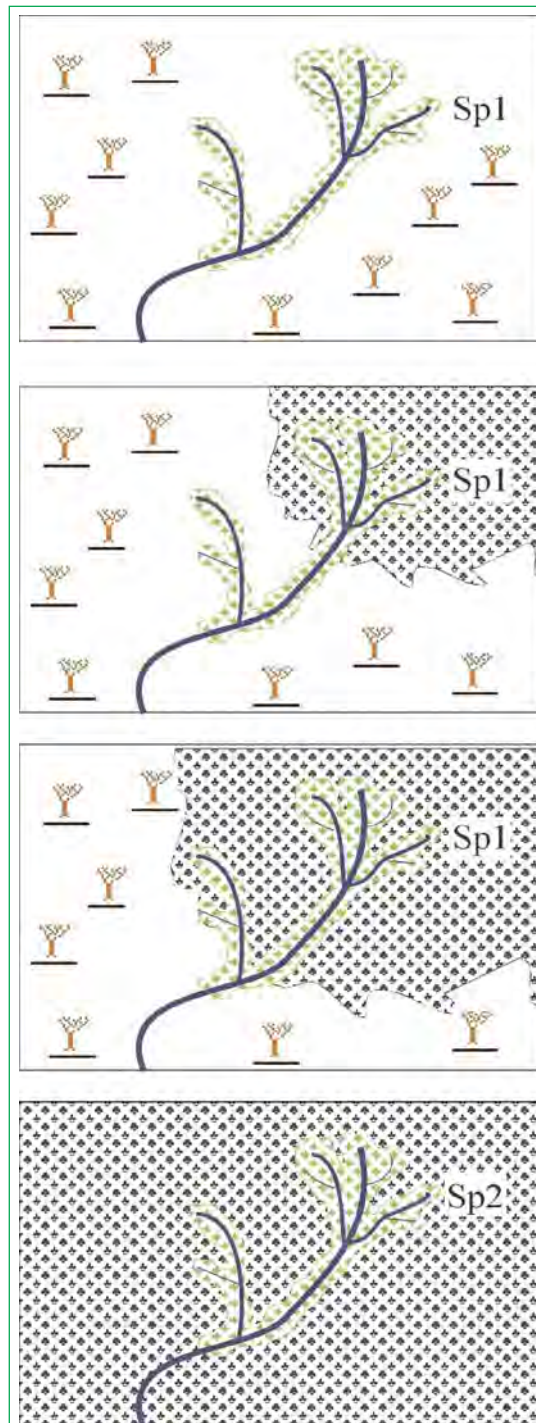


Figura 1
Esquema hipotético para explicar o possível papel assimétrico desempenhado pelas matas de galeria no enriquecimento faunístico de áreas florestadas durante ciclos climáticos.

1 Fase inicial do processo onde domina amplamente o Cerrado. As matas galeria são frequentadas pela maioria das espécies da área. A continuidade das matas galeria ao longo do curso d'água pode, ou não, ocorrer. Sp1 é uma espécie de ampla ocorrência na área que ocorre tanto no Cerrado como nas matas de galeria

2 Em fase posterior, sob clima mais úmido, as florestas avançam sobre o Cerrado, capturando as matas galeria. Sp1 expande-se na nova área de florestas que passa a envolver as matas galeria. A captura das matas de galeria pelas florestas em expansão na cabeceira, representa apenas uma das situações possíveis em que a mata avança sobre o Cerrado.

3 Com o aumento da umidade, as florestas continuam avançando sobre o Cerrado. O avanço foi de tal ordem que algumas das populações de Sp1 que estavam na mata galeria, foram capturadas pela mata e não podem mais voltar às paisagens abertas dos Cerrados. O contato com populações de áreas abertas dá-se apenas através de populações marginais que estão nas matas de galeria.

4 Fase final do processo. As populações de espécies de Cerrado que toleravam a mata galeria (Sp1), foram totalmente capturadas pelo corpo principal de floresta e agora mais adaptadas à mata podem vir a se diferenciar especificamente (Sp2). O mecanismo é assimétrico pois os animais de floresta, por não tolerarem ambientes abertos, dificilmente conseguiriam manter populações viáveis na estreita faixa de habitat sombreado das matas de galeria.

diversidade local e espacial da Amazônia, quando comparada aos Cerrados. Filogenias adequadas que possibilitassem verificar o número e a posição relativa dos clados associados a vicariâncias ecológicas em linhagens monofiléticas, permitiriam testar a hipótese. Casos como o dos geconídeos do gênero *Coleodactylus*, dos scincídeos do gênero *Mabuya*, teídeos do gênero *Kentropyx*, policrotídeos do gênero *Anolis*, e de muitos outros, com espécies tanto na mata como nos Cerrados, poderiam também ser alvo de investigação para testar o modelo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Há muito por fazer no que respeita ao estudo da biodiversidade e à conservação dos Cerrados e deve-se agir rapidamente, pois a situação do bioma é crítica. Mal inventariado e altamente ameaçado o Cerrado ainda tem poucas unidades de conservação regulamentadas. A falta de conhecimento básico impede a delimitação mais precisa das áreas potenciais de conservação e não tem permitido frear a ocupação das paisagens naturais que ainda restam. O ecossistema deve ser alvo prioritário de políticas públicas voltadas à conservação e educação ambiental. Não se trata de parar o desenvolvimento, mas de repensá-lo criticamente.

A enorme expressão espacial dos Cerrados e sua história de ocupação econômica produziram uma diversidade cultural de tal ordem que as ações de conservação precisam ser muito bem planejadas. O processo educativo que permite perceber a importância de preservar o Cerrado com sustentabilidade não é o mesmo para um índio dos Parecis, do Araguaia, ou para a infinidade de grupos com educação

cultural muito diversa que hoje ali vivem: gaúchos, paranaenses, mato-grossenses, paulistas, nordestinos, mineiros e muitos outros, entre eles, imigrantes de diversas procedências. A diversidade de culturas exige estratégias elaboradas que envolvem investimentos em tempo, energia e recursos financeiros que são diferentes para cada um destes grupos culturais. Não é através de uma receita simples, muitas vezes eficiente nos países de primeiro mundo, onde há muito existe certa homogeneidade cultural, que obteremos o retorno necessário para estancar a erosão das paisagens naturais do Cerrado. As ações aqui devem envolver um planejamento específico, integrado, uma visão mais estratégica do que temos hoje para preservar nossa diversidade biológica.

Sabemos que a sensibilização da sociedade será lenta e, em face da urgência que se impõe, ela deve ser procurada com todos os meios que estiverem ao alcance. Isto exige a participação de jornalistas, escolas, zoológicos, e a produção de abundante material educativo. Exige que se mudem conceitos antigos, estagnados, sobre o papel social de algumas instituições. Os zoológicos, por exemplo, têm um enorme potencial de sensibilização cultural da sociedade que é pouco aproveitado. É preciso valorizar nossa fauna e mostrar sua importância: dos pequenos roedores e marsupiais à onça, dos invertebrados às pererecas. Este estudo cita, como exemplo, a importância conferida mundialmente à fauna australiana, fato que só acontece, pois eles souberam valorizá-la.

As tarefas acima só poderão ser cumpridas a tempo se a comunidade científica sair do seu imobilismo. Os cientistas devem sair de suas salas e também assumir a responsabilidade, que

têm, de ajudar a sensibilizar a sociedade, aumentando sua inserção social. A mídia, os zoológicos, ou os jardins botânicos, por exemplo, só poderão mostrar adequadamente a importância do patrimônio biológico do país se forem informados por eles, aqueles que geram o conhecimento. Embora seja a comunidade científica, por intermédio do seu esforço, quem dá a conhecer ao mundo as plantas e os animais desconhecidos, a transposição para a sociedade destas descobertas, por meio da sua divulgação, em parte, também lhe cabe. É preciso tomar consciência disso.

Neste complexo processo de conscientização que conduz à preservação das áreas remanescentes de Cerrado, visando salvar a informação ainda disponível, é também altamente desejável que a relação entre a agência

ambiental e a comunidade científica evolua. O Brasil é líder mundial em diversidade biológica, os Cerrados o segundo maior domínio morfoclimático brasileiro e, como foi visto, está desaparecendo sem que se possa recuperar informações valiosas sobre sua história e diversidade. É preciso uma estrutura mais ágil, por parte dos órgãos ambientais, que facilite o trabalho daqueles que se ocupam da descrição da diversidade biológica. É também necessário que a comunidade científica compreenda a importância de repassar ao IBAMA as informações de que dispõe, para que este possa traçar políticas cada vez mais eficientes de fiscalização, manejo e utilização das paisagens naturais. É necessário sentar à mesa para conversar, de modo a maximizar a utilização das melhores capacidades do meio científico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A. N. 1981. Domínios morfoclimáticos atuais e quaternários na região dos cerrados. *Craton & Intracraton* 14: 1-39.
- Ab'Saber, A. N. 2000. O suporte geoecológico das florestas beiradeiras (ciliares). In R. R. Rodrigues and H. F. Leitão Filho (Eds.). *Matas ciliares, conservação e recuperação*. p. 15-25. Editora da Universidade de São Paulo, S. Paulo.
- Absy, M. L., and T. Van der Hammen, 1976. Some palaeoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amaz.* 6:293-299.
- Cartelle, C. 2000. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In J. F. Eisenberg and K. H. Redford (Eds.). *Mammals of the neotropics: the central neotropics*. Vol. 3, p. 27-46. The University of Chicago Press.
- Endler, J. 1982. Pleistocene forest refuges? In G. T. Prance (Ed.). *Biological diversification in the tropics*. p. 179-200. New York, Columbia University Press.
- Fonseca, G. A. B., G. Hermann, and Y. L. R. Leite. 2000. Macrogeography of brazilian mammals. In J. F. Eisenberg and K. H. Redford (Eds.). *Mammals of the neotropics: the central neotropics*. Vol. 3, p. 549-563. The University of Chicago Press.
- Haffer, J., 2001. Hypothesis to explain the origin of species in Amazonia. In I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren, and M. A. d'Incao (Eds.). *Diversidade biológica e cultural da Amazônia*. p. 45-118. Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém, Pará
- Heyer, W. R. 1999. A new genus and species of frog from Bahia, Brazil (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) with comments on the zoogeography of the Brazilian

- campos rupestres. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112: 19-39.
- Marinho-Filho, J., and M. L. Gastal. 2000. Mamíferos das matas ciliares dos Cerrados do Brasil Central. In R. R. Rodrigues and H. F. Leitão Filho (Eds.). *Matas ciliares, conservação e recuperação*. p. 209- 221. Editora da Universidade de São Paulo, S. Paulo.
- Mittermeier, R. A, N. Myers, P. Robles Gil, and C. G. Mittermeier. 1999. *Hotspots: earth biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX. Agrupación Sierra Madre, Mexico.
- Oliveira, P. E., A. M. F. Barreto, and K. Suguio. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian Caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeo* 152: 319-337.
- Rodrigues, M. T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In W. R. Heyer & P. E. Vanzolini (Eds.). *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. p. 305-315. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Rodrigues, M. T. 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle rio São Francisco: Bahia: Brazil. *J. Herpetol.* 30: 513-523.
- Rodrigues, M. T. 2003. Herpetofauna da Caatinga. In M. Tabarelli, I. Leal & J. M. C. Silva (Eds.) *Ecologia e conservação da Caatinga*. . (no prelo)
- Silva, J. M. C. 1994. Can avian distribution patterns in northern Argentina be related to gallery-forest expansion-retraction caused by Quaternary climatic changes? *Auk*. 111:495-499.
- Silva, J. M. C. 1995a. Biogeographic analysis of the South American cerrado avifauna. *Steenstrupia* 21: 49-67.
- Silva, J. M. C. 1995b. Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia* 21: 69-92.
- Silva, J. M. C. 1996. The distribution of Amazonian and Atlantic forest elements in the gallery forests of the Cerrado region. *Ornitologia Neotropical* 7: 1-18.
- Silva, W. R., and J. Vielliard. 2000. Avifauna de mata ciliar. In R. R. Rodrigues and H. F. Leitão Filho (Eds.). *Matas ciliares, conservação e recuperação*. p. 169-182. Editora da Universidade de São Paulo, S. Paulo.
- Vanzolini, P. E., and E. E. Williams. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.*, S. Paulo 19:298p.
- Vanzolini, P. E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brasil (Sauria). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 28:61-90.
- Vanzolini, P. E. 1976. On the lizards of a Cerrado-Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 29: 111-119.
- Vanzolini, P. E. 1981. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 39:189-204.
- Vanzolini, P. E., and E. E. Williams, 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo, 34:251-255.
- Vieira, I. C. G., J. M. C. Silva, D. C. Oren, and M. A. d'Incao (Eds.). 2001. *Diversidade biológica e cultural da Amazônia*. Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém, Pará.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London*, 1852: 107-110.
- Willis, E. O. 1992. Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornitologia Neotropical*. 3: 1-15.

A close-up photograph of a snake's head, likely a species of striped snake, showing its eye and the characteristic green and black stripes on its scales. The snake is positioned diagonally across the frame, with its head pointing towards the top left. The background is a blurred, light-colored surface, possibly sand or a rock.

Capítulo 14

FOTO: GUARINO COLLI

As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado

Guarino R. Colli
Departamento de Zoologia
Universidade de Brasília
Brasília, DF



INTRODUÇÃO

Por uma série de razões, não foi feita até o presente qualquer reconstrução sobre as origens da herpetofauna do Cerrado. Uma vez que praticamente inexistem localidades fossilíferas de vertebrados no Brasil central (Báez & Gasparini, 1979; Estes & Báez, 1985), os estudos sobre a evolução da herpetofauna das paisagens abertas sul-americanas são baseados quase que inteiramente nos registros fósseis da porção mais meridional do continente (e.g., Webb, 1978; Cei, 1979). Além disso, com poucas exceções, não existem análises filogenéticas envolvendo os táxons relevantes. Interpretações confiáveis sobre os fatores históricos que moldaram as distribuições dos organismos só podem ser obtidas pela consideração de suas relações filogenéticas (e.g., Ball, 1975; Wiley, 1981). Ainda, uma ênfase excessiva tem sido dada a eventos históricos recentes, como flutuações climáticas do

Quaternário e suas conseqüências (Vanzolini, 1970, 1974, 1976; Heyer, 1978; Duellman, 1979), em detrimento de eventos do Terciário, quando ocorreu grande parte da diversificação da herpetofauna sul-americana (Heyer & Maxson, 1982; Estes & Báez, 1985; Bauer, 1993; Duellman, 1993). Considerando essas limitações, o cenário delineado abaixo é extremamente preliminar e terá atingido seus objetivos se apenas estimular pesquisas futuras sobre o assunto.

Os fósseis mais antigos de famílias viventes de anfíbios e répteis da América do Sul datam do Cretáceo Superior, aproximadamente 75 milhões de anos atrás (Báez & Gasparini, 1979). Eles incluem Leptodactylidae, Iguania (sensu Frost & Etheridge, 1989), Teiidae, Boidae e Podocnemididae (Estes & Báez, 1985; Albino, 1996). À exceção de Teiidae, todos esses táxons são presumivelmente originários de Gondwana (Bauer, 1993; Duellman, 1993). Os teiídeos

aparentemente surgiram na América do Norte, dispersaram-se durante o Cretáceo para a América do Sul, onde sofreram uma radiação no Terciário, e se extinguíram abruptamente na América do Norte na transição Cretáceo-Terciário (Presch, 1974; Estes & Báez, 1985; Gao & Fox, 1996). Um provável Teiidae foi assinalado no Cretáceo Inferior do Chile por Gayet *et al.* (1992) e Albino (1996), ambos citando trabalho em preparação de J. Valencia, que nunca foi publicado. Se confirmado, esse registro implicaria na evolução de Teiidae no Cretáceo Inferior da América do Sul (Gondwana), com sua posterior dispersão para a América do Norte no Cretáceo Superior (Gayet, 1992). Recentes achados de fósseis de Teiidae no Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) da América do Norte, entretanto, corroboram a origem setentrional do grupo (Nydam, 2002; Nydam e Cifelli, 2002ab).

Não se conhecem fósseis de algumas das famílias que habitam o Cerrado. Dentre elas, Centrolenidae, Dendrobatidae, Pseudidae, Gymnophthalmidae, Hoplocercidae, Polychrotidae, Tropiduridae e Anomalepididae são endêmicas ou mais diversificadas na América do Sul (Duellman & Trueb, 1986; Guyer & Savage, 1986; Frost & Etheridge, 1989; Pough *et al.*, 1998) e, presumivelmente, são originárias desse continente. Outras, como Microhylidae, Amphisbaenidae, Scincidae, Leptotyphlopidae e Typhlopidae, estão ausentes do registro fóssil sul-americano, mas aparentemente se originaram em Gondwana (Vanzolini & Heyer, 1985). Membros da família Anguidae também não possuem fósseis na América do Sul e provavelmente dispersaram-se da América do Norte, onde seu registro fóssil vem desde o Cretáceo (Báez & Gasparini, 1979; Gao & Fox, 1996), diversificando-se posteriormente na linhagem Diplo-

glossinae na América do Sul (Savage & Lips, 1993). Dessa forma, a evidência disponível indica que a maior parte das famílias viventes da herpetofauna do Cerrado é originária de Gondwana e já havia divergido ao encerramento da Era Mesozóica.

Pelo Cretáceo Superior (Campiano-Maastrichtiano), cerca de 37 milhões de anos haviam decorrido desde que a África e a América do Sul haviam se separado e a América do Norte ainda estava conectada à América do Sul (Parrish, 1993a; Pitman *et al.*, 1993). O clima na América do Sul exibia elevada precipitação na região equatorial (na extremidade norte do continente) e variava de moderadamente úmido a árido no resto do continente, incluindo o Escudo Central Brasileiro (Parrish, 1993b). Três províncias da microflora são reconhecidas na América do Sul durante o Maastrichtiano: a Província Microfloral das Palmeiras (“Palm Microfloral Province”) do norte da América do Sul, onde diversas famílias viventes de angiospermas aparecem pela primeira vez, e as Províncias Microflorais Mista e de Notofagidites (“Mixed and Nothofagidites Microfloral Provinces”) do sul da América do Sul, de natureza mais xérica e temperada (Romero, 1993). Assim, a dicotomia fundamental entre regiões úmidas e quentes *versus* xéricas e frias já havia se estabelecido na América do Sul no Cretáceo Superior e, presumivelmente, se espelhava na herpetofauna. As divergências mais profundas nas linhagens da herpetofauna devem datar dessa época e, possivelmente, estão associadas a preferências ecológicas por *habitats* florestais *versus* savânicos. Por exemplo, embora de forma não claramente associada a essa dicotomia, membros já extintos das subfamílias viventes de Teiidae, Teiinae e Tupinambinae, são reconhecidos desde

o Cretáceo Superior (Presch, 1974; Gao & Fox, 1996).

O Terciário foi principalmente um período de isolamento da América do Sul, que resultou na diversificação de uma biota endêmica. Durante todo o início do Terciário o clima foi se tornando cada vez mais úmido, atingindo um máximo durante o Eoceno, mas depois se tornou mais árido e frio, especialmente no sul do continente, após o soerguimento dos Andes (Haffer, 1974; Webb, 1978; Parrish, 1993b). Além disso, houve uma crescente diferenciação latitudinal do clima, em contraste com o clima mais homogêneo do Cretáceo Superior (Pascual & Jaureguizar, 1990). Uma ampla diferenciação de famílias de plantas ocorreu na América do Sul durante o Terciário. Na região equatorial, a Província Microfloral das Palmeiras é reconhecível até o Paleoceno, após o qual famílias modernas se tornaram mais abundantes formando a Província Microfloral Neotropical, que originou as atuais florestas úmidas e formações mais méxicas da América do Sul (Romero, 1993). Na porção meridional, a flora da Província Microfloral Mista se desenvolveu em uma combinação de elementos temperados e tropicais, incluindo diversas espécies adaptadas a ambientes secos. A Província Microfloral Mista presumivelmente originou as atuais savanas da América do Sul, incluindo o Cerrado (Romero, 1993). Se a presença de um estrato graminoso é um requerimento para a definição de savanas, como o Cerrado, então esse tipo de vegetação pode ter existido desde o Eoceno, quando os primeiros registros de Poaceae aparecem (Romero, 1993). Savanas muito similares às atuais já ocorriam no Mioceno da América do Sul setentrional (Van der Hammen, 1983).

Diversas famílias atuais da herpetofauna do Cerrado aparecem pela

primeira vez no registro fóssil no Paleoceno da América do Sul, sugerindo uma origem em Gondwana. Elas incluem Caeciliidae, Bufonidae, Hylidae, Gekkonidae e Chelidae (Báez & Gasparini, 1979; Estes & Báez, 1985). Aligatídeos e anilídeos fósseis estão presentes no Paleoceno da América do Sul, mas aparentemente possuíam ampla distribuição nas Américas durante o Cretáceo (Estes & Báez, 1985). O Terciário deve ter sido um período de grande diversificação da herpetofauna do Cerrado. Paisagens abertas e climas secos dominaram a América do Sul, especialmente depois do Oligoceno, e aparentemente prevaleceram até o Pleistoceno (Del'Arco & Bezerra, 1989; Pascual & Jaureguizar, 1990). Assim, a herpetofauna de paisagens abertas gozou de um período longo e favorável para sua diversificação. Além disso, o estabelecimento de um pronunciado gradiente latitudinal de temperatura também deve ter contribuído para a compartimentação da herpetofauna, como descrito para a mastofauna (Pascual & Jaureguizar, 1990). Por exemplo, é possível que a divergência das subfamílias de Tropiduridae em um grupo meridional, Liolaeminae, e dois grupos setentrionais, Tropidurinae e Leiocephalinae (Frost & Etheridge, 1989; mas vide Hedges, 1996), tenha sido dirigida pelo aprofundamento do gradiente climático do início do Terciário.

Durante o Mioceno houve uma grande transgressão marinha na América do Sul, que separou o Escudo Central Brasileiro da porção meridional do continente (Räsänen *et al.*, 1995; Webb, 1995). Essa transgressão provavelmente teve uma profunda influência na evolução da biota das paisagens abertas sul-americanas, pela fragmentação da distribuição de táxons amplamente distribuídos (Pascual & Jaureguizar,

1990). Alguns grupos do Cerrado com parentes próximos no sul do continente podem ter divergido durante esse evento, como *Tupinambis merianae* e *T. dusei*, do centro-norte da América do Sul, versus *T. rufescens*, do sul da América do Sul, uma vez que os fósseis mais antigos de *Tupinambis* datam do Mioceno (Estes, 1961).

A chegada de imigrantes de paisagens abertas das Américas Central e do Norte enriqueceu ainda mais a herpetofauna sul-americana durante o Terciário. A primeira onda de imigrantes apareceu durante o Mioceno, com a chegada dos testudinídeos e colubrídeos, provavelmente por dispersão através do mar (Estes & Báez, 1985). Quando a conexão entre a América do Norte e a América do Sul foi restabelecida no Plioceno, diversos membros da herpetofauna atual do Cerrado colonizaram a América do Sul, incluindo Ranidae, Emydidae, Kinosternidae, Iguanidae, Elapidae e Viperidae (Vanzolini & Heyer, 1985). Presumivelmente, a mesma rota foi utilizada por lagartos do gênero *Norops* (os *Anolis beta* de Williams, 1976), um grupo que evoluiu na América Central depois que a distribuição de um ancestral com ampla ocorrência nas Américas Central e do Sul foi fragmentada, ao final da Era Mesozóica (Guyer & Savage, 1986).

Finalmente, no final do Terciário, o soerguimento epeirogênico do Planalto Central Brasileiro promoveu uma compartimentação adicional da paisagem, com a formação de amplas depressões entre platôs, como as do Guaporé, Pantanal, Araguaia e Tocantins (Brasil & Alvarenga, 1989; Del'Arco & Bezerra, 1989). Antes desse evento, deve ter existido um franco intercâmbio entre as biotas de paisagens abertas, desde o sul até o nordeste da América do Sul. O

soerguimento do Planalto Central Brasileiro provavelmente deu o ímpeto final para a diferenciação da biota do Cerrado, eminentemente em relação aos biomas abertos adjacentes, a Caatinga e o Chaco (Silva, 1995). Diversos padrões de distribuição da herpetofauna parecem ter sido determinados por esse evento. Lagartos geconídeos do gênero *Lygodactylus* estão representados na América do Sul por duas espécies, *L. klugei* da Caatinga e *L. wetzeli* do Chaco (Vanzolini, 1968ab, 1974; Bons & Pasteur, 1977; Smith *et al.*, 1977), mas não existem registros do gênero no Cerrado. É possível que a distribuição de um ancestral comum tenha sido fragmentada pelo soerguimento do Planalto Central Brasileiro, seguida pela extinção no Cerrado e pela diferenciação na Caatinga e no Chaco. O gimnoftalmídeo *Vanzosaura rubricauda* mostra uma distribuição geográfica semelhante (Rodrigues, 1991; Vanzolini & Carvalho, 1991). Ainda, a divergência de *Kentropyx paulensis* e *K. vanzoi*, endêmicos do Cerrado, de sua presumida espécie-irmã, *K. viridistriga*, do Pantanal e do Chaco, pode também ter sido influenciada pelo soerguimento do Planalto Central Brasileiro, mesmo tendo Gallagher (1979, 1992) proposto causas mais recentes.

Em resumo, o Terciário foi provavelmente o período no qual o caráter da herpetofauna do Cerrado se definiu, primariamente como consequência da formação de um forte gradiente latitudinal de temperatura na América do Sul, da modernização da Província Microfloral Mista, de eventos de vicariância promovidos por uma grande transgressão marinha e pelo soerguimento do Planalto Central Brasileiro e, finalmente, pela chegada de imigrantes das Américas Central e do Norte. Essa visão é corroborada por

Heyer and Maxson (1982) que, baseados em dados imunológicos, indicaram que boa parte da diversificação do grupo *fuscus* do gênero *Leptodactylus*, típico de paisagens abertas, ocorreu no Terciário, com alguns eventos de especiação tendo ocorrido tão cedo quanto o Eoceno.

A característica mais significativa do Quaternário na América do Sul são ciclos alternados de aridez e umidade, associados com períodos glaciais e interglaciais das zonas temperadas, respectivamente (vide revisões em Prance, 1982; Whitmore & Prance, 1987). Esses ciclos climáticos causaram retrações e expansões de florestas e vegetações abertas (Van der Hammen, 1974; Absy & Van der Hammen, 1976; Van der Hammen & Absy, 1994), presumivelmente promovendo especiação alopátrica em enclaves de floresta, durante períodos secos, e em enclaves de savanas, durante períodos úmidos. Essa “Hipótese dos Refúgios Pleistocênicos” se tornou tão popular, que diversos autores a utilizaram, de forma pouco crítica, para explicar seus dados (diversos exemplos em Duellman, 1979). Inquestionavelmente, ciclos climáticos do Quaternário promoveram alguma especiação na herpetofauna do Cerrado. Por exemplo, o isolamento em enclaves atuais de vegetação aberta aparentemente resultou na diferenciação de espécies de *Tropidurus* em Rondônia e na Serra do Cachimbo (Vanzolini, 1986; Rodrigues, 1987; Vitt, 1993), ambas as regiões situadas na borda meridional da Floresta Amazônica. Ainda, diversos endêmicos do Cerrado na Serra do Espinhaço, como *Eurolophosaurus nanuzae* (Rodrigues, 1981), *Hyla cipoensis* (Haddad *et al.*, 1988) e *H. saxicola* (Pombal & Caramaschi, 1995), podem também ter se originado pelo isolamento durante máximos de umidade, quando essas áreas

presumivelmente foram isoladas por florestas (Harley, 1988). Entretanto, o impacto dos ciclos climáticos do Quaternário na diversificação da biota sul-americana tem sido superestimado (Lynch, 1988; Colli, 1996).

UMA ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA

O cenário delineado implica que os principais eventos de vicariância que afetaram a herpetofauna sul-americana, em geral, e do Cerrado, em particular, são os seguintes. Em primeiro lugar, a diferenciação climática latitudinal e a formação de províncias florísticas ao final do Cretáceo e início do Terciário criaram uma dicotomia entre espécies de paisagens abertas, sob climas temperados e secos, *versus* espécies de paisagens florestais, sob climas tropicais e úmidos. Em segundo lugar, a herpetofauna foi subdividida pela formação da Cordilheira dos Andes a partir do Oligoceno, resultando na divergência de elementos *cis versus trans-Andeanos*. Depois, a grande transgressão marinha do Mioceno promoveu uma maior diferenciação entre a herpetofauna do Planalto Central Brasileiro em relação à do sul do continente. Em seguida, o soerguimento do Planalto Central Brasileiro estimulou a diversificação da herpetofauna do Cerrado, entre elementos dos platôs *versus* das depressões interplanálticas. Finalmente, flutuações climáticas no Quaternário promoveram mais especiação, principalmente em enclaves de vegetação nas regiões de contato entre o Cerrado e as Florestas Amazônica e Atlântica. A esses eventos de vicariância, há que se acrescentar o enriquecimento adicional da herpetofauna de paisagens abertas, incluindo o Cerrado, pela chegada de imigrantes das Américas Central e do Norte. Essa seqüência de eventos

presumivelmente deixou suas marcas, seja na composição atual da herpetofauna dos biomas, seja nas filogenias dos clados sul-americanos, o que pode ser verificado através de análises biogeográficas.

Os estudos anteriores que investigaram de forma quantitativa as relações entre áreas da Região Neotropical, baseados na herpetofauna, focalizaram principalmente a floresta pluvial (e.g., Duellman, 1990; Donnelly, 1994; Guyer, 1994; Ávila-Pires, 1995; Ron, 2000; Azevedo-Ramos & Galatti, 2002). Silva and Sites (1995) analisaram as relações entre localidades neotropicais baseados na composição de suas herpetofaunas, utilizando o coeficiente de similaridade de Jaccard e UPGMA. Eles incluíram duas localidades do Cerrado e uma da Caatinga, concluindo que as herpetofaunas desses dois biomas são mais similares entre si do que com qualquer outro bioma florestal da Região Neotropical. Com poucas exceções, a maioria desses estudos se baseou em métodos de distâncias para obter dendrogramas indicativos de relações entre áreas. Diversas dificuldades, entretanto, existem com essa classe de métodos, incluindo a subjetividade na seleção das medidas de distância (ou similaridade) e do algoritmo de agrupamento, o significado de “distância”, a falta de aditividade, a perda de informação durante a conversão de dados brutos para distâncias e a não-consideração da história dos táxons (Ridley, 1986; Rosen, 1988; Brooks & McLennan, 1991; Humphries & Parenti, 1999).

Para contornar algumas dessas dificuldades, foi reunido um conjunto de dados de ocorrências de 213 espécies de lagartos provenientes de 32 localidades neotropicais, incluindo 19 localidades de biomas abertos Caatinga, Cerrado,

Chaco, Llanos, e Patagônia (Tabela 1), e analisada a matriz resultante com o método de Análise de Parsimônia de Endemismos – APE (Rosen, 1988, 1992; Morrone *et al.*, 1994). Esse método considera áreas como táxons e ocorrências de espécies (presenças-ausências) como caracteres, submetendo os dados a uma análise de parsimônia. Assim, a ocorrência de um mesmo táxon em diferentes áreas é considerada como evidência de uma história compartilhada entre as mesmas, tendo a distribuição resultado da ausência de especiação quando as áreas se separaram. Nessa análise, eventos de dispersão ou extinção são considerados como homoplasias. Ávila-Pires (1995) e Ron (2000) utilizaram a APE em análises biogeográficas da herpetofauna neotropical, mas se concentraram em áreas florestais.

Uma vez que houve preocupação, especialmente, com as relações históricas entre localidades de vegetação aberta e para não ter que postular um ancestral hipotético destituído de táxons (enraizamento de Lundberg), utilizei foram utilizadas três localidades da América Central (Barro Colorado, Chinajá, e La Selva) como grupos externos, para enraizar os cladogramas de áreas resultantes (Watrous & Wheeler, 1981). A matriz foi analisada com o programa PAUP v. 4.0b10 (Swofford, 1999) com as seguintes configurações: critério de otimização da parsimônia máxima, todos os caracteres não-ordenados e com pesos iguais, ausências codificadas como zeros, busca heurística, cladogramas iniciais obtidos por adição passo-a-passo, seqüência de adição simples, um cladograma retido a cada passo e algoritmo TBR (tree-bisection-reconnection) de troca de ramos. Para determinar o suporte de clados individuais utilizei uma análise de decaimento tradicional ou suporte de

Tabela 1. Matriz utilizada na análise de parsimônia de endemismos baseada na distribuição de 213 espécies de lagartos em 32 localidades neotropicais

Localidade	10	20	30	40	50	60	70
Alagoado	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0011000000	0001000100	0000000000
Alto Paraíso	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0001000001	0000000000
Apure	0000100010	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0100000000	0000000000
Balbina	1000100000	0001010000	0101000000	0001010000	0000000000	0000010000	0000000000
Barra do Garças	0000100000	0001000000	1000000000	0000000000	0000000010	0001000001	0000000000
Barro Colorado	0000110011	0100100011	0010100100	1100000001	0000000000	0000000000	1000000000
Belém	1000100000	0001010000	0100010000	0010010000	0000000011	0000010000	0100000000
Brasília	0000100000	0001000000	1000000000	0000100000	0000000010	0001000001	0000000000
Chaco	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0001000000	0000000000
Chapada dos Guimarães	0000100000	0001010000	1000000000	0000100000	0000000010	0001000101	0000000000
Chinajá	0000010001	0100001110	0000001000	0000000000	0100001000	0000000000	1000000000
Cocha Cashu	0010100000	0001010000	0100010000	0000000100	0000000000	0001000000	0000100000
Cuzco	0000100000	0001010000	0100010000	0000000000	0000000010	0000010000	0000000000
Exu	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0001000000	0000100000
Guarico	0000100010	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0100000000	0000000000
Ibiraba	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0011000000	0001000000	0000000000
Iquitos	1100100000	1001010000	0100010011	0001000010	0000000010	0000000000	0000000000
Itaparica	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0001000000	0000010000
Joaquim Gonzalez	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0001000000	0000000000
La Selva	0000010101	0110001111	0010000000	0000000000	1100000100	0000000000	1001001000
Manaus	0001100000	0001010000	0101000000	0001011000	0000000000	0000010000	0000000000
Minaçu	0000100000	0001000000	1000000000	0000000000	0000000010	0001001101	0000000000
Norte da Patagônia	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0010000000	0010000111
Pirenópolis	0000100000	0001000000	1000000000	0000000000	0000000000	0001000000	0000000000
Planaltina	0000100000	0001000000	1000000000	0000000000	0000000010	0001000000	0000000000
Samuel	1000100000	0001010000	0100010001	0001000000	0000000010	1000010000	0100000000
Santa Cecília	0100100000	0001010000	0100010011	0001000010	0000000000	0000000000	0000000000
Santo Inácio	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0010010000	0001100010	0000000000
Serra do Japi	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000
Sul da Patagônia	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000110
Tucuruí	0000100000	0001010000	0001010000	0011000000	0000000001	0000010001	0000000000
Vacaria	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0010100000	0001000000	0000000000

Site	80	90	100	110	120	130	140
Alagoado	0000000000	0000000000	0000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000
Alto Paraíso	0000000000	0000100000	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000010
Apure	0000000000	0000010001	0000010000	0100000000	0000000000	0000000000	0000000000
Balbina	0000000000	0001000010	0000010010	0000000000	1010000000	0000000000	0000000000
Barra do Garças	0000000000	0000100000	0000100001	0000000000	0000000000	0000000000	0000000010
Barro Colorado	0000000001	0000010100	0000010000	0000000101	0001000000	0000000000	0000000000
Belém	1000000000	0001000010	0000011010	0000001000	1010000000	0000000000	0000001000
Brasília	0000100000	0000000010	0000100001	0000000000	0000000000	0000000000	0000000111
Chaco	0100000000	0000000000	0001000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000010010
Chapada dos Guimarães	0000000000	0001100010	0000110001	0000000000	0000000000	0000000000	0000000010
Chinajá	0000000110	0000000000	0000010000	0001000001	0000000000	0000000000	0000000000
Cocha Cashu	0001000000	0011000000	0000000100	1000000000	0000000000	0000000000	0000000000
Cuzco	0000000000	0001000000	0000001100	1000000000	0000000000	0000000000	0000000000
Exu	0000000000	0000100010	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000
Guarico	0000000000	0000010001	0000010000	0100000000	0000000000	0000000000	0000000000
Ibiraba	0000000000	0000000010	0000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000
Iquitos	1011000000	1001000010	0000011100	1000010000	0100000000	0000000000	0000000000
Itaparica	0000000000	0000101010	0000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000
Joaquim Gonzalez	0000000000	0000000000	1010000000	0010000000	0000000000	1000000000	0001000010
La Selva	0000000000	0000000000	0000010000	0000000011	0000000000	0000000000	0000000000
Manaus	0000000000	0001000000	0000010010	0000000000	1010000000	0000000000	0000000000
Minaçu	0000000000	0000100000	0000110001	0000000000	0000000000	0000000000	0000000010
Norte da Patagônia	0000000000	0000000000	0101000000	0000100000	0000011111	0111110110	1110000010
Pirenópolis	0000000000	0000100000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000010
Planaltina	0000000000	0000000010	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000110
Samuel	0001001000	0011000010	0000011010	0000000000	0110000000	0000000000	0000000000
Santa Cecília	1011000000	1001000000	0000001000	1000000000	0101000000	0000000000	0000000000
Santo Inácio	0000000000	0000000010	0000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000
Serra do Japi	0000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000010
Sul da Patagônia	0000000000	0000000000	0100000000	0000000000	0000101100	0000101011	0000000000
Tucuruí	0000000000	0001000010	0000010010	0000001000	1000000000	0000000000	0000000000
Vacaria	0000000000	0000100010	0000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000

Tabela 1. Matriz utilizada na análise de parsimônia de endemismos baseada na distribuição de 213 espécies de lagartos em 32 localidades neotropicais (continuação)

Site	150	160	170	180	190	200	210	213
Alagoado	1000000100	0010010000	0000110000	0000000000	0000001000	0100000010	0000100000	000
Alto Paraíso	0100100001	1010010000	0000000000	0000000000	0000000000	0001100000	0001000000	000
Apure	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0100000000	0000000100	000
Balbina	0100010000	0000000100	0000000100	0000000000	0110100000	0000001000	0010000110	000
Barra do Garças	0101000001	1000010000	0000000000	0000001000	0000000000	0001100000	0100100000	000
Barro Colorado	0010000000	0000001000	0000000000	0010000000	0100000000	0000000000	0000000000	000
Belém	0100010000	0000000110	0000000000	0000000000	0100100000	0000100000	0010000110	000
Brasília	0101100001	1000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0010100000	0101100000	000
Chaco	0000000010	0010010000	0000000000	0000000000	1000000000	0000000000	1000101000	000
Chapada dos Guimarães	0101100001	1010010000	0000000000	0000001000	0000000000	1001100000	0100100000	000
Chinajá	0000000000	0000000000	0000000000	0010100000	0100000000	0000000000	0000000000	000
Cocha Cashu	0100001000	0000000011	1010000010	0000000001	0100000000	0000001000	0010000100	000
Cuzco	0100000000	0000000111	0100000100	1000000010	0100000001	0000001000	0010000100	000
Exu	1000000000	0010010000	0000000000	0000000000	0000000000	0100000010	0000100000	000
Guarico	0000000000	0100000000	0000000000	0000000000	0000000000	0100000000	0000000100	000
Ibiraba	1000000100	0010010000	0000100000	0000000000	0000001000	0100000100	0000100000	010
Iquitos	0100001000	0000000110	0000000100	1000010000	0100000001	0000001000	0010000100	000
Itaperica	1000000000	0010010100	0000000000	0000000000	0000000000	0100000011	0000100000	010
Joaquim Gonzalez	0000000010	1000000000	0000000000	0000000100	1000000010	0000000000	1000001001	010
La Selva	0010000000	0000001000	0000000000	0101100000	0100000000	0000000000	0000000000	000
Manaus	0100010000	0000000000	0000000000	0000000000	0110100000	0000001000	0010000110	000
Minaçu	0101100001	1010010000	0000000000	0000000000	0000000000	0001100000	0100100000	000
Norte da Patagônia	0000000000	0001100000	0001001000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	000
Pirenópolis	0101100000	1000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0010100000	0000100000	000
Planaltina	0100100001	1000010000	0000000000	0000000000	0000000000	0010000000	0101100000	000
Samuel	0100010000	1000000111	0000000000	0000000000	0100000000	0000001000	0010000110	000
Santa Cecília	0100001000	0000000110	1000000100	1000000000	0100000001	0000000000	0010000100	000
Santo Inácio	1000000000	0010010000	0000000001	0000000000	0001000100	0100010000	0000100000	010
Serra do Japi	0000000000	1000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000100000	100
Sul da Patagônia	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	0000000000	001
Tucuruí	0100000000	0000000010	0000000000	0000000000	0110000000	0000101000	0010000110	000
Yacaita	1000000000	0010010000	0000000001	0000000000	0000010100	0100000000	0000100000	010

Nota: O indica ausências, enquanto que 1 indica presença. As espécies são as seguintes: 1. *Alopoglossus angulatus*, 2. *A. atriventris*, 3. *A. buckleyi*, 4. *A. carinicaudatus*, 5. *Ameiva ameiva*, 6. *A. festiva*, 7. *A. leptophrys*, 8. *A. quadrilineata*, 9. *Anolis aeneus*, 10. *A. biporcatus*, 11. *A. bombiceps*, 12. *A. capito*, 13. *A. carpenteri*, 14. *A. chrysoplepis*, 15. *A. frenatus*, 16. *A. fuscoauratus*, 17. *A. humilis*, 18. *A. lemurinus*, 19. *A. limifrons*, 20. *A. lionotus*, 21. *A. meridionalis*, 22. *A. ortonii*, 23. *A. pentaprion*, 24. *A. philopunctatus*, 25. *A. poecilopus*, 26. *A. punctatus*, 27. *A. sericeus*, 28. *A. gr. fuscoauratus*, 29. *A. trachyderma*, 30. *A. transversalis*, 31. *A. tropidogaster*, 32. *A. vittigerus*, 33. *Arthrosaura kockii*, 34. *A. reticulata*, 35. *Bachia bresslaui*, 36. *B. cophias*, 37. *B. panoplia*, 38. *Bachia* sp., 39. *B. trisanale*, 40. *Basiliscus basiliscus*, 41. *B. plumifrons*, 42. *B. vittatus*, 43. *Briba brasiliana*, 44. *Caliptommatus leioplepis*, 45. *C. nicterus*, 46. *C. sinebrachiatus*, 47. *Celestus rozellae*, 48. *C. hylaius*, 49. *Cercosaura ocellata*, 50. *Cnemidophorus cryptus*, 51. *C. gramivagus*, 52. *C. lemniscatus*, 53. *C. longicaudus*, 54. *C. ocellifer*, 55. *Cnemidophorus* sp., 56. *Coleodactylus amazonicus*, 57. *C. brachystoma*, 58. *C. meridionalis*, 59. *Colobosaura mentalis*, 60. *C. modesta*, 61. *Corytophanes cristatus*, 62. *Crocodylus lacertinus*, 63. *Ctenoblepharys donosobarrosi*, 64. *Diploglossus bilobatus*, 65. *D. fasciatus*, 66. *D. lessonae*, 67. *D. monotropis*, 68. *Diplolaemus bibronii*, 69. *D. darwini*, 70. *D. leopoldinus*, 71. *Dracaena guianensis*, 72. *D. paraguayensis*, 73. *Enyalioides cofanorum*, 74. *E. laticeps*, 75. *Enyalius bilineatus*, 76. *E. iheringii*, 77. *E. leechii*, 78. *Eumeces schwartzei*, 79. *E. sumichrasti*, 80. *Gonatodes albogularis*, 81. *G. concinnatus*, 82. *G. eladioi*, 83. *G. hasemani*, 84. *G. humeralis*, 85. *Gymnodactylus geckoides*, 86. *G. speciosus*, 87. *Hemidactylus agrius*, 88. *H. frenatus*, 89. *H. mabouia*, 90. *H. palaichthys*, 91. *Homonota borelli*, 92. *H. darwini*, 93. *H. fasciata*, 94. *H. horrida*, 95. *Hoplocercus spinosus*, 96. *Iguana iguana*, 97. *Iphisa elegans*, 98. *Kentropyx altamazonica*, 99. *K. calcarata*, 100. *K. paulensis*, 101. *K. pelviceps*, 102. *K. striata*, 103. *K. viridistriga*, 104. *Laemanctus longipes*, 105. *Leiosaurus bellii*, 106. *Lepidoblepharis festae*, 107. *L. heyerorum*, 108. *L. sanctaemartae*, 109. *L. xanthostigma*, 110. *Lepidophyma flavimaculatum*, 111. *Leposoma guianense*, 112. *L. parietale*, 113. *L. pericarinatum*, 114. *L. southi*, 115. *Liolaemus archeforus*, 116. *L. austromendocinus*, 117. *L. bibronii*, 118. *L. boulengeri*, 119. *L. buergeri*, 120. *L. ceii*, 121. *L. chacoensis*, 122. *L. chiliensis*, 123. *L. darwini*, 124. *L. elongatus*, 125. *L. fitzingeri*, 126. *L. gracilis*, 127. *L. kingii*, 128. *L. kriegi*, 129. *L. lineomaculatus*, 130. *L. magellanicus*, 131. *L. rothi*, 132. *L. ruizleali*, 133. *L. tenuis*, 134. *L. wiegmanni*, 135. *Lygodactylus klugei*, 136. *L. wetzeli*, 137. *Mabuya bistriata*, 138. *M. dorsivittata*, 139. *M. frenata*, 140. *M. guaporicola*, 141. *M. heathi*, 142. *M. nigropunctata*, 143. *M. unimarginata*, 144. *Micrablepharus atticolus*, 145. *M. maximiliani*, 146. *Neusticurus bicarinatus*, 147. *N. ecleopus*, 148. *Notobachia ablephara*, 149. *Ophiodes intermedius*, 150. *O. striatus*, 151. *Pantodactylus schreibersii*, 152. *Phyllodactylus ventralis*, 153. *Phylllopezus pollicaris*, 154.

Bremer, que determina o número de passos adicionais necessários para que um determinado clado desapareça do consenso estrito de cladogramas subótimos (Bremer, 1994). Considerou-se, de forma arbitrária, clados com índice de decaimento igual ou superior a cinco como “robustos”.

A APE produziu nove cladogramas mais parsimoniosos de igual comprimento (comprimento = 312, índice de consistência = 0,68, índice de retenção = 0,77). O cladograma de consenso estrito mostra que todas as localidades formam clados coincidentes com os biomas das quais são provenientes, sugerindo que a compartimentação da herpetofauna em biomas é natural e que a classificação dos biomas é adequada (Figura 1). Entretanto, o suporte para os biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, revelado pelo índice de decaimento, foi apenas moderado. A dicotomia basal no grupo interno representa localidades de biomas florestais *versus* localidades de biomas

abertos, com exceção da Serra do Japi, uma localidade da Floresta Atlântica, que mostrou mais parentesco com localidades do Cerrado, Chaco e Patagônia (Figura 1). Esse resultado está de acordo com a previsão feita anteriormente, de que a primeira divergência biogeográfica na herpetofauna sul-americana produziu dois conjuntos de espécies, um de paisagens abertas e outro de paisagens florestais. A estreita relação entre a Serra do Japi com localidades de biomas abertos possivelmente resultou da presença de enclaves de vegetação aberta na região, da grande proximidade dessa localidade ao Cerrado e, presumivelmente, de conexões históricas entre essa localidade e o Cerrado durante flutuações climáticas do Quaternário (Ab’Saber, 1992; Leitão-Filho, 1992). Entretanto, o grau de suporte para esse posicionamento foi extremamente baixo (Figura 1).

As localidades amazônicas formaram um grupo monofilético com

Nota - continuação

Phymaturus palluma, 155. *P. patagonicus*, 156. *Polychrus acutirostris*, 157. *P. gutturosus*, 158. *P. marmoratus*, 159. *Prionodactylus argulus*, 160. *P. eigenmanni*, 161. *P. manicatus*, 162. *P. oshaughnessyi*, 163. *Prionodactylus sp.*, 164. *Pristidactylus fasciatus*, 165. *Procellosaurinus erythrocerus*, 166. *P. tetradactylus*, 167. *Proctotretus pectinatus*, 168. *Pseudogonatodes guianensis*, 169. *Pseudogonatodes sp.*, 170. *Psilophthalmus paeminus*, 171. *Ptychoglossus brevifrontalis*, 172. *Sphaerodactylus homolepis*, 173. *S. lineolatus*, 174. *S. millipunctatus*, 175. *Sphenomorphus cherriei*, 176. *Stenocercus aculeatus*, 177. *S. caducus*, 178. *S. doellojuradoi*, 179. *S. roseiventris*, 180. *Stenocercus sp.*, 181. *Teius teyou*, 182. *Thecadactylus rapicaudus*, 183. *Tretioscintus agilis*, 184. *Tropidurus amathites*, 185. *T. azureum*, 186. *T. cocorobensis*, 187. *T. divaricatus*, 188. *T. erythrocephalus*, 189. *T. etheridgei*, 190. *T. flaviceps*, 191. *T. guarany*, 192. *T. hispidus*, 193. *T. itambere*, 194. *T. montanus*, 195. *T. oreadicus*, 196. *T. pinima*, 197. *T. plica*, 198. *T. psammonastes*, 199. *T. semitaeniatus*, 200. *Tropidurus sp.*, 201. *T. spinulosus*, 202. *T. torquatus*, 203. *T. umbra*, 204. *Tupinambis duseni*, 205. *T. merianae*, 206. *T. quadrilineatus*, 207. *T. rufescens*, 208. *T. teguixin*, 209. *Uranoscodon superciliosus*, 210. *Urostrophus gallardoi*, 211. *U. vautieri*, 212. *Vanzosaura rubricauda*, 213. *Vilcunia sylvanae*.

Fontes: Alagoado, Brasil (Rodrigues, 1996); Alto Paraíso, Brasil (Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília - CHUNB); Apure, Venezuela (Staton & Dixon, 1977); Balbina, Brasil (Silva & Sites, 1995); Barra do Garças, Brasil (CHUNB); Barro Colorado Island, Panama (Rand & Myers, 1990); Belém, Brasil (Silva & Sites, 1995); Brasília, Brasil (CHUNB); Chaco, Paraguay (Norman, 1994); Chapada dos Guimarães, Brasil (CHUNB, Strüssmann, 2000); Chinajá, Guatemala (Silva & Sites, 1995); Cocha Cashu, Peru (Rodriguez & Cadle, 1990); Cuzco, Peru (Duellman & Salas, 1991); Exu, Brasil (Vitt, 1995); Guarico, Venezuela (Staton & Dixon, 1977); Ibiraba, Brasil (Rodrigues, 1996); Iquitos, Peru (Silva & Sites, 1995); Itaparica, Brasil (Silva & Sites, 1995); Joaquim V. Gonzales, Argentina (Fitzgerald *et al.*, 1999); La Selva, Costa Rica (Guyer, 1994); Manaus, Brasil (Zimmerman & Rodrigues, 1990); Minaçu, Brasil (CHUNB); Norte da Patagônia, Argentina (Ceí, 1979); Pirenópolis, Brasil (CHUNB); Planaltina, Brasil (Brandão & Araujo, 1998); Samuel, Brasil (Silva & Sites, 1995); Santa Cecilia, Equador (Duellman, 1978); Santo Inácio, Brasil (Rodrigues, 1996); Serra do Japi, Brasil (Sazima & Haddad, 1992); Sul da Patagônia, Argentina (Ceí, 1979); Tucuruí, Brasil (Silva & Sites, 1995); Vacaria, Brasil (Rodrigues, 1996).

alto grau de suporte e se dividiram em dois grupos, um da Amazônia Ocidental e outro da Amazônia Oriental, ambos com moderado grau de suporte (Figura 1). Essa divisão biogeográfica na Amazônia já havia sido identificada em estudos anteriores com diversos organismos, incluindo anfíbios (Ron, 2000), lagartos (Ávila-Pires, 1995; Ron, 2000), aves (Haffer, 1987) e primatas (Silva & Oren, 1996). Por outro lado, as localidades de biomas abertos (mais a Serra do Japi) formaram um grupo monofilético com baixo nível de suporte (Figura 1). Os resultados indicam que a herpetofauna da Caatinga compartilha uma história mais recente com a dos

Llanos do que com a do Cerrado, Chaco e Patagônia. Ainda, o cladograma de consenso estrito indica que a herpetofauna do Cerrado compartilha uma história mais recente com a do Chaco que com a de outros biomas abertos sul-americanos. Entretanto, o grau de suporte para esses grupos de localidades de biomas abertos foi baixo, à exceção da Patagônia e dos Llanos (Figura 1).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os principais eventos que marcaram a diferenciação da herpetofauna do

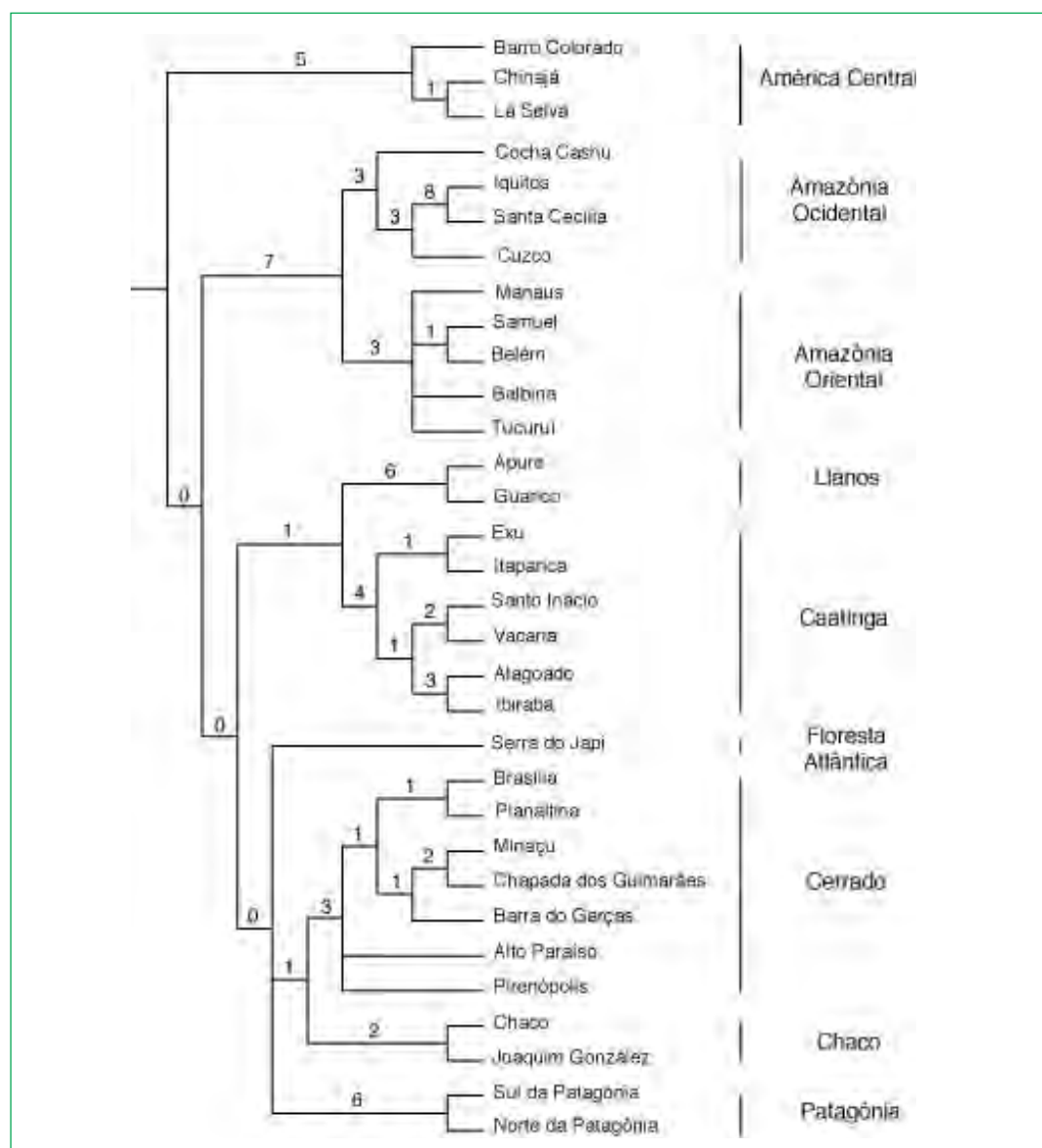


Figura 1
Cladograma de áreas, obtido através de Análise de Parsimônia de Endemismos de 213 espécies de lagartos em 32 localidades neotropicais. Cladograma é o consenso estrito de 9 cladogramas mais parsimoniosos. Números indicam índice de decaimento ou suporte de Bremer.

Cerrado consistem do estabelecimento de um gradiente climático associado à formação de três províncias florísticas ao início do Terciário, a grande transgressão marinha do Mioceno, o soerguimento do Planalto Central e a chegada de imigrantes das Américas Central e do Norte ao final do Terciário e flutuações climáticas do Quaternário. Parte dos padrões de distribuição da herpetofauna sul-americana, interpretados à luz de uma Análise de

Parsimônia de Endemismos, corroboram a importância de alguns desses eventos. Muita ênfase tem sido dada a eventos do Quaternário sobre a diferenciação da herpetofauna sul-americana, enquanto que aparentemente o Terciário teve muito maior importância. Estudos sobre a paleontologia da herpetofauna sul-americana, assim como sobre as relações filogenéticas de grupos endêmicos, são fundamentais para uma melhor compreensão de sua gênese.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A. N. 1992. A Serra do Japi, sua origem geomorfológica e a teoria dos refúgios. In L. P. C. Morellato (Ed.). *História Natural da Serra do Japi*. pp. 12-23. Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas, São Paulo.
- Absy, M. L., & T. Van der Hammen. 1976. Some paleoecological data from Rondônia, southern part of the Amazon basin. *Acta Amazonica* 6: 293-299.
- Albino, A. M. 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Münchner Geowiss. Abh.* (A) 30: 185-202.
- Ávila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zool. Verh.* 1995: 3-706.
- Azevedo-Ramos, C., & U. Galatti. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: Conservation implications. *Biol. Conserv.* 103: 103-111.
- Báez, A. M., & Z. B. Gasparini. 1979. The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. In W. E. Duellman (Ed.). *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. p. 29-54. The Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Ball, I. R. 1975. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.* 24: 407-430.
- Bauer, A. M. 1993. African-South American relationships: a perspective from the Reptilia. In P. Goldblatt (Ed.). *Biological Relationships between Africa and South America*. p. 244-288. Yale University Press, New Haven and London.
- Bons, J., and G. Pasteur. 1977. Solution histologique à un problème de taxinomie herpétologique intéressant les rapports paléobiologiques de l'Amérique du Sud et de l'Afrique. *CR Hebd. Acad. Sci.* 284: 2547-2550.
- Brandão, R. A., & A. F. B. Araujo. 1998. A herpetofauna da Estação Ecológica de Águas Emendadas. In J. S. Marinho-Filho (Ed.). *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas*. História Natural e Ecologia de um Fragmento de Cerrado do Brasil Central. p. 9-21. Instituto de Ecologia e Meio Ambiente do Distrito Federal, Brasília.
- Brasil, A. E., & S. M. Alvarenga. 1989. Relevô. In A. C. Duarte (Ed.). *Geografia do Brasil*. Região Centro-Oeste. p. 53-72. FIBGE-Diretoria de Geociências, Rio de Janeiro.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Syst. Biol.* 49: 754-776.
- Brooks, D. R., & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior, A Research Program in Comparative Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Cei, J. M. 1979. The Patagonian herpetofauna. In W. E. Duellman (Ed.). *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. p. 309-339. The Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Colli, G. R. 1996. *Amazonian Savanna Lizards and the Biogeography of Amazonia*. Tese de Doutorado, University of California, Los Angeles, California.
- Del'Arco, J. O., & P. E. L. Bezerra. 1989. Geologia. In Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (Ed.). *Geografia do Brasil*. Região Centro-Oeste. Volume 1. p. 35-51. IBGE, Rio de Janeiro.
- Donnelly, M. A. 1994. Amphibian diversity and natural history. In L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide and G. S. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. p. 199-209. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 65: 1-352.
- _____. (Ed.). 1979. *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Lawrence, Kansas, The Museum of Natural History, The University of Kansas.
- _____. 1990. Herpetofaunas in neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. In A. H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. p. 455-505. Yale University Press, New Haven and London.
- _____. 1993. Amphibians in Africa and South America: evolutionary history and ecological comparisons. In P. Goldblatt (Ed.). *Biological Relationships between Africa and South America*. p. 200-243. Yale University Press, New Haven and London.
- _____. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill Publishing Company, New York.
- _____. & A. W. Salas. 1991. Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazonico, Peru. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 143: 1-13.
- Estes, R., & A. Báez. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? In F. G. Stehli and S. D. Webb (Eds.). *The Great American Biotic Interchange*. p. 139-197. Plenum Press, New York.
- _____. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora* 143: 1-11.
- Fitzgerald, L. A., F. B. Cruz, & G. Perotti. 1999. Phenology of a lizard assemblage in the dry chaco of Argentina. *J. Herpetol.* 33: 526-535.
- Frost, D. R., & R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 81: 1-65.
- Gallagher, D. S., & J. R. Dixon, Jr. 1992. Taxonomic revision of the South American lizard genus *Kentropyx* Spix (Sauria, Teiidae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino* 10: 125-171.
- Gallagher, D. S., Jr. 1979. *A Systematic Revision of the South American Lizard Genus Kentropyx (Sauria: Teiidae)*. Tese de Doutorado, Texas A&M University, College Station, Texas.
- Gao, K., & R. C. Fox. 1996. Taxonomy and evolution of Late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from western Canada. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 33: 1-107.
- Gayet, M., J. C. Rage, T. Sempere, & P. Y. Gagnier. 1992. Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. *Bull. Soc. géol. France* 163: 781-791.
- Guyer, C. 1994. The reptile fauna: diversity and ecology. In L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide and G. S. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and*

- Natural History of a Neotropical Rain Forest*. p. 210-216. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- _____. & J. M. Savage. 1986. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Syst. Zool.* 35: 509-531.
- Haddad, C. F. B., G. V. Andrade, & A. J. Cardoso. 1988. Anfíbios anuros no Parque Nacional da Serra da Canastra, estado de Minas Gerais. *Brasil Florestal* 64: 9-20.
- Haffer, J. 1974. *Avian Speciation in Tropical South America, with a Systematic Survey of the Toucans (Ramphastidae) and Jacamars (Galbulidae)*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.
- _____. 1987. Biogeography of Neotropical birds. In T. C. Whitmore and G. T. Prance (Eds.). *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. pp. 105-150. Clarendon Press, Oxford.
- Harley, R. M. 1988. Evolution and distribution of *Eriope* (Labiatae), and its relatives, in Brazil. In P. E. Vanzolini and W. R. Heyer (Eds.). *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. p. 71-120. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Hedges, S. B. 1996. The origin of West Indian amphibians and reptiles. In R. Powell and R. W. Henderson (Eds.). *Contributions to West Indian Herpetology*. A tribute to Albert Schwartz. p. 95-128. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Saint Louis, Missouri.
- Heyer, W. R. 1978. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sci. Bull.* 29: 1-85.
- _____. & L. R. Maxson. 1982. Distributions, relationships, and zoogeography of lowland frogs- the *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. In G. T. Prance (Ed.). *Biological Differentiation in the Tropics*. p. 375-388. Columbia University Press, New York.
- Humphries, C. J., & L. R. Parenti. 1999. *Cladistic Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Leitão-Filho, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In L. P. C. Morellato (Ed.). *História Natural da Serra do Japi*. p. 40-63. Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas, São Paulo.
- Lynch, J. D. 1988. Refugia. In A. A. Myers and P. S. Giller (Eds.). *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. p. 311-342. Chapman and Hall, London.
- Morrone, J. J., S. Roig-Juñent, & J. V. Crisci. 1994. Cladistic biogeography of terrestrial sub-Antarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *Res. Explor.* 10: 104-115.
- Norman, D. R. 1994. *Amphibians and Reptiles of the Paraguayan Chaco*, Volume 1. D. Norman, San José, Costa Rica.
- Nydam, R. L. 2002. Lizards of the Mussentuchit Local Fauna (Albian-Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *J. Vertebr. Paleontol.* 22: 645-660.
- _____. & R. L. Cifelli. 2002a. A new teiid lizard from the Cedar Mountain formation (Albian-Cenomanian boundary) of Utah. *J. Vertebr. Paleontol.* 22: 276-285.
- _____. & R. L. Cifelli. 2002b. Lizards from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) Antlers and Cloverly formations. *J. Vertebr. Paleontol.* 22: 286-298.
- Parrish, J. T. 1993a. The paleogeography of the opening south Atlantic. In W. George and R. Lavocat (Eds.). *The Africa-South America Connection*. p. 8-27. Clarendon Press, Oxford.
- _____. 1993b. Palaeoclimatic history of the opening South Atlantic. In W. George

- and R. Lavocat (Eds.). *The Africa-South America Connection*. p. 28-43. Clarendon Press, Oxford.
- Pascual, R., and E. O. Jaureguizar. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *J. Hum. Evol.* 19: 23-60.
- Pitman, W. C., III, S. Cande, J. LaBrecque, & J. Pindell. 1993. Fragmentation of Gondwana: the separation of Africa from South America. In P. Goldblatt (Ed.). *Biological Relationships between Africa and South America*. p. 15-34. Yale University Press, New Haven and London.
- Pombal, J. P., Jr., & U. Caramaschi. 1995. Posição taxonômica de *Hyla pseudopseudis* Miranda-Ribeiro, 1937 e *Hyla saxicola* Bokermann, 1964 (Anura, Hylidae). *Bol. Mus. Nac.*, nova sér., Zool., Rio de Janeiro 363: 1-8.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, & K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Prance, G. T. 1982. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Presch, W. F., Jr. 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Teiinae). *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 73: 23-32.
- Rand, A. S., & C. W. Myers. 1990. The herpetofauna of Barro Colorado Island, Panama: an ecological summary. In A. H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. p. 386-409. Yale University Press, New Haven and London.
- Räsänen, M. E., A. M. Linna, J. C. R. Santos, & F. R. Negri. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386-390.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and Classification: the Reformation of Cladism*. Longman, New York.
- Rodrigues, M. T. 1981. Uma nova espécie de *Tropidurus* do Brasil (Sauria, Iguanidae). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 34: 145-149.
- _____. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *Torquatus* ao sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.*, S. Paulo 31: 105-230.
- _____. 1991. Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. III. *Procellosaurinus*: Um novo gênero de microteídeos sem pálpebra, com a redefinição do gênero *Gymnophthalmus* (Sauria, Teiidae). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 37: 329-342.
- _____. 1996. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle rio São Francisco, Bahia, Brazil. *J. Herpetol.* 30: 513-523.
- _____. & J. E. Cadle. 1990. A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. In A. H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. pp. 410-425. Yale University Press, New Haven and London.
- Romero, E. J. 1993. South American paleofloras. In P. Goldblatt (Ed.). *Biological Relationships between Africa and South America*. p. 62-85. Yale University Press, New Haven and London.
- Ron, S. R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 379-402.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In A. A. Myers and P. S. Giller (Eds.). *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. p. 437-481. Chapman and Hall, London.
- _____. 1992. Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in marine palaeobiogeography. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 92: 171-205.

- Savage, J. M., & K. R. Lips. 1993. A review of the status and biogeography of the lizard genera *Celestus* and *Diploglossus* (Squamata: Anguidae), with description of two new species from Costa Rica. *Revta. Biol. Trop.* 41: 817-842.
- Sazima, I., & C. F. B. Haddad. 1992. Répteis da Serra do Japi: Notas sobre história natural. In L. P. C. Morellato (Ed.). *História Natural da Serra do Japi*. Ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. p. 212-237. Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Silva, J. M. C. 1995. Biogeographic analysis of the South American Cerrado avifauna. *Steenstrupia* 21: 49-67.
- _____. & D. C. Oren. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.* 59: 427-437.
- Silva, N. J., Jr., & J. W. Sites, Jr. 1995. Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conserv. Biol.* 9: 873-901.
- Smith, H. M., R. L. Martin, & T. A. Swain. 1977. A new genus and two new species of South American geckos (Reptilia, Lacertilia). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 30: 195-213.
- Staton, M. A., & J. R. Dixon. 1977. The herpetofauna of the central llanos of Venezuela: noteworthy records, a tentative checklist and ecological notes. *J. Herpetol.* 11: 17-24.
- Strüssmann, C. 2000. Herpetofauna. In C. J. R. Alho (Ed.). *Fauna Silvestre da Região do Rio Manso-MT*. p. 153-189. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis e Centrais Elétricas do Norte do Brasil S.A., Brasília, Brasil.
- Swofford, D. L. 1999. *PAUP*. Phylogenetic Analysis using Parsimony (*and Other Methods)*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- _____. 1983. The palaeoecology and palaeogeography of savannas. In F. Bourlière (Ed.). *Ecosystems of the World 13. Tropical Savannas*. p. 19-35. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- _____. & M. L. Absy. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 109: 247-261.
- Vanzolini, P. E. 1968a. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arq. Zool.*, S. Paulo 17: 85-112.
- _____. 1968b. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). *Arq. Zool.*, S. Paulo 17: 1-84.
- _____. 1970. *Zoologia Sistemática, Geografia e a Origem das Espécies*. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, São Paulo.
- Vanzolini, P. E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brazil (Sauria). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 28: 61-90.
- _____. 1976. On the lizards of a cerrado-caatinga contact, evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 29: 111-119.
- _____. 1986. *Levantamento Herpetológico da Área do Estado de Rondônia sob a Influência da Rodovia BR 364*. Conselho Nacional do Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Assessoria Editorial, Brasília, Distrito Federal, Brasil.
- _____. & W. R. Heyer. 1985. The American herpetofauna and the interchange. In F. G. Stehli and S. D. Webb (Eds.). *The Great American Biotic Interchange*. p. 475-487. Plenum Press, New York.
- _____. & C. M. Carvalho. 1991. Two sibling and sympatric species of

- Gymnophthalmus* in Roraima, Brasil (Sauria, Teiidae). *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 37: 173-226.
- Vitt, L. J. 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Can. J. Zool.* 71: 2370-2390.
- _____. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occ. Pap. Oklahoma Mus. Nat. Hist.* 1: 1-29.
- Watrous, L. E., & Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Webb, S. D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9: 393-426.
- _____. 1995. Biological implications of the Middle Miocene Amazon Seaway. *Science* 269: 361-362.
- Whitmore, T. C., & G. T. Prance. 1987. *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- Williams, E. E. 1976. South American anoles: the species groups. *Pap. Avul. Zool.*, S. Paulo 29: 259-268.
- Zimmerman, B. L., & M. T. Rodrigues. 1990. Frogs, snakes, and lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. In A. H. Gentry (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. p. 426-454. Yale University Press, New Haven and London.

Capítulo 15

Pequenos
mamíferos de
Cerrado:
distribuição dos
gêneros e estrutura
das comunidades
nos diferentes
habitats.

Emerson M. Vieira

Laboratório de Ecologia de Mamíferos
Universidade do Vale do Rio dos Sinos
UNISINOS

São Leopoldo, RS

Alexandre R. T. Palma

Universidade de Brasília
Brasília, DF

FOTO: ANDREAS SOELLER



INTRODUÇÃO

O Cerrado originalmente cobria cerca de 2.000.000 km² do Brasil central (Ribeiro & Walter, 1998), estendendo-se de 6°S a 26°S (IBGE, 1993). Esse bioma é formado por um conjunto de tipos de *habitats* distintos, que variam em grau de cobertura arbórea desde áreas completamente abertas, cobertas por vegetação graminóide (e. g. campo limpo), passando por formações savânicas (e.g. cerrado *sensu stricto*) até áreas com *habitats* florestais (e. g. floresta de galeria) (Eiten, 1993). As transições entre esses subtipos podem ser tanto graduais como abruptas (Eiten, 1993; Ribeiro & Walter, 1998). A diversidade de espécies vegetais do Cerrado é reconhecidamente alta. Considerando-se apenas as formações savânicas, há mais de 2.500 espécies de plantas vasculares reconhecidas (Coutinho, 1990). Essas espécies estão sujeitas a uma forte variação sazonal na precipitação pluviométrica, com ciclos anuais de seca e chuva bem definidos.

Áreas com grande extensão territorial, aliadas à alta heterogeneidade ambiental, alta diversidade vegetal e

precipitação pluviométrica relativamente alta, são características que favorecem o desenvolvimento de uma ampla gama de adaptações por parte da fauna e, conseqüentemente, alta riqueza das comunidades animais (Dueser & Brown, 1980; August, 1983). Por apresentar essas características, o Cerrado é uma região com potencial para uma alta diversidade faunística. De fato, para vários grupos animais o Cerrado é considerado uma região de fauna rica e diversificada (e. g. aves [Silva, 1995], anfíbios e répteis [Colli *et al.*, 2002]). Para mamíferos, ocorrem no mínimo 159 espécies nesse bioma, sendo dessas 41 roedores e 14 marsupiais (Fonseca *et al.*, 1996). As espécies dessas duas ordens são os componentes principais do grupo dos pequenos mamíferos não-voadores. Muitas das espécies são fieis a determinadas características de *habitat* e podem ser fortemente influenciadas por alterações ambientais, como queimadas, fragmentação, substituição da vegetação nativa por monoculturas, entre outras perturbações (e.g Borchert & Hansen, 1983; Malcolm, 1997; Vieira, 1999)

As origens biogeográficas dos pequenos mamíferos de Cerrado, assim

como de outros componentes da fauna desse bioma podem variar. Como o Brasil central é drenado em sua maior parte por três bacias hidrográficas distintas: Amazônica, Platina e do São Francisco, sendo circundado por diversos tipos de vegetação: Chaco ao sul, Caatinga ao nordeste, Floresta Amazônica ao nortenoeste e Mata Atlântica ao leste-sudeste, essa configuração permite múltiplas origens para os componentes das comunidades do Cerrado, como já foi sugerido para aves (Silva, 1995; 1996) e plantas (Prado & Gibbs, 1993; Oliveira-Filho & Ratter 1995; 2000).

Os fatores ecológicos e geográficos citados produzem variabilidade na estrutura das comunidades, tanto entre *habitats*, como entre regiões. Estudos comparando comunidades em escala regional no Cerrado foram feitos com endemismos e afinidades biogeográficas em aves (Silva 1995; 1996; 1997), composição de comunidades de plantas (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; 2000; Ratter *et al.*, 1996), composição e diversidade de comunidades de répteis e anfíbios (Colli *et al.*, 2002). Especialmente para pequenos mamíferos, com exceção do estudo de Marinho-Filho *et al.* (1994), que apresenta uma análise preliminar de variação na composição de comunidades de roedores e marsupiais situadas em seis diferentes áreas de Cerrado, não existem estudos mais abrangentes sobre variação na composição de espécies e associação destes aos diferentes *habitats* de Cerrado.

Alguns estudos já demonstraram claramente que há forte preferência de algumas espécies de pequenos mamíferos a determinados *habitats* (e.g. Alho *et al.*, 1986; Mares *et al.*, 1986; Redford & Fonseca, 1986). Todos os trabalhos existentes, no entanto, foram feitos analisando somente comunidades

de uma mesma área ou região. O presente estudo, apresenta uma análise geral da ocorrência e distribuição de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) nos distintos tipos de *habitat* existentes no Cerrado. Especificamente, foi analisada a riqueza associada a cada *habitat* e padrões gerais de distribuição dos gêneros e associação desses às distintas fisionomias de Cerrado.

METODOLOGIA

Para este estudo foram utilizados alguns dados da literatura, outros não publicados dos próprios autores e outros também não publicados, mas disponibilizados por outros pesquisadores. Foram incluídas nas análises, comunidades de pequenos mamíferos no domínio do Cerrado, incluindo também matas de galeria, matas mesofíticas e *habitats* perturbados. Foram considerados apenas grupos regularmente capturados com armadilhas convencionais (Didelphidae, Echimyidae e Muridae), excluindo outros pequenos mamíferos raramente capturados (e. g. Caviidae e Lagomorpha). Foram considerados apenas levantamentos com no mínimo 10 indivíduos capturados e com um esforço de captura mínimo de 500 armadilhas-noite, o que é o mínimo recomendado por Jones *et al.* (1996) para inventariar um *habitat*. Seguindo estes critérios, 82 sítios (comunidades) em 17 áreas foram incluídos na base de dados (Figura 1, Apêndice I). Como sítio considerou-se uma grade ou linha de armadilhas e como área micro-bacias, unidades de conservação ou municípios.

Sítios foram classificados pelo tipo de *habitat* do local. Considerou-se como *habitats* distintos, tipos de vegetação com características edáficas e fisionômicas bem distintas, seguindo as

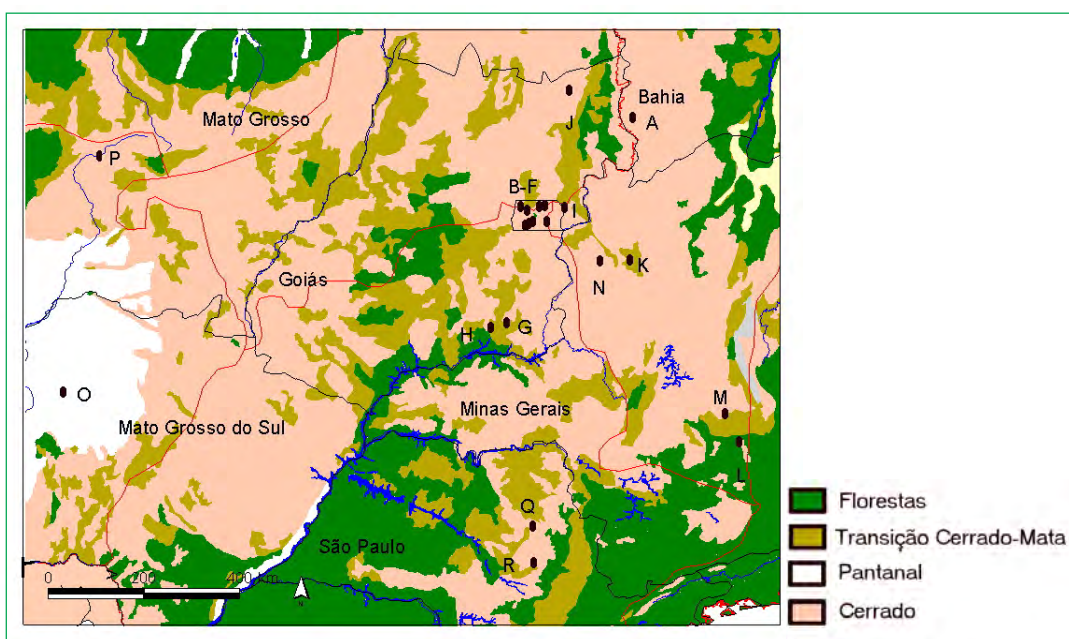
classificações propostas por Eiten (1993) e Ribeiro & Walter (1998), com modificações. As áreas foram classificadas de acordo com a formação florística regional apresentada por duas classificações: a do IBGE (1993), que é um sistema de classificação altamente dependente da fisionomia e das condições climáticas, e a classificação apresentada por Ratter *et al.* (1996), baseada exclusivamente em critérios florísticos. Os *habitats* considerados foram (ordenados em ordem crescente de cobertura vegetal): campo úmido e vereda, campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto*, cerradão, mata mesofítica, mata de galeria e mata ciliar.

Adotou-se o arranjo de espécies em gêneros de Wilson & Reeder (1993). Este arranjo difere dos nomes de espécies originalmente adotados em alguns estudos utilizados como base de dados. Para todas as comparações de composição de fauna foram usados gêneros como unidades taxonômicas de organização. Isto foi feito para evitar problemas e dúvidas sobre delimitação e distribuição de espécies, que ainda existem no conhecimento atual dos

pequenos mamíferos sul-americanos (veja Kasahara & Yonenaga-Yassuda 1984, Vivo 1996, Patton *et al.* 1997). Uma vez analisadas as espécies com uma ampla gama de adaptações locomotoras e alimentares (Fonseca *et al.*, 1996), assumiu-se que espécies de um mesmo gênero têm requerimentos ecológicos similares e representam variações de um mesmo tipo funcional. Esta abordagem é a mesma seguida por Kaufman (1995) que sugeriu que padrões de distribuição de macrotaxa refletem restrições do tipo ecológico na distribuição geográfica e, portanto na diversidade. Este autor se refere a tipos funcionais como “bauplans”.

Estimamos a α -diversidade de cada *habitat* como a riqueza média de gêneros nos sítios de determinado *habitat*. Essa riqueza de gêneros por sítio foi obtida por rarefação ($n = 10$ indivíduos – limite mínimo para inclusão na base de dados), usando o *software* BioDiversity Pro (McAleece *et al.*, 1997). Esses valores médios de riqueza de gêneros para cada *habitat* foram relacionados com o grau de cobertura arbórea dos *habitats* por intermédio de uma regressão linear. Para essa regressão ordenou-se os *habitats*

Figura 1
Mapa do Brasil central com a localização das áreas amostradas. Detalhes sobre as áreas na Tabela 1.



quanto à cobertura arbórea, atribuindo o valor 1 para as áreas mais abertas (campo limpo, campo úmido e campo sujo), valor 2 para as áreas com alguma cobertura arbórea (campo cerrado), e assim sucessivamente.

Visando avaliar o quanto sítios de um mesmo *habitat* eram similares em termos de composição de espécies estimou-se a β -diversidade de cada *habitat*. Essa diversidade beta é essencialmente uma medida do quão diferentes (ou similares) são um conjunto de comunidades em termos de composição de espécies (Magurran, 1988). Para essas estimativas foi utilizado o Índice de Whittaker - b_w : $b_w = S/a - 1$; onde S = riqueza de gêneros total no conjunto de comunidades (total de sítios) e a = riqueza média de gêneros por comunidade (sítio). Esse índice é considerado simples e um dos mais adequados para estimativas de similaridade entre sítios (Magurran, 1988).

Realizou-se também uma comparação da dissimilaridade entre pares de sítios e da distância geográfica entre eles. Para estimar a dissimilaridade utilizou-se o índice de Czekanowski - $D = 2\sum \min(x_A, x_B) / \sum (x_A + x_B)$; sendo que x_A = proporção de cada gênero na comunidade A e x_B = proporção de cada gênero na comunidade B. Esse índice fornece uma boa estimativa do quão dissimilares são duas comunidades em relação à abundância relativa de cada uma das espécies (ou gêneros, nesse caso), que as compõem (Pielou, 1984). Esses valores calculados foram correlacionados com a distância geográfica entre as áreas por meio do teste de Mantel (Manly, 1986). Considerou-se apenas as distâncias entre sítios de áreas diferentes. Distâncias entre sítios na mesma área foram consideradas zero.

Foram utilizados os dados de abundância relativa de gêneros em cada sítio para executar uma DCA ("Detrended Correspondence Analysis", ou Análise de Correspondência Não-tendenciada), usando o programa PC-ORD 4.0. Por intermédio dessa análise podemos ver como os sítios se agrupam em função da composição da fauna e avaliar a importância relativa de cada gênero para as comunidades (Ter Braak, 1995). Pudemos também, com essa análise, visualizar a relação dos gêneros com os tipos de *habitat* de Cerrado.

RESULTADOS

Registramos no total a ocorrência de 28 gêneros de pequenos mamíferos em Cerrado (Tabela 1). Os gêneros geralmente foram representados por apenas uma espécie nas comunidades de Cerrado estudadas (razão espécies/gêneros = $1,06 \pm 0,10$; valor máximo = 1,33). Isto resulta numa forte correlação entre riqueza de espécies e riqueza de gêneros ($r = 0.969$; $p < 0.001$; $n = 82$), de forma que pouca informação sobre a diversidade é perdida ($R^2 = 0,938$) quando as comunidades são analisadas em nível de gênero. Há dependência entre riqueza de gêneros e esforço de captura ($r = 0.307$; $P = 0.005$; $N = 81$), e entre riqueza de gêneros e número de indivíduos capturados ($r = 0.321$; $P = 0.004$; $N = 78$), mas ambos os fatores explicam pequena proporção da variabilidade da riqueza de gêneros ($R^2 = 0,094$ e $R^2 = 0,103$, respectivamente). Nas comunidades estudadas, os números modais de espécies e gêneros por comunidade foram 5 e 4,5 respectivamente (Figura 2). As diferenças entre comunidades (Índice de Czekanowski) não mostraram correlação significativa com distância geográfica (teste de Mantel, $r_m = -0,672$; $p = 0,406$).

Foi detectada uma correlação significativa entre a abundância local dos gêneros que ocorrem em Cerrado e a o número de sítios onde esses ocorreram ($r = 0,63$, $P < 0,05$; Figura 3). A maioria desses gêneros é de roedores murídeos. Vários dos gêneros mais freqüentes ou abundantes (*Akodon*, *Calomys*, *Oecomys*, *Oligoryzomys* e *Oryzomys*)

foram representados por espécies simpátricas em várias áreas amostradas. Equimiídeos (*Proechimys* e *Thrichomys*) tenderam a ser restritos a poucos locais, onde foram particularmente abundantes. Marsupiais tenderam a ser raros, com exceção dos gêneros *Didelphis* e *Gracilinanus*.

Tabela 1. Gêneros de pequenos mamíferos encontrados nos estudos realizados em Cerrado. Grupos taxonômicos segundo Wilson e Reeder (1993), modo de locomoção segundo Fonseca *et al.* (1996).

Gêneros	Código	Modo de locomoção	Grupo taxonômico
<i>Didelphis</i>	Did	Escansorial	Didelphidae
<i>Philander</i>	Phi	Escansorial	Didelphidae
<i>Chironectes</i>	Chi	Semi-aquático	Didelphidae
<i>Monodelphis</i>	Mon	Cursorial	Didelphidae
<i>Marmosops</i>	Mso	Escansorial	Didelphidae
<i>Thylamys</i>	Thy	Cursorial	Didelphidae
<i>Micoureus</i>	Mic	Arborícola	Didelphidae
<i>Marmosa</i>	Mar	Escansorial	Didelphidae
<i>Gracilinanus</i>	Gra	Arborícola	Didelphidae
<i>Caluromys</i>	Cal	Arborícola	Didelphidae
<i>Thrichomys</i>	Thr	Cursorial	Echimidae
<i>Proechimys</i>	Pro	Cursorial	Echimidae
<i>Euryzygomatomys</i>	Eur	Semi-fossorial	Echimidae
<i>Clyomys</i>	Cly	Fossorial	Echimidae
<i>Nectomys</i>	Nec	Semi-aquático	Sigmodontinae
<i>Oryzomys</i>	Ory	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Oligoryzomys</i>	Oli	Escansorial	Sigmodontinae
<i>Oecomys</i>	Oec	Arborícola	Sigmodontinae
<i>Rhipidomys</i>	Rhi	Arborícola	Sigmodontinae
<i>Akodon</i>	Ako	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Thalpomys</i>	Tha	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Bolomys</i>	Bol	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Oxymycterus</i>	Oxy	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Calomys</i>	Clm	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Pseudoryzomys</i>	Pse	Escansorial	Sigmodontinae
<i>Wiedomys</i>	Wie	Arborícola	Sigmodontinae
<i>Neacomys</i>	Nea	Cursorial	Sigmodontinae
<i>Rattus</i>	Rat	Cursorial	Murinae

Houve também uma relação significativa entre a ordenação dos *habitats*, por grau de cobertura arbórea, e a riqueza dos mesmos, estimada por rarefação ($r^2 = 0,85$, g.l. = 80, $P <$

0.001; Figura 4). As áreas mais abertas apresentaram uma menor riqueza média de espécies e as florestas de galeria apresentaram a maior riqueza média de espécies. As áreas de campo úmido, que

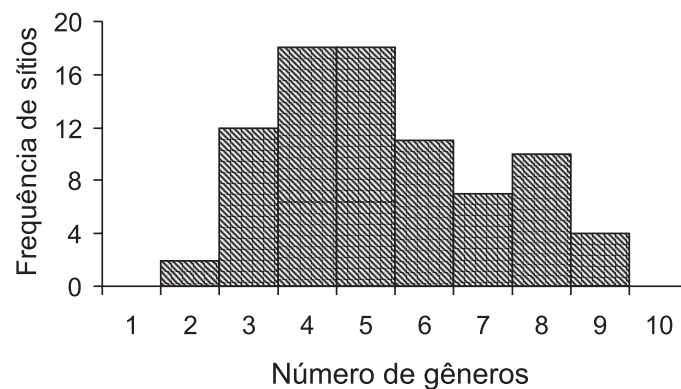
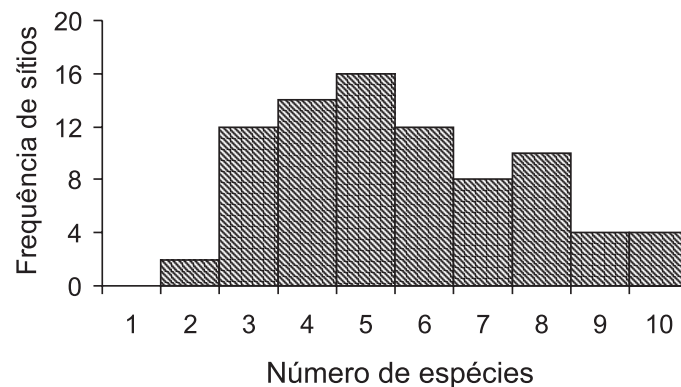


Figura 2
Número de gêneros e espécies de pequenos mamíferos capturados em sítios na região do Cerrado.

Figura 3
Abundância relativa média dos gêneros de pequenos mamíferos em função da frequência de ocorrência (proporção do número total de sítios de Cerrado estudados; $N = 82$). Os gêneros mais abundantes estão indicados por códigos. Os códigos dos gêneros estão explicados na Tabela 1. Os códigos em negrito indicam os gêneros de marsupiais, códigos sublinhados indicam os gêneros de roedores equimiídeos e todos os outros indicam roedores murídeos.

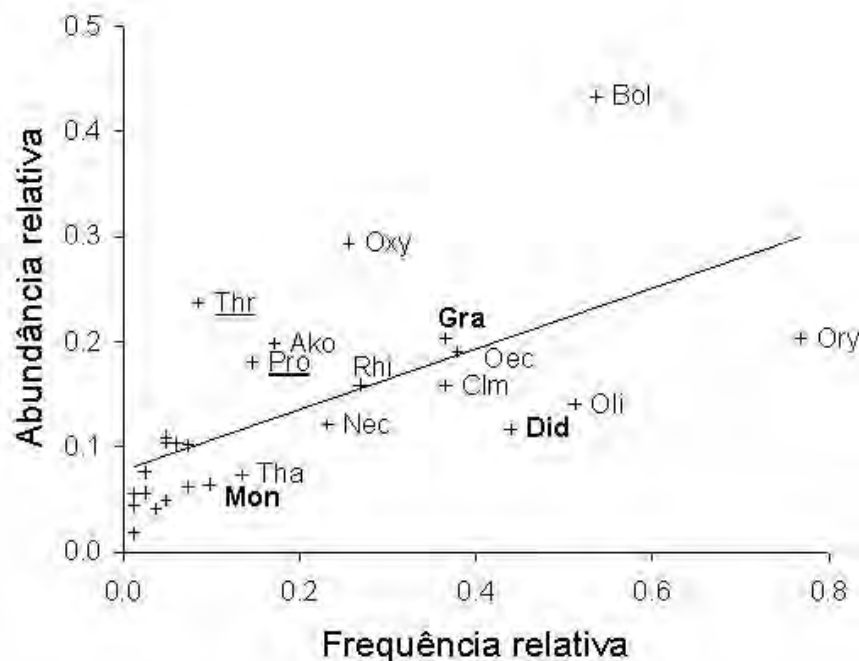


Figura 4

Relação entre cada tipo de habitat e a média dos índices de riqueza (rarefação – eixo da esquerda) e a diversidade beta para cada habitat (índice de Whittaker – eixo da direita). As barras de erro indicam o desvio padrão das médias. Os habitats foram ordenados de acordo com o grau de cobertura vegetal. CUMI = campo úmido e vereda, CLCS = campo limpo e campo sujo, CCER = campo cerrado, CESS = cerrado sensu stricto, CDÃO = cerradão, MMES = mata mesofítica e MGAL = mata de galeria e mata ciliar. As áreas úmidas estão apresentadas separadas das outras formações abertas por apresentarem condições ambientais diferenciadas. No entanto esses dois habitats (CUMI e CLCS) foram analisados em conjunto para o cálculo da regressão (ver texto).

possuem algumas espécies típicas deste tipo de formação (e. g. *Oxymycterus roberti*) são mais ricas do que as outras formações campestres (campo limpo e campo sujo). Quanto à β -diversidade (variação entre sítios), não houve um padrão aparente em relação à complexidade de vegetação. Os habitats com maiores valores foram o cerrado s.s. e a mata de galeria (Figura 4).

Os resultados da DCA indicaram dois eixos principais com maior relevância biológica (autovalores de 0,895 e 0,757). Essa análise mostrou padrões claros de associações de gêneros a determinados tipos e habitat (Figura 5). *Bolomys*, *Thalpomys* e *Calomys* são importantes em áreas de cerrado (s. l.). Também associadas às formações savânicas de

Cerrado estão alguns gêneros mais raros, como *Eurizygomatomys*, *Wiedomys* e *Thylamys*. O gênero *Oxymycterus*, por sua vez está associado às áreas úmidas. Essas áreas estão posicionadas no centro do gráfico, junto com as áreas campestres secas. A grande maioria dos marsupiais está relacionada às formações florestais. Nessas formações parece não haver diferenças entre os gêneros que ocorrem em matas mesofíticas e em matas de galeria.

Além dos marsupiais, os habitats florestais possuem uma série de gêneros de Muridae estritamente associados aos mesmos (Figura 5). A posição central dos gêneros *Oryzomys* e *Oligoryzomys* pode ser explicada por esses serem gêneros poli-específicos, com espécies associadas

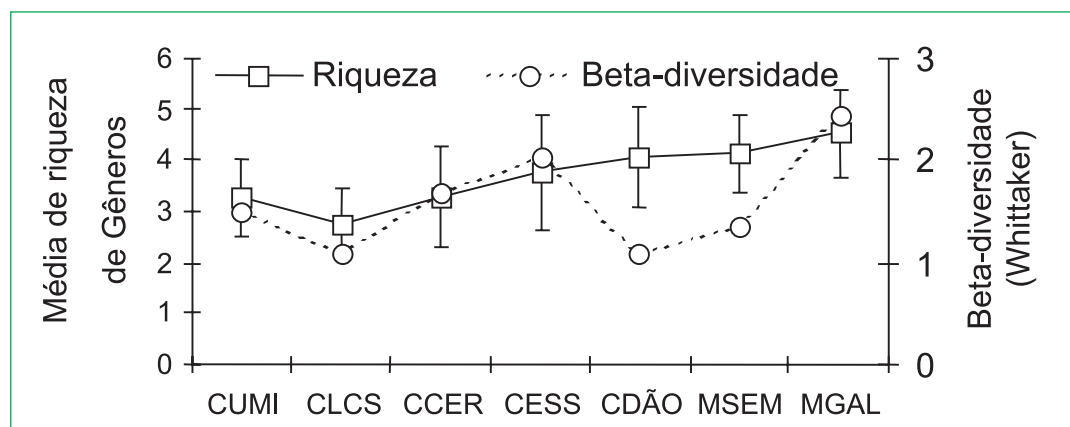
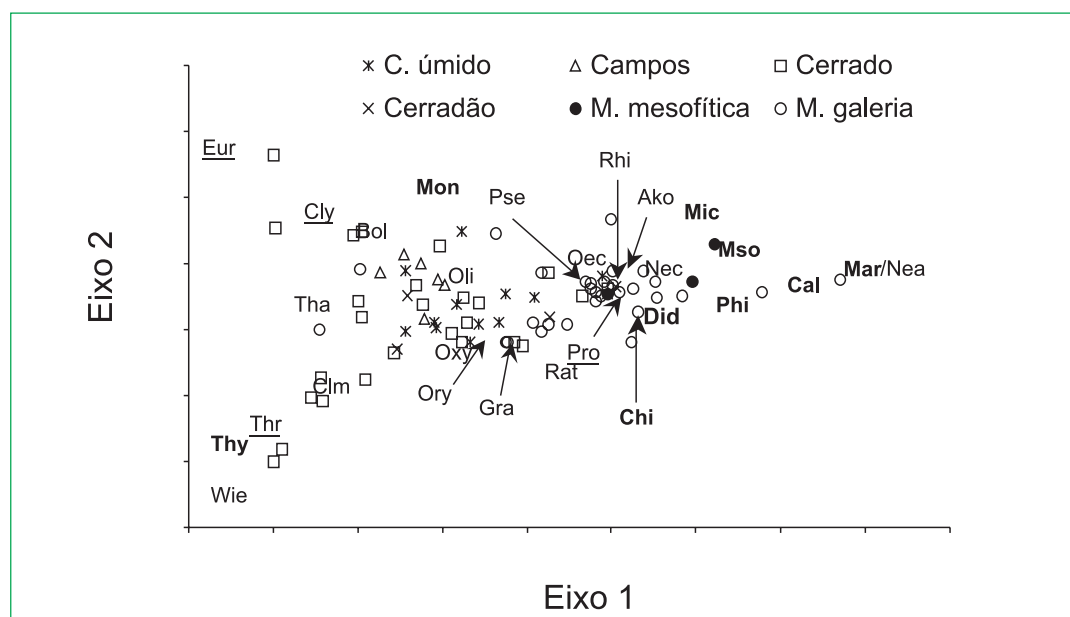


Figura 5
Resultados da Análise de Correspondência Não-tendenciada (DCA) para os sítios amostrados. Códigos dos gêneros como na Figura 3. A posição dos códigos dos gêneros indica sua localização real ao longo dos eixos, exceto nos casos onde as setas indicam a localização exata.



a *habitats* mais abertos e espécies ocupando *habitats* florestais. Entre os Echimyidae, dos quatro gêneros capturados nos estudos analisados, três grupos mostram preferências distintas de *habitat*. O gráfico da DCA indica que *Clyomys* está mais próximo de áreas mais abertas, *Thrichomys* e *Eurizygomatomys* de *habitats* de cerrado s. l., e *Proechimys* a *habitats* florestais (Fig 5).

DISCUSSÃO

O presente estudo apresenta uma comparação de dados provenientes de diferentes fontes. Os dados desses estudos originais tinham diferenças intrínsecas, causadas principalmente por diferenças na amostragem das comunidades (tipo de isca, número, tipo e tamanho das armadilhas, estratos de vegetação amostrados). Embora essas diferenças possam causar uma variação nos resultados que obtivemos, não é possível obter amostras representativas de comunidades em ambientes tão distintos (e. g. campos e florestas) usando uma metodologia única. Tais diferenças metodológicas limitam o uso de métodos estatísticos e são inevitáveis em estudos que comparam dados obtidos de diversos estudos.

Segundo Sarmiento (1983) “gêneros são uma ferramenta de análise mais adequada para proporcionar uma perspectiva evolutiva mais ampla de mudanças e relações faunísticas.” Em um estudo, como esse apresentado aqui, que aborda estrutura de comunidades de pequenos mamíferos em uma escala geográfica tão ampla, não é possível ainda usar espécies como unidades taxonômicas. Grelle (2002) fez uma análise geral de riqueza de mamíferos neotropicais em diferentes níveis taxonômicos e concluiu que riqueza de

gêneros é um bom indicador da riqueza de espécies.

Em abordagens utilizando gêneros como unidades taxonômicas, perdem-se detalhes da estrutura das comunidades, particularmente no caso de pares de espécies congênicas simpátricas como, por exemplo, os gêneros *Akodon*, *Oryzomys*, *Oligoryzomys*, *Oecomys*, *Calomys* e *Thalpomys*, sendo que os três primeiros possuem espécies simpátricas especializadas em *habitats* diferentes. Quando todas as espécies de um mesmo gênero ocupam *habitats* similares, como os três últimos citados, ou quando os gêneros são mono-específicos, como a maioria dos equimídeos, os padrões obtidos são mais facilmente interpretáveis.

Palma & Vieira (1997) e Vieira (1999) apresentam uma análise de comunidades de pequenos mamíferos de 40 locais em Mata Atlântica e encontraram um número modal de 11 espécies e nove gêneros. As comunidades de Cerrado apresentaram uma riqueza de espécies (moda = 5) e gêneros (moda 4,5) bem menor do que a encontrada na Mata Atlântica. Esses padrões eram esperados, pois o Cerrado engloba *habitats* mais distintos com alta variação de complexidade e heterogeneidade. August (1983) detectou uma relação significativa entre complexidade e heterogeneidade ambiental e riqueza de pequenos mamíferos neotropicais. Os dados compilados nesse estudo indicam claramente essa mesma relação para *habitats* de Cerrado. As matas de galeria e ciliares foram os *habitats* com maior α -diversidade, enquanto as áreas abertas tiveram uma menor riqueza média de gêneros. Quanto à β -diversidade, não houve um padrão tão claro, pois áreas de mata de galeria e cerrado s. s. apresentaram uma maior diversidade

entre sítios. Essa maior variação quanto à composição das comunidades pode reforçar a necessidade de preservação de várias áreas com essas formações para garantir a preservação de toda a biodiversidade de pequenos mamíferos associada aos cerrados s.s. e matas de galeria.

A ocorrência de roedores da subfamília Murinae (*Rattus* spp.) foi limitada a poucos sítios (5%) e em baixa abundância, exceto em uma mata de galeria (sítio B35) próxima a casas e ruínas. As capturas de *Mus musculus* em ambientes naturais do Cerrado também são extremamente raras, ocorrendo em uma área recém-queimada (A. R. T. Palma, obs. pess.). Isto demonstra que no Cerrado estes animais têm sido capazes de invadir *habitats* naturais apenas quando ocorre forte perturbação antrópica, como observado em outros locais (Fox, 1982; Soulé *et al.*, 1991; E. M. Vieira, obs. pess.).

Com relação à distribuição dos gêneros nos *habitats* de Cerrado, o padrão de espécies arborícolas concentradas em florestas é trivial, enquanto que a concentração de espécies de didelfídeos em matas reflete um padrão que ocorre com a família em nível continental, uma vez que a maioria dos gêneros de didelfídeos é predominantemente florestal ou é euriótico (Emmons & Feer, 1990). As exceções são os gêneros *Lestodelphis* e *Thylamys* (Nowak, 1991; Vieira & Palma, 1996), que ocorrem predominantemente fora de florestas. No Cerrado *Thylamys* e também *Monodelphis* ocorrem em áreas mais abertas.

Quanto aos roedores, pode-se identificar uma dicotomia quanto à distribuição da maioria dos gêneros entre *habitats* florestais e *habitats* savânicos. Somente dois gêneros, *Oryzomys* e

Oligoryzomys, situados na região central do gráfico da DCA, parecem ocorrer mais frequentemente nesses dois *habitats* distintos.

O tipo de *habitat* parece ser o principal fator determinante da estrutura das comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado, onde essas comunidades podem ser divididas em três grupos: um primeiro formado por espécies savânicas (campos cerrados a cerrados densos), um segundo grupo, bastante distinto do primeiro, formado por espécies tipicamente florestais, incluindo gêneros arborícolas (e. g. *Rhipidomys*, *Micoureus*), gêneros de *habitats* semi-aquáticos (e.g. *Nectomys*) e alguns outros gêneros que, mesmo sendo essencialmente cursoriais, são exclusivos de florestas (e.g. *Proechimys*). Pela análise dos resultados da DCA, pode-se identificar ainda um terceiro grupo, intermediário, que ocorre em áreas abertas, secas e úmidas. Essas áreas geralmente estão situadas entre os ambientes savânicos e os florestais. Embora haja gêneros característicos dessas áreas (e. g. *Oxymycterus*), nelas ocorrem também gêneros de *habitats* - generalistas (e.g. *Oligoryzomys*, *Bolomys*) e gêneros mais comuns em outros *habitats*, que eventualmente ocorrem em ambientes vizinhos mais abertos, como *Gracilinanus* e *Nectomys*. Com isso os *habitats* abertos se situaram em uma posição central no gráfico da DCA.

A correlação positiva entre abundância local e distribuição geográfica encontrada neste estudo ocorre em vários grupos (ex.: Hanski, 1982). Os gêneros de pequenos mamíferos do Cerrado formam um *continuum* de algumas espécies abundantes e de distribuição ampla (*Oryzomys*, *Bolomys*, *Oligoryzomys* e *Didelphis*) a várias espécies raras presentes em poucos sítios. Os gêneros

que foram relativamente abundantes, porém com ocorrência relativamente restrita, foram aqueles geralmente especialistas de *habitat*, como *Oxymycterus* (campo úmido), *Akodon* e *Proechimys* (ambientes florestais). Proporcionalmente ao total de gêneros encontrados, houve relativamente poucos gêneros abundantes em várias áreas e muitos restritos a poucos sítios. Esse padrão, aliado à alta β -diversidade entre *habitats* e mesmo entre sítios, reforça a necessidade da existência de várias áreas de proteção, em diferentes regiões do Cerrado, para conservação da diversidade geral desse bioma.

O presente levantamento dos trabalhos publicados em Cerrado indicou que a mata de galeria e o cerrado (s. s.) foram os *habitats* melhor amostrados em termos de comunidades de pequenos mamíferos. Outros *habitats*, porém, carecem de amostragens representativas, particularmente a vereda, não associada com mata, a mata ciliar, a mata mesofítica e o cerradão. Essa necessidade é especialmente crítica para a mata ciliar, por sua alta α -diversidade e para a mata mesofítica, por sua diversidade fisionômica (Ribeiro & Walter 1998), cuja influência sobre as comunidades de pequenos mamíferos é ainda desconhecida.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado podem ser divididas em três conjuntos segundo sua composição: comunidades em florestas, comunidades em áreas abertas (secas ou úmidas) e comunidades em *habitats* méxicos savânicos (cerrados com diferentes graus de cobertura arbórea). A riqueza de espécies de pequenos mamíferos no Cerrado atinge valores

máximos em matas ciliares e de galeria, seguidas pelas matas mesofíticas. As comunidades de alguns *habitats* do Cerrado, como as veredas, matas ciliares, matas mesofíticas e cerradões, foram até hoje muito pouco amostradas. Esses *habitats*, especialmente os dois últimos, já são naturalmente menos freqüentes e associados a solos mais valorizados para a agricultura. Dessa forma, levantamentos nas áreas remanescentes desses tipos de vegetação deveriam ser considerados prioritários, para um maior conhecimento da diversidade de pequenos mamíferos associada ao Cerrado.

A grande maioria dos levantamentos feitos até hoje foi realizada na região sul e central da distribuição do bioma do Cerrado. Algumas regiões do Cerrado representam grandes lacunas quanto ao conhecimento da simples ocorrência de espécies de pequenos mamíferos. Essas regiões, que devem ser consideradas prioritárias para o levantamento da sua mastofauna associada, incluem toda a metade norte do Cerrado, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e manchas de Cerrado na Amazônia.

Embora ainda haja lacunas a serem preenchidas no conhecimento, a associação das espécies de roedores e marsupiais aos diversos *habitats* de Cerrado é hoje razoavelmente bem conhecida. No entanto, padrões de associação de espécies e características mais finas do *habitat* (*microhabitat*) ainda são escassos, especialmente para as espécies de ambientes florestais. Além disso, faltam ainda, para o Cerrado, estudos que analisem padrões de composição de comunidade e potenciais fatores que possam influenciar a estrutura das mesmas, na linha dos estudos já realizados para comunidades de roedores australianos (Fox, 1989),

norte-americanos (Fox & Brown, 1993) e chilenos (Kelt, 1996).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos organizadores, Aldicir Scariot, Jeanine M. Felfili e José Carlos Sousa-Silva por viabilizar a publicação deste livro e possibilitar a nossa participação no mesmo. Parte dos dados que utilizamos foram coletados

por ARTP, enquanto ele era bolsista de doutorado do CNPq no curso de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília. Agradecemos aos colegas que permitiram a inclusão de dados não publicados nas análises deste trabalho (veja apêndice I): M. Prada, F. M. Diniz, D. C. Briani e R. G. Gonçalves. Versões iniciais desse capítulo foram revisadas e receberam sugestões de Ludmilla Aguiar e um revisor anônimo, os quais em muito melhoraram a versão final.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alho, C.J.R. 1981. Small mammal populations of Brazilian cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia*. 1: 223-230.
- _____, L.A. Pereira & A.C. Paula. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in the Cerrado biome of Central Brazil. *Mammalia*, 4: 447-460.
- Anciães, M., M.M. Guimarães, A. Guimarães, M.L. Reis & J.S. Marinho-Filho. 1997. Diversidade e parâmetros populacionais em comunidades de pequenos mamíferos do Brasil central. In : Leite, L.L. & Saito, C.H. (Eds.). *Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado*. p.153-156. Dep. Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília - DF.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*. 64:1495-1507.
- Borchert, M. & R.L. Hansen. 1983. Effects of flooding and wildfire on valley side wet campo rodents in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 3:229-240.
- Colli, G.R., R.P. Reis & A.F.B. Araújo. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: Oliveira, P.S. and Marquis, R.J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. No prelo.
- Coutinho, L. M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: Goldammer J. G. (ed.). p. 82-105. *Fire in the tropical biota*. Springer Verlag, Berlin.
- Dueser, R.D. & W.C. Brown. 1980. Ecological correlates of insular rodent diversity. *Ecology*, 1:50-56.
- Eiten, G. 1993. vegetação do Cerrado. In: Pinto, M.N. (Ed.). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. p. 17-73. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- Emmons, L.H. & F. Feer. 1990. *Neotropical rainforest mammals*. A field guide. 2ª ed. The University of Chicago Press, Chicago. 281 p.
- Ernest, K.A. & M.A. Mares. 1986. Ecology of *Nectomys squamipes*, the neotropical water rat, in central Brazil: home range, habitat selection, reproduction and behaviour. *Journal of Zoology*. 210:599-612.
- Fonseca, G.A.B. & K.H. Redford. 1984. The mammals of IBGE's ecological reserve, Brasília, and an analysis of the role of gallery forests in increasing diversity. *Revista Brasileira de Biologia*. 4:517-523.
- _____, G. Herrmann, Y. L. R. Leite, R.A. Mittermeier, A.B. Rylands & J.L. Patton. 1996. Lista anotada dos mamíferos do

- Brasil. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 4:1-38.
- Fox, B. J. 1989. Small-mammal community pattern in Australian heathlands: a taxonomically based rule for species assembly. In D. W. Morris, Z. Abramsky, B. J. Fox & M. R. Willig (Eds.). *Patterns in the structure of mammalian communities*. p. 91-103. Special Publications n° 28. The Museum, Texas Tech University, Lubbock, EUA.
- _____ & J. H. Brown. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67: 358-370.
- Gastal, M.L.A. 1997. *Ecologia de comunidades de pequenos mamíferos em matas galerias de Brasília*. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília, Brasília. 124p.
- Gettinger, D. & K. A. Ernest, 1995. Small-mammal community structure and the specificity of ectoparasite associations in central Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 55: 331-341.
- Grelle, C.E.V. 2002. Is Higher-taxon analysis an useful surrogate of species richness in studies of Neotropical mammal diversity? *Biol. Conserv.* 108: 101-106.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* , 38: 210-221.
- Henriques, R.P.B. & C.J.R. Alho. 1991. Microhabitat selection by two rodent species in the cerrado of central Brazil. *Mammalia*, 55: 50-56.
- _____, Bizerril, M.X., and Palma, A.R.T. 2000. Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in central Brazil. *Mammalia* 64: 173-185.
- IBGE. 1993. *Mapa da vegetação do Brasil*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. .
- Jones, C., W.J. McShea, M.J. Conroy & T.H. Kunz. 1996. Capturing mammals. In Cole, F.R., Nichols, J.D., Rudran, R., and Foster, M.S. (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity*: Standard methods for mammals. p. 115-155. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kasahara, S. & Y. Yonenaga-Yassuda. 1984. A progress report of cytogenetic data on Brazilian rodents. *Rev. Brasil. Gen.* 7: 509-533.
- Kaufman, D. M. 1995. Diversity of the new world mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *J. Mammal.* 76: 322-334.
- Kelt, D.A. 1996. Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in Southern South America. *J. of Mammal.* 77: 205-219.
- Lacher, Jr., T.E.J. & C.J.R. Alho. 1989. Microhabitat use among small mammals in the Brazilian pantanal. *J. of Mammal.* 70: 396-401.
- _____, & C.J.R. Alho. 2001. Terrestrial small mammal richness and habitat association in an Amazon Forest - Cerrado contact zone. *Biotropica* , 33: 171-181.
- _____, M.A. Mares & C.J.R. Alho. 1989. The structure of a small mammal community in a central Brazilian savanna. In Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. (Eds.). *Advances in Neotropical Mammalogy*. p. 137-162. Sandhill Crane Press, Gainesville, FL.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University, Princeton, New Jersey.
- Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In W. F. Laurance & R. O. Bierregard Jr., (Eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. p. 207-221. The University of Chicago Press, Chicago.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate statistical methods: a primer*. Chapman and Hall, London.
- Mares, M.A., K.A. Z Ernest and D.D. Gettinger. 1986. Small mammals community structure and composition

- in the cerrado province of central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 2: 289-300.
- Marinho-Filho, J., M.L. Reis, P.S. Oliveira, E.M. Vieira & M.N. Paes. 1994. Diversity standards and small mammal numbers: conservation of the cerrado biodiversity. *Anais Acad. Bras. Ciênc.* 66 (Supl. 1):149-156.
- McAleece, N., J. Lamshead. G. Paterson & J. Gage. 1997. *BioDiversity Pro.* The Natural History Museum/Scottish Association for Marine Science, Oban, Escócia.
- Nitikman, L.Z. & M.A. Mares. 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Ann. Carnegie Mus.* 56: 75-95.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's mammals of the world*. 5^a ed. The John Hopkins University Press, Baltimore. .
- Oliveira, P.S. 1993. *Estudo de duas comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado, na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), Brasília - DF.* Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília - DF.
- Oliveira-Filho, A.T. & J.A. Ratter. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plants species distribution patterns. *Edinburgh J. Bot.* 52: 141-194.
- _____ & Ratter, J.A. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da região do Cerrado e a evolução das paisagens do Brasil central durante o Quaternário tardio. In Rodrigues, R.R. and Leitão-Filho, H.F. (Eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. p. 73-89. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Palma, A.R.T. 2002. *Composição de comunidades de pequenos mamíferos de Cerrado*. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- _____ & E. M. Vieira. 1997. Community composition of small mammals in the Brazilian Atlantic rainforest: successional stages, habitat disturbance and variation among habitats. In *Abstracts of the 7th International Theriological Congress*. p. 73. Acapulco, México.
- Patton, J.L., M.N.F. Silva, M.C. Lara & M.A. Mustrangi. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography of nonvolant small mammals of the neotropical forests. In W. F. Laurance and R. O. Bierregard Jr., (Eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. p. 455-465. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pielou, E.C. 1984. *The interpretation of ecological data*. Wiley, New York.
- Prado, D.E. & P.E. Gibbs 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Ratter, J.A., S. Bridgewater, R. Atkinson & J.F. Ribeiro. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation II: comparision of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburgh J. Bot.* 53: 153-180.
- Redford, K. H. & G. A. B. Fonseca. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica* 18: 126-135.
- Reis, M.L. 1993. *Estudo das comunidades de pequenos mamíferos não voadores em duas áreas de cerrado (sensu stricto), de diferentes tamanhos, inseridas dentro de uma grande floresta plantada na Fazenda Jatobá (Correntina-BA).* Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília, DF. 93 p.
- _____ & Marinho-Filho, J.S. 1998. Estudo das comunidades de pequenos mamíferos na Estação Ecológica de Água Emendadas - DF. In L. Labarrère (Coord.) *Anais do seminário Pesquisa em Unidades de Conservação*. pp. 171-197. IEMA/SEMATEC . Brasília, DF.
- Ribeiro, J.F. & B. M. T. Walter, 1998. Fitofisionomias do Cerrado. In: Sano,

- S.M. & Almeida, S.P. (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. p. 89-166. Embrapa, Planaltina - DF.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of tropical America. In: Bourliere, F. (Ed.). *Tropical savannas*. p. 245-288. Elsevier, Amsterdam..
- Silva, J.M.C. 1995. Biogeographic analysis of the South American Cerrado avifauna. *Steenstrupia*, 21:49-67.
- _____. 1996. Distribution of amazonian and atlantic birds in gallery forests of the Cerrado region, South America. *Ornitol. Neot.* 7: 1-18.
- _____. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South America. *Biodiv. Conserv.* 6: 435-450.
- Soulé, M.E., A.C. Alberts and D.T. Bolger. 1991. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *Oikos* 63: 39-47.
- Talamoni, S.A. & M.M. Dias. 1999. Population and community ecology of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia*, 63: 167-181.
- Ter Braak, C. J. F. 1995. Ordination. In R. H. G. Jongman, C. J. F. Ter Braak & O. F. R. Van Tongeren (Eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*. p. 91-173. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Valle, C.M.C., M. C. Alves, I. B. Santos & J. B. M. Varejão, 1982. Observações sobre a dinâmica de população de *Zigodontomys lasiurus* (Lund, 1841), *Calomys expulsus* (Lund, 1841) e *Oryzomys subflavus* (Wagner, 1842) em vegetação de cerrado no vale do rio das Velhas (Prudente de Moraes, Minas Gerais, Brasil - 1981) Rodentia = Cricetidae. *Lundiana*, 2: 71-83.
- Vieira, E.M. 1999. *Estudo comparativo de comunidades de pequenos mamíferos em duas áreas de Mata Atlântica situadas a diferentes altitudes no sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 129 p.
- _____. 1999. Small mammal communities and fire in the Brazilian Cerrado. *J. Zool.*, London. 249: 75-81.
- Vieira, E.M. & A.R.T. Palma. 1996. Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in central Brazil. *Mammalia*, 60: 481-484.
- _____. & J. Marinho-Filho. 1998. Pre and post-fire habitat utilization by rodents of cerrado from central Brazil. *Biotropica*, 30: 491-496.
- Vieira, M. V. Dynamics of a rodent assemblage in a cerrado of southeast Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 57: 99-107.
- Vivo, M. 1996. How many species of mammals are there in Brazil? Taxonomic practice and diversity evaluation. In : Bicudo, C.E.M. & N. A. Meneses, (Eds.). *Biodiversity in Brazil: A first approach*. p. 314-321. CNPq, Brasília, DF.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 1993. *Mammal species of the world*. 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington.

Apêndice I Características dos locais e *habitats* amostrados. Os locais são indicados por letras (áreas) e números (sítios dentro das áreas).

Local	Nome	Estado	Referência	Habitat
A1	Jatobá - Grade A	BA	Reis (1993)	Cerrado (s.s.)
A2	Jatobá - Grade B	BA	Reis (1993)	Cerrado (s.s.)
B1	Country Club	DF	Gastal (1997)	Mata de galeria
B2	Cristo Redentor (campo)	DF	Vieira & Marinho-Filho (1998)	Campo úmido
B3	Cristo Redentor (campo)	DF	Vieira & Marinho-Filho (1998)	Campo úmido
B4	Cristo Redentor (mata)	DF	Vieira & Marinho-Filho (1998)	Mata de galeria
B5	FAL	DF	Henriques & Alho (1991)	Campo úmido/Cerrado
B6	FAL	DF	Alho (1981)	Cerrado (s.s.)
B7	FAL	DF	Alho (1981)	Cerradão
B8	FAL	DF	Alho (1981)	Campo úmido
B9	FAL	DF	Alho (1981)	Mata de galeria
B10	FAL - C. campo	DF	Gastal (1997)	Campo sujo / limpo
B11	FAL - Campo limpo	DF	Lacher <i>et al.</i> (1989)	Campo limpo
B12	FAL - Cór. Capetinga 1	DF	Nitikman & Mares (1987)	Mata de galeria
B13	FAL - Cór. , Capetinga	DF	Briani, Palma & Vieira (dad. ã publ.)	Cerrado (s.s.)
B14	FAL	DF	Lacher <i>et al.</i> (1989)	Campo limpo
B15	FAL - Horta	DF	Briani, Palma & Vieira (dad. ã publ.)	Cerrado (s.s.)
B16	FAL - Cór. Capetinga 2	DF	Gastal (1997)	Mata de galeria
B17	FAL - Mirante do Taquara	DF	Briani, Palma & Vieira (dad. ã publ.)	Cerrado (s.s.)
B18	FAL - Olho d'Água da Onça	DF	Gettinger & Ernest (1995)	Campo úmido
B19	FAL - Olho d'Água da Onça	DF	Gettinger & Ernest (1995)	Campo úmido
B20	IBGE - Projeto-Fogo 1	DF	Vieira (1999)	Cerrado (s.s.)
B21	IBGE - Projeto-Fogo 1	DF	Vieira (1999)	Cerrado (s.s.)
B22	IBGE	DF	Fonseca & Redford (1984)	Mata de galeria
B24	IBGE - Cór. Monjolo	DF	Ernest & Mares (1986)	Mata de galeria
B25	IBGE - Taquara 3	DF	Oliveira (1993)	Campo limpo
B26	IBGE - Taquara 4	DF	Oliveira (1993)	Campo cerrado
B27	IBGE - Cerradão	DF	Henriques <i>et al.</i> (2000)	Cerradão
B28	IBGE - Projeto-Fogo 3	DF	Briani, Palma & Vieira (dad. ã publ.)	Cerrado (s.s.)
B29	IBGE - Sede	DF	Briani, Palma & Vieira (dad. ã publ.)	Cerrado (s.s.)
B30	JBB - Cór. Cabeça-de-veado	DF	Gastal (1997)	Mata de galeria
B31	JBB - Projeto-Fogo	DF	Vieira (1999)	Cerrado (s.s.)
B32	JBB - Projeto-Fogo	DF	Vieira (1999)	Cerrado (s.s.)
B33	JBB - Mirante	DF	Briani, Palma & Vieira (dad. ã publ.)	Cerrado (s.s.)
B34	Vargem Bonita	DF	Gastal (1997)	Mata de galeria
B35	Cór. Vicente Pires	DF	Gurgel <i>et al.</i> (unp. Data)	Mata de galeria
C01	CPAC - Cerradão	DF	Palma (2002)	Cerradão
C02	CPAC - Rio Sarandi	DF	Palma (2002)	Mata de galeria
C03	EEAE	DF	Anciães <i>et al.</i> (1997)	Cerrado s. s.
C04	EEAE	DF	Anciães <i>et al.</i> (1997)	Campo úmido
C05	EEAE	DF	Anciães <i>et al.</i> (1997)	Mata de galeria
C06	EEAE - Campo Úmido	DF	Reis & Marinho-Filho (1998)	Campo úmido

Apêndice I (cont.)

Local	Nome	Estado	Referência	Habitat
C08	EEAE – Cerrado s. s.	DDF	Reis & Marinho-Filho(1998)	Cerrado s. s.
C09	EEAE – Mata de Galeria	DF	Reis & Marinho-Filho(1998)	Mata de galeria
C10	EEAE – Rio Brejinho	DF	Palma (2002)	Mata de galeria
C11	EEAE – Vereda	DF	Prada (com. pess.) e Palma (2002)	Vereda
D1	PNB	DF	Borchert & Hansen (1983)	Campo Cerrado
D2	PNB	DF	Borchert & Hansen (1983)	Campo úmido
D3	PNB	DF	Borchert & Hansen (1983)	Campo úmido
D4	PNB	DF	Borchert & Hansen (1983)	Campo sujo
D5	PNB	DF	Borchert & Hansen (1983)	Campo úmido
D6	PNB – Cerrado (P3)	DF	Palma (2002)	Cerrado (s.s.)
D7	PNB – Rio Três Barras (P4)	DF	Palma (2002)	Mata de galeria
D8	PNB – Rio Três Barras (P5)	DF	Palma (2002)	Mata de galeria
E1	Cariru – Ulisses	DF	Palma (2002)	Mata de galeria
E2	Cariru – Zacanaro	DF	Palma (2002)	Mata de galeria
	Rio da Palma – Mata de	GO		
F1	encosta		Palma (2002)	Mata mesofítica
F2	Rio da Palma – Danton	GO	Palma (2002)	Mata de galeria
F3	Rio da Palma – Stuckert	GO	Palma (2002)	Mata de galeria
G	Caldas Novas	GO	Palma (2002)	Mata de galeria
H	Ipameri	GO	Palma (2002)	Mata de galeria
I1	CIE – Rio Pindaíba (P9)	GO	Palma (2002)	Mata de galeria
I2	CIE – Rio Pindaíba (P10)	GO	Palma (2002)	Mata de galeria
J	Teresina de Goiás	GO	Palma (2002)	Mata ciliar
K	Bonfinópolis	MG	Palma (2002)	Mata ciliar
L	P. E. Serra do Rola Moça	MG	F. M. Diniz (com. pess.)	Cerrado (s.s.)
M	Prudente de Moraes	MG	Valle <i>et al.</i> (1982)	Cerrado (s.s.)
N	Unaí	MG	Palma (2002)	Mata de galeria
O1	Nhumirim – Campo	MS	Lacher & Alho (1989)	Campo limpo
O2	Nhumirim – Cerrado	MS	Lacher & Alho (1989)	Campo cerrado
O3	Nhumirim – Mata de galeria	MS	Lacher & Alho (1989)	Mata de galeria
P1	Manso – Campo cerrado	MT	Lacher & Alho (2001)	Campo cerrado
P2	Manso – Campo úmido	MT	Lacher & Alho (2001)	Campo úmido
P3	Manso – Cerrado	MT	Lacher & Alho (2001)	Cerrado
P4	Manso – Mata de galeria	MT	Lacher & Alho (2001)	Mata de galeria
P5	Manso– Mata mesofítica	MT	Lacher & Alho (2001)	Mata mesofítica
Q1	Jataí– Campo Cerrado	SP	Talamoni & Dias (1999)	Campo Cerrado
Q2	Jataí– Mata de galeria	SP	Talamoni & Dias (1999)	Mata de galeria
Q3	Jataí– Floresta Semidecidua.	SP	Talamoni & Dias (1999)	Mata mesofítica
R	Itirapina	SP	Vieira (1997)	Campo cerrado



Capítulo 16

FOTO: GERALDO W. FERNANDES

Biodiversidade de insetos ganhadores no Cerrado

G. Wilson Fernandes
Silmary J. Gonçalves-Alvim
Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais/DBG,
Universidade Federal de Minas Gerais
Belo Horizonte, MG



INTRODUÇÃO

Estudos sobre padrões de distribuição e diversidade de insetos herbívoros têm indicado que insetos galhadores não se enquadram na hipótese do gradiente latitudinal, que prevê maior riqueza de espécies com a diminuição da latitude (Price *et al.*, 1998). Ao contrário da maioria dos grupos estudados, os insetos galhadores apresentam maior riqueza em latitudes intermediárias, em *habitats* quentes e com vegetação esclerófila do tipo mediterrâneo. Este tipo de vegetação inclui o ‘chaparral’ (Estados Unidos), ‘fynbos’ (África do Sul) e a maioria das fitofisionomias do Bioma Cerrado (Brasil). Estes ambientes são caracterizados por alta incidência de radiação solar, disponibilidade irregular de água, baixo teor de nutrientes no solo e estão sujeitos a queimadas constantes durante a estação seca (Eiten, 1972; Ferri, 1977; Goodland & Ferri, 1979; Silva *et al.*, 1986; Secco & Lobo, 1988; Silva & Rosa, 1990; Silva *et al.*, 1996).

Segundo Fernandes & Price (1991, 1992), insetos galhadores provavelmente tiveram taxas maiores de especiação e

radiação em ambientes áridos e pobres em nutrientes, já que galhas estão comumente associadas a plantas esclerófilas. Estas apresentam folhas com alto conteúdo de compostos fenólicos e baixos teores de nutrientes (Sobrado & Medina, 1980; Fernandes & Price, 1991). Devido às restrições nutricionais, químicas e filogenéticas, plantas esclerófilas dificultam a sua utilização por herbívoros de vida livre (Coley, 1983, 1987; Coley & Aide, 1991; Ribeiro *et al.*, 1998). Todavia, a esclerofilia não funciona como barreira para a colonização de insetos galhadores. Por serem previsíveis no espaço e no tempo, a utilização de plantas esclerófilas aumenta a probabilidade de colonização e sobrevivência da prole (Fernandes *et al.*, 1994). Além disso, os nutrientes podem ser manipulados para se concentrarem no tecido do qual a larva se alimenta, representando ainda um espaço livre de inimigos naturais, como predadores e patógenos (Fernandes & Price, 1988, 1991).

O conhecimento da riqueza de insetos galhadores e flora associada, em ecossistemas tropicais, é importante para o entendimento e determinação de

padrões globais de distribuição deste grupo de herbívoros. Entretanto, poucos estudos têm sido realizados nas regiões tropicais enfocando este aspecto. No Brasil, estes estudos foram iniciados por Tavares (1915, 1917a e b, 1922) e importantes contribuições foram dadas posteriormente por Fernandes *et al.* (1988, 1995, 1996, 1997), Maia & Monteiro (1999), Maia (2001) e Maia & Fernandes 2004. Assim, neste capítulo serão abordados os mecanismos envolvidos na determinação da biodiversidade dos insetos galhadores na vegetação do Cerrado, contribuindo para a obtenção de dados ecológicos que auxiliem estudos biogeográficos e de conservação deste Bioma.

PADRÕES DE RIQUEZA DE INSETOS GALHADORES E PLANTAS HOSPEDEIRAS

Os levantamentos de riqueza de insetos galhadores realizados em quatro localidades no sudeste do Brasil estão apresentados no Quadro 1. Nesses levantamentos foram realizadas coletas ao longo de transectos com 10 metros de largura e comprimento definido de acordo com o número dos diferentes tipos arquitetônicos observados, totalizando 1.000 ervas, 100 arbustos e 45 árvores em cada transecto (Fernandes & Price, 1988) ou através de três caminhadas aleatórias de uma hora em cada ponto de amostragem (Price *et al.*, 1986). Esses métodos de amostragem de galhadores são amplamente conhecidos e têm sido utilizados em inúmeros trabalhos, permitindo comparações entre comunidades de galhadores em diferentes partes do mundo (veja Price *et al.*, 1998).

A distribuição de insetos galhadores entre os grupos de insetos e de plantas

hospedeiras corrobora o padrão observado em outros estudos (Mani, 1964; Gagné, 1989; Fernandes, 1987; Fernandes *et al.*, 1994; Lara & Fernandes, 1996; Wright & Samway, 1998), que apontam os Cecidomyiidae como o grupo mais bem representado em todas as regiões biogeográficas. Além disso, Leguminosae, Asteraceae, Myrtaceae e Malpighiaceae são indicadas como as mais ricas famílias em fauna de insetos galhadores na América do Sul (Fernandes, 1987, 1992; Fernandes *et al.*, 1988).

Aproximadamente 125 espécies (morfortipos) de insetos galhadores em 31 famílias de plantas e 84 espécies vegetais foram encontradas em quatro fisionomias do Cerrado, em Minas Gerais (Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001a e b). Leguminosae, Myrtaceae, Malpighiaceae e Asteraceae, Erythroxylaceae, Bignoniaceae e Malvaceae englobaram cerca de 65% das espécies de plantas hospedeiras e apresentaram 70% das espécies de galhadores amostrados (Tabela 1). A maior riqueza de insetos galhadores foi observada no cerrado *sensu stricto* (com um total de 50 espécies), seguido de canga (33 espécies), campo sujo (29 espécies) e cerrado (23 espécies).

Comparada a de outros ecossistemas investigados, a fauna de insetos galhadores no Cerrado é uma das mais ricas do mundo (veja Lara & Fernandes, 1996). Wright & Samway (1998) observaram menos de 25 espécies de galhadores nos “fynbos”, na África do Sul. Blanche (2000) coletou cerca de 30 espécies de galhadores ao longo de um gradiente de precipitação nas savanas australianas, enquanto Fernandes *et al.* (2002) encontraram 29 espécies de insetos galhadores, em cinco áreas do Chaco central na Argentina. Mesmo no

Tabela 1. Distribuição do número de espécies de insetos galhadores e de espécies vegetais (total e com galhas) nas famílias de plantas predominantes no cerrado, cerrado *sensu stricto*, campo sujo e canga, no sudeste do Brasil.

Famílias de plantas	Nº de spp. de plantas coletadas	Nº de spp. de plantas hospedeiras	Nº de spp. de galhadores
Leguminosae	44	15	25
Asteraceae	43	12	21
Myrtaceae	20	06	11
Malpighiaceae	16	08	13
Rubiaceae	14	02	02
Bignoniaceae	13	05	05
Erythroxylaceae	08	05	08
Lamiaceae	07	03	03
Euphorbiaceae	07	02	03
Malvaceae	06	03	04
Guttiferae	05	02	03
Vochysiaceae	05	01	03
Convolvulaceae	03	02	02
Bombacaceae	01	01	03
Myrsinaceae	02	01	02
Apocynaceae	02	01	02
Melastomataceae	07	01	01
Verbenaceae	06	01	01
Chrysobalanaceae	03	01	01
Annonaceae	03	01	01
Ochnaceae	02	01	01
Dilleniaceae	02	01	01
Araliaceae	02	01	01
Burseraceae	01	01	01
Gentianaceae	01	01	01
Nyctaginaceae	01	01	01
Oxalidaceae	01	01	01
Proteaceae	01	01	01
Turneraceae	01	01	01
Indeterminada	02	02	02
Outras (com 1 spp.)	46	00	00
Total	275	84	125

Brasil, em áreas de *habitats* úmidos, como Pantanal e Floresta Amazônica, o número de espécies de insetos galhadores foi menor, 133 e 52 espécies, respectivamente (Julião *et al.*, 2002; Yukawa, 2001), quando comparado, por exemplo, às 236 espécies encontradas no Vale do Jequitinhonha (Quadro 1).

Gonçalves-Alvim & Fernandes (2001a) observaram ainda que sete espécies de insetos galhadores foram comuns ao cerrado *sensu stricto* e campo sujo, enquanto apenas duas espécies foram compartilhadas pelo cerrado *sensu stricto* e cerradão. Apesar de uma maior semelhança entre as áreas de campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerradão, que não apresentaram nenhuma espécie de galhador em comum com as das áreas de canga, observou-se pouca similaridade entre todas as áreas amostradas. Isto evidencia que uma baixa similaridade florística entre fisionomias (Tabela 2), acompanhada da alta diversidade de insetos galhadores, pode ser comum no Cerrado.

MECANISMOS QUE FAVORECEM O AUMENTO DA RIQUEZA DE INSETOS GALHADORES NO CERRADO

Estudos realizados no deserto do Arizona e nos campos rupestres da Serra

do Cipó, em diferentes altitudes, demonstraram que há menores taxas de mortalidade de galhadores causadas por inimigos naturais em *habitats* xéricos, ou seja, estressados higrotérmica e nutricionalmente (Fernandes & Price, 1991, 1992, Ribeiro-Mendes *et al.*, 2002). Nestes ambientes, temperaturas elevadas favoreceriam o aumento do teor de compostos fenólicos, aumentando a resistência da planta à invasão de patógenos e diminuindo a mortalidade de galhadores causada por estes organismos. A pressão seletiva exercida sobre a capacidade de resposta das plantas ao ataque de galhadores, como mecanismos de hipersensitividade, seria também menor em *habitats* xéricos que em méxicos (Fernandes *et al.*, 1994). Além disso, a preferência da fêmea do inseto galhador e o aumento da *performance* larval em plantas hospedeiras em *habitats* estressados

Tabela 2. Matriz de similaridade florística (índice de Sorensen) entre as fisionomias de vegetação amostradas (Cg = canga, Cs = campo sujo, Ce = cerrado *sensu stricto*, Cr = cerradão), no sudeste do Brasil.

Fisionomias	Cg	Cs	Ce
Cs	0,096	-	-
Ce	0,055	0,273	-
Cr	0,000	0,133	0,189

Quadro 1. Levantamentos de insetos galhadores e plantas hospedeiras em áreas de Cerrado, em Minas Gerais.

Locais de amostragem	Fisionomias	Riqueza de galhadores	Riqueza de plantas hospedeiras	Principais grupos de galhadores	Principais famílias de planta	Fonte
Campus da Universidade Federal de Minas Gerais	Cerrado <i>sensu stricto</i> e cerradão	37	22	Cecidomyiidae, Homoptera e Hymenoptera	Leguminosae, Boraginaceae, Asteraceae e Myrtaceae	Fernandes <i>et al.</i> , 1988
Vale do Jequitinhonha	Cerrado <i>sensu stricto</i> e campos rupestres	236	134	Cecidomyiidae, Hymenoptera e Curculionidae	Leguminosae, Malpighiaceae, Asteraceae e Myrtaceae	Fernandes <i>et al.</i> , 1997
Três Marias	Cerrado <i>sensu stricto</i> , cerradão e campo sujo	92	62	Cecidomyiidae, Hymenoptera e Lepidoptera	Leguminosae, Myrtaceae, Malpighiaceae e Asteraceae	Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001b
Quadrilátero Ferrífero	Canga	58	39	Cecidomyiidae, Hymenoptera e Curculionidae	Asteraceae, Malpighiaceae, Myrtaceae e Leguminosae	Gonçalves-Alvim <i>et al.</i> , 2005

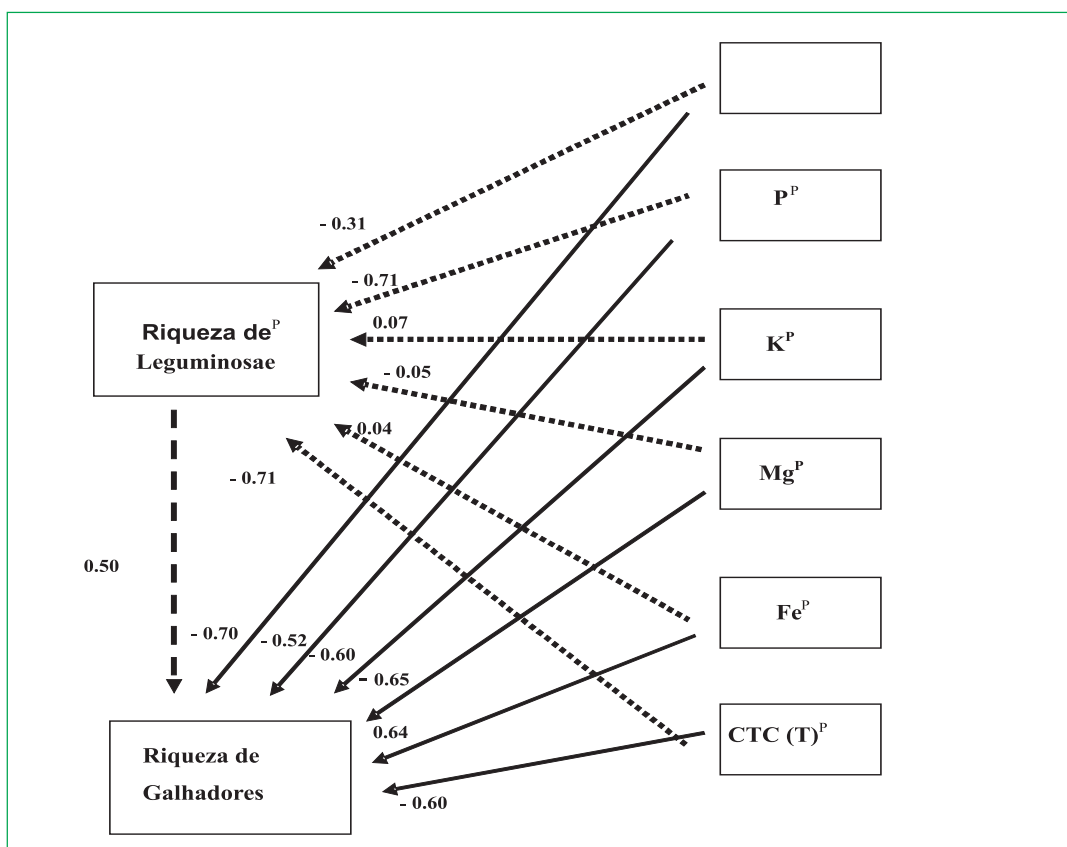
foram também observados por Fernandes & Price (1988), reforçando o padrão de maior sucesso de galhadores em *habitats* xéricos.

Entre os fatores que influenciam a riqueza de insetos galhadores, em diferentes fisionomias do Cerrado, estão a riqueza de espécies de Leguminosae e a baixa fertilidade do solo (Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001a; Figura 1). Diferentemente da Austrália, onde a riqueza de galhadores em Myrtaceae é que determina o padrão de distribuição de espécies de insetos galhadores (Blanche, 1994), Leguminosae, uma família numerosa e de distribuição ampla no Brasil (Barroso, 1991), foi a que mais se destacou nos levantamentos realizados no Cerrado (Quadro 1). Além disso, a riqueza de espécies de Leguminosae explicou 43% da variação no número de espécies de insetos galhadores em quatro fisionomias do Cerrado em Minas Gerais [$\text{Log}(y + 1) = 1,45 + 0,388x$; $r^2 = 0,43$; $F_{1,11} = 7,40$; p

$< 0,05$] (Gonçalves-Alvim & Fernandes, 2001a). Este resultado pode estar relacionado a alguns atributos presentes neste grupo, tornando as leguminosas adequadas à colonização por insetos galhadores. Por exemplo, a maioria das espécies amostradas é de árvores e arbustos, com maior complexidade estrutural e diversidade de nichos, o que possibilitaria a manutenção de maior riqueza de galhadores. Em geral, espécies de Leguminosae não acumulam alumínio e apresentam associações com bactérias nitrificantes (Haridasan, 1982), implicando em diferentes estratégias fisiológicas, que também poderiam favorecer a nutrição de insetos galhadores no Cerrado.

Dentre as variáveis investigadas no solo, Gonçalves-Alvim & Fernandes (2001a) observaram que a riqueza de galhadores correlacionou-se negativamente com o conteúdo de magnésio, potássio, fósforo, matéria orgânica e a capacidade total de troca de cátions

Figura 1
Influência da riqueza de espécies de Leguminosae, do conteúdo de nutrientes (MO, P, K, Mg e Fe) e da capacidade total de troca de cátions (CTC) do solo sobre a riqueza de insetos galhadores (índices de correlação de Pearson^P e Spearman^S).



(CTC) (Fig. 1). Entretanto, houve um aumento da riqueza de galhadores com o aumento no conteúdo de ferro, que em níveis elevados é prejudicial ao desenvolvimento da vegetação (Ferri, 1985). O conteúdo destes nutrientes e a CTC explicaram 72% da variação observada na riqueza de galhadores nas fisionomias estudadas ($y = 1,22 - 0,043\text{Mg} - 0,162\text{K} + 0,00326\text{Fe} - 0,0199\text{CTC}$; $r^2 = 0,72$; $F_{4,11} = 4,47$; $p < 0,05$), corroborando a hipótese de Fernandes & Price (1991) de que plantas mediam o efeito do estresse abiótico (i.e., deficiência de água e de nutrientes essenciais no solo) na riqueza de insetos galhadores.

Em ambientes estressados nutricionalmente, as plantas desenvolveriam mecanismos de tolerância à menor disponibilidade de nutrientes e, como consequência, apresentariam esclerofilia (devido principalmente à estocagem, em excesso, de carboidratos e lipídios e à baixa produção de proteínas; Goodland, 1971), folhas e caules grossos e alta concentração de compostos de defesa nos tecidos (e.g., glicosídeos cianogênicos, alcalóides, compostos fenólicos e terpenóides) (Fernandes & Price, 1988, 1991).

Além disso, a deficiência de elementos, como magnésio e potássio (importantes no processo de fotossíntese, ativação de várias enzimas e controle osmótico celular), pode bloquear a síntese de proteínas, provocando a acumulação de aminoácidos nos tecidos, além de reduzir a formação de fibras, o que resulta em um alimento de melhor qualidade para o galhador (veja White, 1969, 1976, 1984). Esta deficiência leva ainda a formação de compostos fenólicos que atuam como inibidores de fungos e outros patógenos (Rhoades, 1979). Maior pressão seletiva sofrida por

galhadores seria exercida pelo ataque de parasitóides (como os microhimenópteros), pois grande parte das galhas de Cecidomyiidae é atacada por este grupo de insetos (Maia, 2001). Portanto, este conjunto de características (cenário ambiental) seria responsável pelo sucesso evolutivo de insetos galhadores nas plantas esclerófilas do Cerrado, com a ação de predadores e patógenos sobre os insetos galhadores sendo menos efetiva em ambientes mais estressados (Fernandes & Price, 1988, 1991, 1992; Fernandes *et al.*, 1994; Price *et al.*, 1998; Ribeiro *et al.*, 1998).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A baixa similaridade tanto de espécies vegetais hospedeiras quanto de insetos galhadores, entre as diferentes fisionomias no Cerrado, evidencia que a presença de espécies raras deve ser comum no Cerrado. Segundo Myers *et al.* (2000), os cerrados brasileiros constituem uma das 25 regiões do mundo com maior biodiversidade e, portanto, prioritárias para conservação (“hotspots”). Entretanto, os grupos taxonômicos de invertebrados, como insetos galhadores, ainda continuam pouco estudados e não foram citados naquele estudo.

A documentação e elucidação dos padrões de biodiversidade são essenciais para a conservação de espécies de insetos e dos organismos que se alimentam destes. O fato de insetos galhadores estarem intimamente associados às suas plantas hospedeiras e possuírem hábito sésil os torna ainda mais suscetíveis à extinção, caso a cobertura vegetal de uma determinada área seja modificada por ação antrópica (e.g., mineração, fogo, expansão das fronteiras agrícolas).

Além disso, o manejo inadequado da vegetação pode aumentar a abundância de uma espécie ou família de planta, o que também pode ter implicações negativas na riqueza de galhadores. Portanto, estudos biogeográficos e de biodiversidade são cada vez mais necessários, principalmente nas regiões fora da área central de distribuição do Cerrado (e.g., Norte e Nordeste). Estudos desta natureza permitiriam um melhor entendimento

dos mecanismos ecológicos e processos evolutivos atuantes, antes que este Bioma seja totalmente descaracterizado.

AGRADECIMENTOS

À M. M. Espírito-Santo e aos revisores pelas sugestões ao manuscrito. Este trabalho foi apoiado pela Sociedade Brasileira de Cultura Japonesa através do Fundo Bunka de Pesquisa/Banco Sumitomo, WWF, Fundep, Fapemig e CNPq.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barroso, G.M. 1991. *Sistemática de angiospermas do Brasil*. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, Brasil.
- Blanche, K.R. 1994. Insect induced galls on Australian vegetation. In P.W. Price, W.J. Mattson & Y. Barranchikov (Eds.). *The ecology and evolution of gall-forming insects*. p. 49-55. Forest service –United States, Department of agriculture. Krasnoyarsky, Siberia.
- Blanche, K.R. 2000. Diversity of insect galls along a temperature-rainfall gradient in the tropical savannah region of the northern territory, Australia. *Aust. Ecol.* 25: 311-318.
- Coley, P.D. 1983. Herbivore and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209-233.
- _____. 1987. Padrones en las defensas de las plantas: por que los herbivoros prefieren ciertas especies? *Rev. Biol. Trop.* 35: 151-164.
- _____. & T.M. Aide. 1991. Comparisons and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & Benson, W.W. (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. p. 25-49. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38: 201 -341.
- Ferri, G.M. 1977. Ecologia do cerrado. In G. M. Ferri (Ed.). *IV simpósio sobre o cerrado*. pp: 15-36. Itatiaia, São Paulo, Brasil.
- Fernandes, G.W. 1987. Gall forming insects: their economic importance and control. *Rev. Bras. Ent.* 31: 379-398.
- _____. 1992. Plant historical and biogeographical effects on insular gall-forming species richness. *Lett. Global Ecol. Biogeog.* 2: 71-74.
- _____, & P.W. Price. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia* : 76: 161-167.
- _____, & P.W. Price. 1991. Comparisons of tropical and temperate galling species richness: the roles of enviromental harshness and plant nutrient status. In P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes and Benson, W.W. (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. p: 91 - 115. John Wiley and Sons, New York, USA.

- _____, & P.W. Price. 1992. The adaptive significance of insects gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90: 14-20.
- _____, E. Tameirão-Neto, & R.P. Martins. 1988. Ocorrência e caracterização de galhas entomógenas no Campus-Pampulha da UFMG. *Revta. Brasil. Zool.* 5: 11 - 29.
- _____, C.F.L. Lara, & P.W. Price. 1994. The geography of galling insects and the mechanisms that result in patterns. In P.W. Price, W.J. Mattson and Barranchikov, Y. (Eds.). *The ecology and evolution of gall-forming insects*. p. 42 - 48. Forest service -United States, Department of agriculture, Krasnoyarsky, Siberia.
- _____, Paula, A.S., & Loyola Jr., R. 1995. Distribuição de insetos galhadores entre habitats e seu possível uso como bioindicadores. *Vida Silv. Neotrop.* 4: 133 - 139.
- _____, M.A.A. Carneiro, A.C.F. Lara, L.A. Allain, T.C. Reis, & I.M. Silva. 1996. Galling insects on neotropical species of *Baccharis* (Asteraceae). *Trop. Zool.* 9: 315-332.
- _____, R.C. Araújo, S.C. Araújo, J.A. Lombardi, A.S. Paula, R. Loyola, & T.G. Cornelissen. 1997. Insect galls from Jequitinhonha Valley, Minas Gerais, Brazil. *Naturalia* : 22: 221-244.
- _____, O. Varela, H. Bucher, J.M. Chani, A. Echevarria, M. Espírito-Santo, J. Lim D. Negreiros, & C.S. Toledo. 2002. Gall-forming insects on woody and herbaceous plant species of the semi-arid chaco forest , Argentina. *Lundiana* 3: 61-66.
- Gagné, R. J. 1989. *The plant-feeding gall midges of North America*. Cornell University Press, New York, USA.
- Gonçalves-Alvim, S.J., & G.W. Fernandes. 2001a. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biod. Conserv.* 10: 79-98.
- _____. 2001b. Comunidades de insetos galhadores (Arthropoda, Insecta) em diferentes fisionomias do cerrado em Minas Gerais, Brasil. *Rev. Brasil. Zool.*: 18: 289-305.
- Gonçalves-Alvim; S.J., A.C. Krafetuski, C. Almeida, S. Cleto, F. Fernandes & G.W. Fernandes. 2005. *Biodiversidade de plantas hospedeiras e insetos galhadores em áreas de canga natural e impactadas*. (em preparação).
- Goodland, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In. G. M. Ferri (Ed.). *III Simpósio sobre o cerrado*. p: 44-60. Editora da Universidade de São Paulo/Edgard Blücher, São Paulo, Brasil.
- Goodland, R. & M.G. Ferri. 1979. *Ecologia do cerrado*. Editora da Universidade de São Paulo-Itatiaia, São Paulo, Brasil.
- Haridasan, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil* 65: 265-273.
- Julião, G.R., M.E.C. Amaral, & G. W. Fernandes. 2002. Galhas de insetos e suas plantas hospedeiras do Pantanal sul-mato-grossense. *Naturalia* 27: 47-74
- Lara, A.C.F., & G.W. Fernandes. 1996. The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodivers. Lett.* 3: 111-114.
- Maia, V.C. 2001. The gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from three restingas of Rio de Janeiro State, Brazil. *Revta. Bras. Zool.* 18: 583-629.
- _____, & R.F. Monteiro. 1999. Espécies cecidógenas (Diptera, Cecidomyiidae) e parasitóides (Hymenoptera) associadas a *Guapira opposita* (Vell.) Reitz. (Nyctaginaceae) na Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro. *Revta. Bras. Zool.* 16: 483-487.
- _____, & G.W. Fernandes. 2004. Insect galls from Serra de São José (Tiradentes, MG, Brazil). *Rev. Bras. Biol.* 64: 423-445.
- Mani, M.S. 1964. *Ecology of plant galls*. Dr. W. Junk-The Hague, The Nertherlands.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. Fonseca, & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for

- conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Price, P.W., Waring, G., & Fernandes, G.W. 1986. Hypotheses on the adaptative nature of galls. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 88: 361-363.
- _____, G.W. Fernandes, A.C.F. Lara, J. Brawn, H. Barrios, M. Wright, S.P. Ribeiro, & N. Rothcliff. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *J. Biogeog.* 25: 581-591.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In G. A. Rosenthal and D. H. Janzen. (Eds.). *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. p. 3-54. Academic Press, New York, USA.
- Ribeiro, S.P., M.A.A. Carneiro, & G.W. Fernandes. 1998. Free-feeding insect herbivores along environmental gradients in Serra do Cipó: basis for a management plan. *J. Insect Conserv.* 2: 107-118.
- Ribeiro-Mendes H., G.W. Fernandes & I.M. Silva 2002. Plant sex and habitat effects on the survivorship of insectgalls within the geographical range of the host-plant. *Trop. Zool.* 15: 5-15.
- Secco, R.S., & M.G. Lobo. 1988. Considerações taxonômicas e ecológicas sobre a flora dos "campos rupestres" da Serra dos Carajás. *Bol. FBCN* 3: 33-44.
- Silva, M.F.F. da, & N.A. Rosa. 1990. Estudos botânicos na Área do Projeto Ferro Carajás, Serra Norte. I - Aspectos ecológicos e vegetacionais dos campos rupestres. In *Anais do XXXV Congresso Nacional de Botânica*. p. 367-379. Sociedade Botânica do Brasil, Manaus, Brasil.
- _____, N.L. Menezes, P.B. Cavalcante, & C.A. Joly. 1986. Estudos botânicos: histórico, atualidade e perspectivas. In J.M.G Almeida (Ed.). *Carajás: desafio político, ecologia e desenvolvimento*. p. 184 - 207. Brasiliensis/CNPq, Brasília, Brasil.
- _____, R.S. Secco, & M.G.A. Lobo. 1996. Aspectos ecológicos da vegetação rupestre da Serra do Carajás. *Acta Amaz.* 26: 17-44.
- Sobrado, M.A., & E. Medina. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. *Oecologia* 45: 341-345.
- Tavares, J.S. 1915. As cecídias das plantas do gênero *Styrax* no Brasil. *Brotéria* (Sér. Zool.) 13: 155-159.
- _____. 1917a. As cecídias brasileiras que se criam em plantas da família das Melastomataceae. *Brotéria* (Sér. Zool.) 15: 19-45.
- _____. 1917b. Cecídias brasileiras que se criam em plantas das famílias Compositae, Rubiaceae, Tiliaceae, Lythraceae e Arthocarpaceae. *Brotéria* (Sér. Zool.) 15: 113-181.
- _____. 1922. Cecidologia brasileira. As restantes famílias. *Brotéria* (Sér. Zool.) 20:5-8.
- White, T.C.R. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology* 50: 905-909.
- _____. 1976. Weather, food and plagues of locusts. *Oecologia* 22: 119-134.
- _____. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90-105.
- Wright, M.G., & M.M.J. Samways. 1998. Insect species richness tracking plant species richness in a diverse flora: gall-insects in the Cape Floristic region, South Africa. *Oecologia* 115: 427-433.
- Yukawa, J., M. Tokuda, N. Uechi, & S. Sato. 2001. Species richness of galling arthropods in Manaus, Amazon and in the surroundings of the Iguassu Falls. *Esakia* 41: 11-15.



Capítulo 17

Estudos comparativos sobre a fauna de borboletas do Distrito Federal: implicações para a conservação

FOTO: CARLOS E. G. PINHEIRO

Carlos E. G. Pinheiro
Departamento de Zoologia
Universidade de Brasília
Brasília, DF



INTRODUÇÃO

Comparado aos demais estados brasileiros que têm a vegetação de cerrado como formação vegetal predominante, o Distrito Federal parece privilegiado em relação ao número de unidades de conservação efetivamente implantadas dentro de seus limites legais. Estas unidades incluem: um Parque Nacional, três Estações Ecológicas, quatro Reservas Ecológicas (Tabela 1) e vários pequenos parques, áreas de proteção de mananciais ou de relevante interesse ecológico. Entretanto, não se sabe com precisão se estas unidades são suficientes para a

conservação de toda a fauna existente nos cerrados do Brasil central, especialmente no caso de animais de pequeno porte, como os insetos.

Dentre os insetos, as borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) constituem um grupo especialmente interessante para estudos de biodiversidade e conservação. As larvas alimentam-se de tecidos vegetais e muitas espécies alimentam-se apenas de uma (monófagas) ou poucas (oligófagas) plantas hospedeiras. Assim, a presença de uma determinada espécie de borboleta em certo local, pode também implicar na presença de uma ou de determinadas plantas naquela

Tabela 1. As principais unidades de conservação do Distrito Federal.

Unidade	Sigla	Área (Ha)
Parque Nacional de Brasília	PNB	28.000
Estação Ecológica de Águas Emendadas	EEAE	10.500
Estação Ecológica do Jardim Botânico	EEJB	4.518
Estação Ecológica da UnB (Faz. Água Limpa)	FAL	2.340
Reserva Ecológica do IBGE	IBGE	1.360
Reserva Ecológica do Guará	REG	194
Reserva Ecológica do Gama (Parque do Gama)	REGa	136
Reserva do Centro Olímpico (Campus da UnB)	RCO	60

mesma região (Carter, 1982; Brown, 1991, 1996). Além disso, a maioria das espécies ocorre apenas em alguns *habitats* e *microhabitats*, sob determinadas condições de luz, temperatura e umidade. Portanto, a presença (ou não) de certas espécies também pode fornecer indicações sobre o estado de conservação do *habitat*. Por estas razões, têm-se verificado recentemente um uso crescente de borboletas em programas de monitoramento de biodiversidade em países da Europa (Carter, 1982; Dennis, 1992) e na América do Norte (Scott, 1986), ou como indicadores para a conservação de áreas no Brasil (Brown, 1996; Brown & Freitas, 2000).

O Distrito Federal apresenta uma rica fauna de borboletas. Com base em dados da literatura, na análise de coleções zoológicas e em levantamentos realizados por este autor e colaboradores nos últimos quinze anos, foi possível compilar uma lista contendo 645 espécies efetivamente registradas nesta unidade da federação. É altamente provável, entretanto, que novas espécies venham a ser acrescentadas a esta lista à medida que outras regiões ainda pouco exploradas venham a ser amostradas. Com base na distribuição geográfica de várias espécies em estados vizinhos e em dados ainda não disponíveis na literatura estima-se que o número total de espécies do DF seja, de fato, superior a 750 (Brown & Freitas, 2000).

Para se ter uma idéia da representatividade desta fauna, pode-se verificar, por exemplo, que este número é maior que toda a fauna de borboletas da América do Norte (incluindo a região neotropical do sul do México, Scott, 1986), é sete vezes maior do que a fauna de borboletas da Europa ou 13 vezes maior que a fauna de borboletas do

Reino Unido (Carter, 1982). Infelizmente, entretanto, foi constatado nos levantamentos de fauna realizados, que um número próximo a 1/3 de todas as borboletas que ocorrem no Brasil Central (cerca de 210 espécies) nunca foi registrado em qualquer unidade de conservação do Distrito Federal. A explicação para este fenômeno é, como este estudo pretende demonstrar, o fato de que nas unidades de conservação existentes não se encontram representadas pelo menos duas das fisionomias de vegetação de Cerrado que se constituem no *habitat* preferido de uma grande variedade de espécies de borboletas: (1) as florestas semidecíduas (também conhecidas como florestas mesofíticas), que ocorrem no DF, principalmente, em regiões de solos calcários, como na região de Sobradinho, na Chapada da Contagem e na região da Fercal, e (2) as matas de galeria associadas a rios de médio e grande porte, geralmente mais densas e mais extensas do que aquelas encontradas ao longo dos pequenos córregos e ribeirões presentes nos parques e reservas.

Neste capítulo são apresentados alguns dados envolvendo a riqueza e a similaridade de espécies de borboletas encontradas nas principais unidades de conservação e em três regiões situadas em áreas “não protegidas” do DF, que contêm estas fisionomias de vegetação de cerrado não encontradas nas unidades já implantadas. Os resultados sugerem que, caso se quisesse realmente conservar esta extraordinária diversidade de espécies de borboletas, dever-se-ia não apenas ampliar o número de unidades de conservação nessa região, mas também adotar uma série de medidas para a proteção efetiva da fauna nas unidades existentes.

MATERIAL E MÉTODOS

Dados incluídos nas análises de similaridade, apresentadas a seguir, foram obtidos dos levantamentos de fauna realizados por Brown & Mielke (1967a,b) nas florestas de Sobradinho e matas de galeria do rio Sobradinho, na Chapada da Contagem, Fercal e rio Maranhão; por Ferreira (1982) na EEJB e IBGE; por Pinheiro & Ortiz (1992) na EEJB; por Pinheiro *et al.* (1992) no PNB; por Pinheiro & Emery (dados não publicados) na EEAE, no rio Maranhão e na RCO; e por Diniz & Moraes (1995, 1997) na FAL, IBGE e PNB, além de dados obtidos nas coleções zoológicas da UnB e do IBGE.

A similaridade de espécies foi estimada por intermédio do Coeficiente de Jaccard. Uma análise de cluster (UPGMA) envolvendo seis dos principais parques e reservas do Distrito Federal (PNB, EEAE, EEJB, IBGE, FAL e RCO) e três áreas não protegidas (SWR = rio

Sobradinho e florestas de Sobradinho; CCF = com dados agrupados da Chapada da Contagem e região da Fercal; e RMa = rio Maranhão) foi também realizada por intermédio da utilização do pacote estatístico para análise multivariada MVSP versão 3.1, para vários *taxa* distintos de borboletas (Pieridae, Papilionidae e alguns Nymphalidae), cuja sistemática se encontra relativamente bem resolvida.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O total de espécies encontrado em cada área de estudo para os diferentes *taxa* investigados está mostrado na Tabela 2. Com exceção dos Papilionidae ($r = 0,94$; $p < 0.05$) não foram encontradas correlações significativas entre a riqueza de espécies e a área das unidades de conservação para qualquer outro táxon investigado ($r = 0,34$ para os Pieridae; $r = -0,39$ para os Ithomiinae e $r = -0,58$ para os demais *taxa*

Tabela 2. Número de espécies em vários *taxa* de borboletas encontradas nos parques, reservas e outras localidades "não protegidas" do Distrito Federal (Nym= Nymphalinae, Lim= Limenitidinae, Cyr = Cyrestidinae, Bib = Biblidini e Col = Coloburinae).

Locais	Papilionidae	Pieridae	Ithomiinae	Nym+Lim+ Cyr+Bib+Col
PNB	8	19	13	38
EEAE	6	17	10	32
EEJB	6	19	15	46
IBGE	6	17	15	47
FAL	6	20	14	45
RCO	—	15	—	—
SWR	—	17	11	45
CCF	—	18	—	44
RMa	11	19	17	40
TOTAL DF	14	26	21	80

agrupados). No caso dos Ithomiinae e dos *taxa* agrupados foram encontradas correlações negativas, que poderiam ser explicadas, pelo fato de muitas espécies destes grupos ocorrerem apenas em áreas de florestas mais densas, úmidas e escuras, condições não encontradas em algumas áreas maiores, como a Estação Ecológica de Águas Emendadas. Estes resultados sugerem que a diversidade de espécies não depende apenas da área, mas dos tipos de vegetação encontrados nas diferentes regiões ou unidades de conservação.

Os dendrogramas produzidos pelas análises de cluster (baseados na matriz de similaridade de espécies) entre as unidades de conservação e outras regiões do DF são apresentados na Figura 1. Três padrões bastante característicos parecem ocorrer nos quatro dendro-gramas apresentados (Figuras A, B, C e D).

Em primeiro lugar, observa-se a grande similaridade de espécies (em geral > 0.8) encontrada entre os locais EEJB, IBGE e FAL, um resultado já esperado em vista da proximidade que estas áreas mantêm entre si e que compõem, em seu conjunto, a chamada APA Gama-Cabeça de Veado.

Em segundo lugar, nota-se claramente que as localidades da APA Gama-Cabeça de Veado geralmente se agrupam com os demais parques e reservas do DF (PNB, EEAE e RCO), com os quais também mantêm uma alta similaridade de espécies (geralmente entre 0.6 e 0.8). Esta alta similaridade de espécies encontrada entre os parques e reservas do DF poderia ser explicada pela grande semelhança de altitudes (em geral variando de 1.000 a 1.150m), topografias (todas situadas em regiões relativamente planas ou com declives

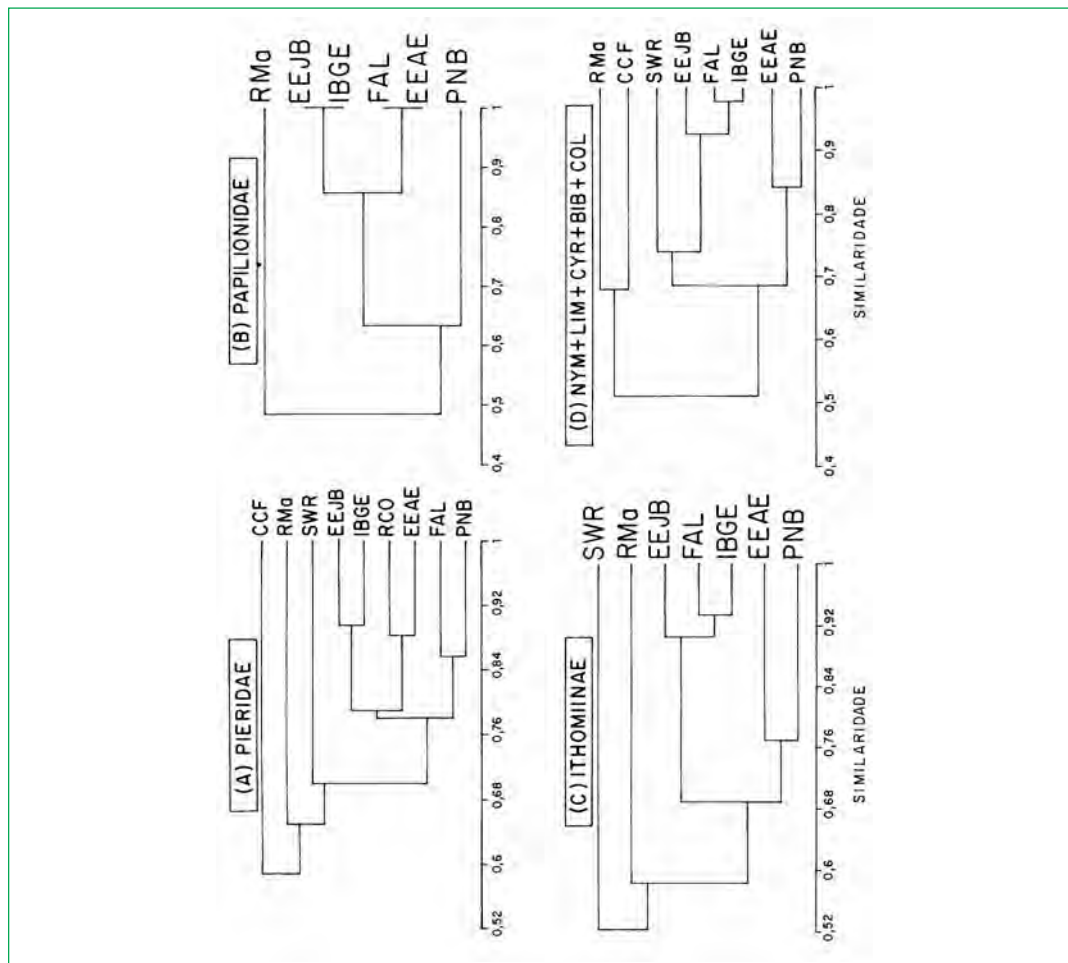


Figura 1
Dendrogramas baseados na similaridade da fauna de borboletas em seis áreas de conservação (PNB, EEAE, EEJB, IBGE, FAL e RCO) e em três áreas "não protegidas" do Distrito Federal (RMa = rio Maranhão, SWR = rio Sobradinho e florestas de Sobradinho, e CCF = Chapada da Contagem e Fercal). Análises são apresentadas separadamente para (A) Pieridae, (B) Papilionidae, (C) Ithomiinae e (D) um aglomerado de outros Nymphalidae.

suaves) e tipos fisionômicos de vegetação predominantes, em geral contendo grandes extensões de cerrado *sensu strictu*, algumas manchas de campos abertos e de cerradões, e matas de galeria associadas a pequenos cursos d'água.

Em terceiro lugar, podemos perceber nos dendrogramas apresentados que os menores índices de similaridade de espécies encontrados no estudo (entre 0.4 e 0.6) ocorrem exatamente entre as unidades de conservação e as áreas “não protegidas” (RMa, SWR e CCF) que contêm os tipos fisionômicos de vegetação não representados nos parques e reservas. Estes locais, geralmente mais acidentados e mais heterogêneos do que as demais regiões do DF, constituem-se no *habitat* preferido de um grande número de espécies de borboletas, como os Papilionidae: *Parides burchellanus*, *Heraclides hectorides* e vários *Protesilaus* spp (RMa); Pieridae: *Phoebis trite* (RMa), *Phoebis neocypris* (RMa, CCF), *Eurema arbela* (RMa, CCF) e *Hesperocharis anguita* (CCF); Ithomiinae: *Hypoleria emyra* (RMa), *Aeria olena* (SWR) e *Oleria aquata* (RMa); Limenitidini: *Adelpha aethalia* (CCF), *A. delphicola* (RMa) e *A. cocala* (SWR); Biblidini: *Callicore hydaspes* (CCF), *Callicore pygas splendens* (RMa, CCF), *Dynamine limbata* (SWR), *Eunica macris* (RMa), *Phyciodes velica sejona* (RMa, CCF) e *Ectima liria lirissa* (CCF).

Além disso, duas das espécies mais raras e ameaçadas de extinção de todo o bioma do Cerrado ocorrem no rio Maranhão: *Parides burchellanus* (Papilionidae), observada apenas nesse local e numa outra localidade no estado de Minas Gerais, chegando a constar na lista de espécies ameaçadas da IUCN Red Data Book (Collins & Morris, 1985) e

Agrias claudia godmani (Charaxinae), a espécie mais procurada por colecionadores. Este rio, um dos principais formadores do rio Tocantins, também parece funcionar como um corredor de fauna para várias espécies amazônicas que conseguem atingir o Brasil central (como a espetacular *Morpho rhetenor*, Morphinae) e que representam aproximadamente 8% de todas as espécies que ocorrem no DF (Brown & Mielke, 1967a). Estes dados demonstram claramente a necessidade de criação de uma unidade de conservação na região desse rio.

Outros *habitats* que requerem atenção especial para a sua conservação são os remanescentes naturais de florestas semidecíduas da região de Sobradinho, considerada por Brown & Mielke (1967a) como a área mais rica em espécies de todo o DF, e da região da Fercal. Além das espécies já citadas, várias outras borboletas do DF só foram registradas nestes locais específicos, hoje fortemente ameaçados pela chegada de vários condomínios habitacionais e pela indústria de extração do calcário.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho procurou enfatizar a necessidade de criação de novas unidades de conservação na região do Distrito Federal, de modo a incluir outros tipos fisionômicos de vegetação de Cerrado não representados nos parques e reservas já implantados, como as florestas semidecíduas e matas de galeria associadas a rios de grande porte, que contêm não apenas uma grande diversidade de borboletas, mas várias espécies que parecem ocorrer exclusivamente nestas formações vegetais. Entretanto, esta é apenas uma das várias frentes de batalha para a conservação da fauna dos cerrados.

Nas últimas décadas o Distrito Federal vem passando por um intenso processo de urbanização e pelo desenvolvimento de várias atividades econômicas que levam inexoravelmente à destruição dos *habitats* naturais e, conseqüentemente, à perda em biodiversidade. Com o avanço da urbanização, muitas das unidades de conservação que aí se encontram vêm sendo transformadas em verdadeiras “ilhas de vegetação”, geograficamente isoladas de outras unidades. Os efeitos advindos do isolamento sobre as populações locais, como a interrupção do fluxo gênico e o aumento da taxa de endocruzamento são obviamente negativos (exemplos em Soulé, 1986). É necessário, portanto, conceber novas estratégias de conservação que propiciem certa “conectividade” entre

estas áreas, ou corre-se o risco de sofrer uma grande perda em biodiversidade, até mesmo em espécies supostamente protegidas.

Além desses problemas, os parques e reservas estão ainda sujeitos a várias outras perturbações como incêndios, caça, invasões por animais domésticos, presença de plantas invasoras, depósitos de lixo e diferentes agentes poluidores que afetam não apenas as borboletas como toda a fauna e flora presentes. Um exemplo extremo da ação destes fatores pode ser observado na Reserva Ecológica do Gama, cuja flora e fauna originais já se encontram tão descaracterizadas que se optou por não incluir neste estudo os dados levantados por Brown & Mielke (1967a,b) sobre a fauna de borboletas daquele local.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brown, K. S. Jr. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. In: N. M. Collins and J. A. Thomas (Eds.). *The conservation of insects and their habitats*. p. 349-404. Academic Press, London.
- _____. 1996. Diversity of Brazilian Lepidoptera: History of study, methods for measurements, and use as indicators for genetic, specific and system richness. In: C. E. M. Bicudo and N. A. Menezes (Eds.). *Biodiversity in Brazil: a first approach*. p. 221-253. Inst. Bot./CNPq, São Paulo.
- _____ & A. V. L. Freitas, 2000. Atlantic Forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32: 934-956.
- _____ & O. H. H. Mielke, 1967a. Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. I. Preliminary list of Rhopalocera: Introduction, Nymphalidae, Libytheidae. *Journal of the Lepidopterists' Society* 21(1): 77-106.
- _____ & O. H. H. Mielke, 1967b. Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. II. Preliminary list of Rhopalocera (continued): Lycaenidae, Pieridae, Papilionidae, Hesperidae. *Journal of the Lepidopterists' Society* 21(3): 145-168.
- Carter, D. 1982. *Butterflies and Moths in Britain and Europe*. Heinemann, London.
- Collins, N. M. & M. G. Morris, 1985. Threatened Swallowtail Butterflies of the World. *The IUCN Red Data Book*. Cambridge.
- Dennis, R. L. H. 1992. *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Diniz, I. R. & H. C. Morais, 1995. Larvas de Lepidoptera e suas plantas hospedeiras

- em um cerrado de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 39(4): 755-770.
- Diniz I. R. & H. C. Morais, 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* 6: 817-836.
- Ferreira, L. M. 1982. *Comparações entre riqueza, diversidade e equitabilidade de borboletas em três áreas com diferentes graus de perturbação, próximas a Brasília*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Pinheiro, C. E. G., H. J. Cunha, & R. Silva, 1992. *Revisão do plano de manejo do Parque Nacional de Brasília*. Funat., Brasília.
- Pinheiro, C. E. G. & J. V. C. Ortiz, 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brazil. *Journal of Biogeography* 19: 505-511.
- Scott, J. A. 1986. *The Butterflies of North America: a natural history and field guide*. University Press, Stanford.
- Soulé, M. E. 1986. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.



Capítulo 18

Abundância e
amplitude de dieta
de lagartas
(Lepidoptera)
no cerrado de
Brasília (DF)

ROSEVALDO QUEIROZ

Ivone R. Diniz
Departamento de Zoologia
Universidade de Brasília
Brasília, DF
Helena C. Morais
Departamento de Ecologia
Universidade de Brasília
Brasília, DF



INTRODUÇÃO

As plantas terrestres e seus insetos fitófagos constituem mais da metade de todas as espécies terrestres conhecidas (Coley & Barone, 1996; Bernays, 1998; Farrell *et al.*, 1992). A importância ecológica dos insetos herbívoros está relacionada principalmente à redução da aptidão das plantas e, na cadeia trófica, à transformação de um alimento pobre em proteínas, rico em fibras e de baixa digestibilidade, em outro formado por pequenos pacotes concentrados de proteínas. Os insetos herbívoros constituem uma das principais fontes de alimento para lagartos, pássaros e pequenos mamíferos, bem como para outros invertebrados predadores e parasitas. Evolutivamente, a interação planta-herbívoro é provavelmente responsável pela maior parte da diversidade terrestre (Farrell *et al.*, 1992) e os lepidópteros constituem a maior radiação entre os insetos fitófagos (Scole, 1992), com a quase totalidade das lagartas vivendo a expensas de

plantas. Mesmo assim, está apenas começando-se a entender como a diversidade das assembléias de inseto-planta é determinada, seja em ambiente temperado ou tropical.

Informações sobre a dieta das lagartas são fundamentais para a compreensão dos mecanismos de coevolução ou de evolução paralela envolvidos nesta radiação (Powell 1980; JERMY 1984; Powell *et al.* 1999; Menken 1996.) Por outro lado, a dieta das lagartas pode ser influenciada por fatores próximos como a pressão de predação e parasitismo (Bernays, 1998) e espécies generalistas podem ter dieta restrita em um local ou serem especialistas em partes de plantas (Ballmer & Pratt, 1989; Pratt & Pierce, 2001).

Os estudos sobre amplitude de dieta dos herbívoros, principalmente na região tropical, podem esclarecer algumas questões ecológicas, entre elas as estimativas de riqueza de espécies locais e regionais. Desde o início dos anos 1980 até os dias de hoje, estimativas globais

de riqueza de espécies têm sido baseadas no grau de especificidade de dieta de vários grupos de insetos herbívoros (Erwin, 1982; May, 1990; Odegaard *et al.*, 2000; Novotny *et al.*, 2002). Apesar da discussão sobre a amplitude de dietas de insetos herbívoros estar presente em vários trabalhos de diferentes pesquisadores, ainda é bastante difícil a comparação entre ecossistemas. Em muitos desses trabalhos as coletas basearam-se em um grupo taxonômico específico ou em conjuntos de herbívoros que atacam determinadas espécies ou famílias de plantas. Estas metodologias são efetivas, mas a extrapolação dos resultados para determinados locais deve ser vista com cuidado, principalmente nos ambientes de alta riqueza da flora, como é o caso do Cerrado. Algumas espécies de plantas são atacadas preponderantemente por herbívoros generalistas enquanto outras apresentam uma predominância de herbívoros especialistas (Barone, 1998).

Em geral, as informações sobre dieta de lagartas são restritas a poucas espécies ou gêneros de Lepidoptera, envolvendo grupos taxonômicos bem conhecidos. Isso se deve aos problemas inerentes a qualquer grupo com grande riqueza de espécies, que incluem taxonomia não resolvida, grande número de espécies não descritas e desconhecimento da grande maioria dos estágios imaturos. Uma exceção é o trabalho extenso de Janzen (1988, 1993) que estimou que cerca de 50% das espécies de lagartas da floresta seca no Parque Nacional de Santa Rosa (Costa Rica) estão restritas a uma única espécie de planta (monófagas) e as que se alimentam de várias famílias de plantas (polífagas) são bastante raras. Nas outras lagartas, a amplitude de dieta se restringe a espécies dentro de uma mesma família de planta (oligófagas). A idéia de que as

lagartas apresentam uma amplitude de dieta bastante estreita nos trópicos foi evidenciada para algumas espécies de borboletas de Ithomiinae e *Heliconius* (Nymphalidae) que se alimentam basicamente de uma a três espécies dentro de uma família de planta (Benson, 1978; Brown, 1987). Marquis (1991) mostrou que 71% dos geometrídeos que atacam as espécies de *Piper* (Piperaceae) na floresta úmida de La Selva (Costa Rica) estão restritas a uma ou duas espécies de plantas desse gênero. Alguns estudos comparativos entre regiões temperadas e tropicais também sugerem que os insetos herbívoros devem apresentar uma dieta mais restrita nos trópicos, (Marquis & Bracker 1994) enquanto outros sugerem exatamente o contrário (Beaver, 1979; Wood & Olmstead 1984; Novotny *et al.*, 2002). Barone (1998) argumenta que nas florestas tropicais, grupos como as mariposas que apresentam boas habilidades dispersoras tendem a apresentar dietas mais restritas. Mas o que acontece no Cerrado? Lagartas são dominadas por espécies com maior ou menor especificidade de dieta? Qual a relação entre a amplitude de dieta e as espécies de lagartas comuns e raras nas plantas? Para responder essas questões as autoras iniciaram um programa de levantamento de lagartas em plantas do cerrado no início dos anos 1990 e que continua até o momento. Nesse capítulo apresentamos um resumo dos resultados gerais obtidos sobre a composição dessa fauna e o grau de especificidade da dieta de lagartas de lepidópteros associadas a plantas hospedeiras do cerrado no Distrito Federal.

METODOLOGIA

Os dados que apresentamos nesse capítulo foram obtidos a partir da coleta

de lagartas folívoras externas, durante dez anos, em plantas hospedeiras no cerrado sentido restrito da Fazenda Água Limpa (FAL) da Universidade de Brasília, no Distrito Federal. Maiores detalhes sobre a vegetação da FAL e sobre a forma e intensidade de coleta estão disponíveis em Ratter (1986), Diniz & Morais (1997) e Diniz *et al.* (1999). Uma lista de espécies e suas plantas hospedeiras é apresentada em Diniz *et al.* (2001). Todas as lagartas foram coletadas e criadas em laboratório para a obtenção de adultos, utilizando como alimento as folhas das plantas em que foram encontradas. Neste capítulo não foram incluídas informações sobre dieta disponíveis na literatura ou dados referentes às coletas qualitativas realizadas pelas autoras ao longo dos anos.

Foram realizadas coletas quantitativas, em 63 espécies de plantas, com a vistoria semanal de 15 indivíduos de cada espécie, durante pelo menos um ano, perfazendo uma amostra de cerca de 700 indivíduos por planta hospedeira. Aqui são apresentadas apenas as informações sobre os adultos obtidos nas criações em laboratório. As plantas hospedeiras foram constituídas basicamente por dicotiledôneas, com a inclusão de algumas espécies de palmeiras (Arecaceae) e de *Vellozia* (Velloziaceae), e foram identificadas com a colaboração de Tarciso Filgueiras (IBGE) e de professores e técnicos do Herbário da Universidade de Brasília.

A maioria das identificações dos lepidópteros foi feita por Vitor O. Becker (Brasília, DF) e Keith S. Brown Jr. (Campinas, SP), com a colaboração de Olaf H. H. Mielke (Curitiba, PR) e Klaus Zattler (Alemanha). Todos os espécimes obtidos estão depositados na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Características da fauna de lagartas

Apesar da alta concentração de informações sobre Lepidoptera no cerrado do Distrito Federal, a taxonomia, a biologia e o conhecimento sobre as plantas hospedeiras ainda são muito precários. Das espécies de lagartas coletadas e criadas no laboratório, somente 43 % estão identificadas com nome específico até o momento. A maioria delas foi descrita nos séculos 18 e 19 (63 %) e na primeira metade do século 20 (31 %). Grande parte possui como local tipo outros biomas das Américas do Sul e Central, indicando uma ampla distribuição geográfica e a possibilidade de uma grande variação na dieta entre locais. Esse quadro é similar ao mostrado por Janzen (1988) para o Parque Nacional de Santa Rosa, na Costa Rica.

Quinze espécies foram descritas após 1950 e nove delas possuem como local tipo áreas na região dos Cerrados brasileiros (Tabela 1). Nesta fauna estão representadas seis espécies reconhecidamente novas e dois gêneros novos (V. O. Becker, com. pes.) (Tabela 2). Alguns grupos, como Gelechioidea, são pouco conhecidos e apresentam sérios problemas taxonômicos. Em Elachistidae, 49 espécies estão denominadas pelo gênero e sete pela subfamília. Em Gelechiidae, 24 estão em gênero e 30 em família, enquanto o gênero *Inga* (Oecophoridae) possui nove espécies sem o binômio. Outros grupos ainda exigem um grande esforço de identificação como em Geometridae em que oito espécies estão denominadas pelo gênero e 11 pela família. Estes resultados reforçam a necessidade de um grande investimento em trabalhos de taxonomia. O nome de uma espécie e o

respectivo material depositado em coleção representam a linguagem básica de comunicação entre pesquisadores da área biológica. Apesar da possibilidade de utilização de vários tipos de análises com o uso de “morfoespécies”, não é possível, por exemplo, a troca de informações sobre a dieta de insetos herbívoros, ou sobre a distribuição geográfica das espécies, sem o binômio correto.

Foi obtido um total de 486 espécies de lagartas folívoras de 38 famílias de Lepidoptera em 63 espécies de 30 famílias de plantas. As famílias de mariposas com maior número de espécies foram Elachistidae, Gelechiidae e Pyralidae, esses microlepidópteros representam 39% das espécies, enquanto

as borboletas estão melhores representadas pelos Hesperíidae e Riodinidae. Entretanto, 12 famílias estão representadas por apenas uma ou duas espécies (Tabela 3).

As 486 espécies obtidas a partir da criação de lagartas em laboratório representam menos de 5% do número de espécies de lepidópteros estimado para a região do cerrado brasileiro a partir da coleta de adultos com o uso de armadilhas luminosas (V. O. Becker, com. pes.; Diniz & Moraes, 1997).

No laboratório houve emergência de 4.238 adultos de 38 famílias de Lepidoptera. O número de adultos por família variou de três (Acrolepiidae, Aididae e Gracillariidae) a 934 (38%) em

Tabela 1. Exemplos de espécies de Lepidoptera com local tipo na região dos Cerrados brasileiros (Heppner, 1984, 1995; Thöny, 1997)

FAMÍLIA	Espécie	Local
ELACHISTIDAE	<i>Gonioterma exquisita</i> Duckworth, 1964	São Paulo
	<i>Stenoma ybyrajuba</i> Becker, 1971	Mato Grosso
	<i>Timocratica melanocosta</i> Becker, 1982	Distr. Federal
GELECHIIDAE	<i>Ophiolechia contrasta</i> Zatlé, 1996	Distr. Federal
NOCTUIDAE	<i>Aucula munroeii</i> Todd & Poole, 1981	Distr. Federal
	<i>Heliothis planaltina</i> Poole & Mittler, 1993	Distr. Federal
SATURNIIDAE	<i>Adeloneivaia schubarti</i> Rego-Barros & Mielke, 1970	Goiás
	<i>Eacles lemarei</i> Rego-Barros & Tangerini, 1973	Goiás
	<i>Schausiella spitzii</i> Travassos, 1958	Goiás

Tabela 2. Exemplos de espécies e gêneros reconhecidamente novos na fauna de lagartas folívoras considerada neste trabalho (V. O. Becker, com. pes.) e suas plantas hospedeiras.

FAMÍLIA	Espécie	Planta hospedeira
ELACHISTIDAE	<i>Stenoma</i> sp.n. VOBecker	<i>Connarus fulvus</i>
	Gen.n.sp.n. VOBecker	<i>Roupala montana</i>
GEOMETRIDAE	<i>Pseudazellodes</i> sp.n. VOBecker	<i>Aspidosperma tomentosum</i>
MIMALLONIDAE	<i>Cicinnus</i> sp.n. VOBecker	<i>Qualea parviflora</i>
	<i>Cicinnus</i> sp.n. VOBecker	<i>Caryocar brasiliense</i>
NOTODONTIDAE	<i>Hemiceras</i> sp.n. VOBecker	<i>Sclerolobium paniculatum</i>
OECOPHORIDAE	Gen.n.sp.n. VOBecker	<i>Vellozia flavicans</i>
SPHINGIDAE	<i>Perigea</i> sp.n. VOBecker	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>

Tabela 3. Famílias de Lepidoptera com o número total de espécies, espécies representadas por apenas um adulto, espécies raras (2 a 10 adultos), espécies comuns (mais de 10 adultos) e o número de espécies polífagas entre as raras e as comuns.

Família	Total spp.	Com um adulto	Rara	Rara e polífaga	Comum	Comum e polífaga
Acrolepiidae	01	--	01	--	--	--
Aididae	01	--	01	--	--	--
Apatelodidae	05	03	02	01	--	--
Arctiidae	20	10	08	05	02	--
Cosmopterigidae	03	01	01	--	01	01
Crambidae	05	02	03	03	--	--
Dalceridae	06	01	02	01	03	03
Elachistidae	88	31	39	05	18	05
Gelechiidae	62	23	27	03	12	04
Geometridae	34	13	16	06	05	02
Gracillariidae	02	01	01	--	--	--
Hedylidae	01	--	01	--	--	--
Heliodinidae	01	01	--	01	--	--
Hesperiidae	18	06	11	03	01	01
Immidae	02	--	01	--	01	--
Lasiocampidae	05	03	01	--	01	01
Limacodidae	11	02	07	04	02	02
Lycaenidae	07	03	04	02	--	--
Lymantriidae	03	--	01	01	02	01
Megalopygidae	13	07	03	03	03	03
Mimallonidae	18	06	09	02	03	--
Monphidae	01	--	01	--	--	--
Noctuidae	23	17	05	--	01	--
Notodontidae	16	08	08	01	--	--
Nymphalidae	07	03	03	--	01	--
Oecophoridae	16	03	06	02	07	05
Pieridae	01	--	01	--	--	--
Psychidae	04	03	01	01	--	--
Pterophoridae	03	01	02	--	--	--
Pyalidae	40	15	13	02	12	02
Riodinidae	13	04	06	04	03	02
Saturniidae	26	06	15	12	05	03
Sphingidae	06	03	03	--	--	--
Thyrididae	02	--	01	--	01	--
Tortricidae	17	07	05	--	05	03
Urodidae	01	--	--	--	01	--
Yponomeutidae	02	01	--	--	01	--
Zygaenidae	02	--	01	--	01	--
Total	486	184	210	62	92	38
%	--	37,9	43,2	29,5	18,9	41,3

Elachistidae e, no geral, cada espécie está representada em média por sete indivíduos, contudo essa média pode atingir 21 adultos como, por exemplo, nas espécies de Oecophoridae. Por outro lado, para 184 espécies de lagartas de 28 famílias foi obtido apenas um adulto nas criações de laboratório (Tabela 3). Algumas famílias com um número alto de espécies como Noctuidae e Notodontidae (Tabela 3) estão representadas, relativamente, por poucos indivíduos (55 e 42 respectivamente) e, apenas 10 famílias estão representadas por mais de 100 indivíduos. Nesse tipo de banco de dados, o número de adultos obtidos pode estar relacionado à abundância ou raridade inerentes ao grupo ou pode estar sendo afetado por problemas metodológicos. Alguns grupos são difíceis de criar em laboratório, como é o caso de *Pycnotema* sp. (Zygaenidae), cujas lagartas são gregárias, com grupos de mais de 50 indivíduos, especialistas em *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) (Righetti, 1992), e apesar da abundância no campo, essa espécie está representada por apenas dois adultos na coleção. O sucesso de criação é também afetado pela presença de parasitóides em lagartas coletadas no campo. Por exemplo, *Eunica bechina* (Nymphalidae) e *Isognathus caricae*

(Sphingidae) foram fortemente parasitadas por dípteros em diferentes anos (1992 e 1997) e *Stenoma cathosiota* (Elachistidae) por himenópteros em 1997. Apesar desses problemas a indicação de baixa abundância de indivíduos é confirmada por dados de morfoespécies (Price *et al.*, 1995) e por estudos populacionais de lagartas (Moraes *et al.*, 1996; Bendicho-López, 2000).

DIETA DAS LAGARTAS

Os estudos sobre dieta de lagartas no cerrado esbarram em problemas que envolvem desde o número de espécies de plantas da amostra, à falta de conhecimento da biologia dos imaturos até à identificação das espécies dos lepidópteros. Aqui os resultados sobre dieta se baseiam naquelas espécies que foram representadas por pelo menos dois adultos ($n = 302$).

Cerca de 47% das espécies de lagartas folívoras foram encontradas em apenas uma espécie de planta (monófagas), enquanto 20% são oligófagas ocorrendo em apenas uma família de planta e 33% são polífagas (Figura 1). A alta proporção de espécies monófagas no cerrado (47%) é

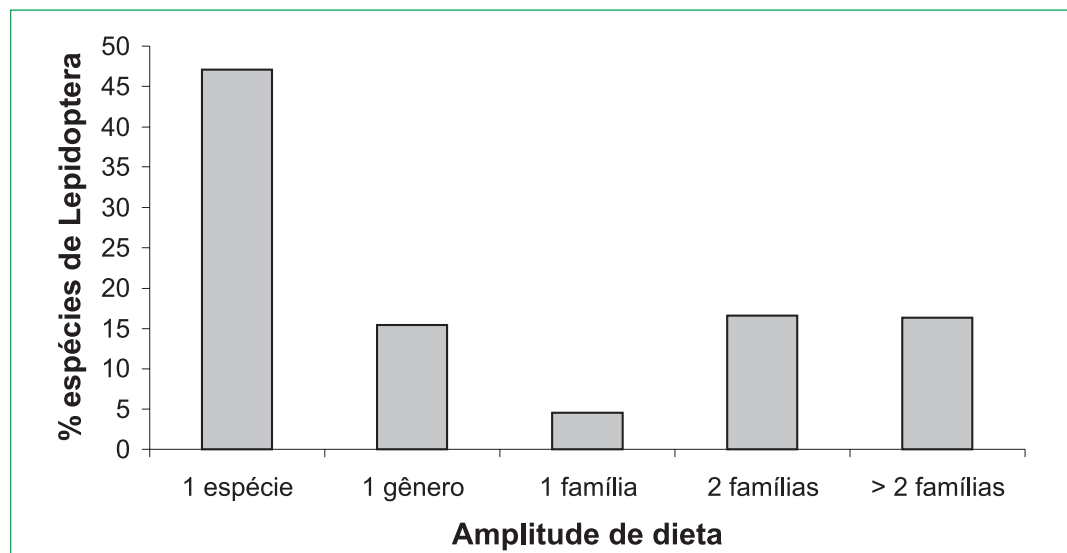


Figura 1
Porcentagem de espécies de Lepidoptera ($n = 302$) monófagas (uma espécie de planta), oligófagas (um gênero ou uma família) e polífagas (mais de uma família) no cerrado do Distrito Federal.

semelhante à encontrada por Janzen (1988) para lagartas da floresta seca de Costa Rica (50%). No estudo de Janzen a proporção de espécies oligófagas é maior do que a de polífagas enquanto no cerrado as polífagas ocorrem em maior proporção. A baixa oligofagia encontrada deve-se, parcialmente, ao conjunto de plantas amostradas e, principalmente, às próprias características da flora local de cerrado. Por exemplo, em relação a gêneros foram amostradas duas espécies de *Eremanthus* (Asteraceae), três espécies de *Byrsonima* (Malpighiaceae), de *Miconia* (Melastomataceae) e de *Qualea* (Vochysiaceae), e quatro espécies de *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), enquanto para *Ouratea* (Ochnaceae) apenas uma espécie ocorre em abundância na área de estudos e, ainda, famílias como Caryocaraceae, Proteaceae e Styracaceae estão representadas por uma única espécie na área.

Cerca de um terço das espécies (100 spp.) é polífaga e essa proporção é bastante variável entre as diferentes famílias de Lepidoptera. Considerando as famílias representadas por mais de 10 espécies, encontramos uma proporção de espécies polífagas que varia de 75% em Saturniidae a 16% em Pyralidae (Tabela 3; Figura 2).

O número de adultos emergidos no laboratório foi utilizado como indicativo da abundância e, nesse caso, obtivemos 210 espécies raras (de dois a 10 indivíduos) e 92 comuns (mais de 10 indivíduos). Entre as espécies raras 29,5% são polífagas e entre as mais comuns 41,3% (Tabela 3). Esse resultado mostra que há uma alta proporção de monófagas e oligófagas (> 50%) tanto entre as espécies raras como entre aquelas comuns.

Das sete espécies com mais de 100 indivíduos quatro são polífagas - *Compsolechia* sp. (Gelechiidae), *Fregela semiluna* (Arctiidae), *Inga phaeocrossa* (Oecophoridae), *Pococera* sp. (Pyralidae) - uma é oligófaga ocorrendo em um gênero de planta hospedeira - *Cerconota achatina* (Elachistidae) - e duas são monófagas - *Argyrotaenia* sp. (Tortricidae) e um *Epipaschiinae* (Pyralidae).

Um arctiideo, *Fregela semiluna*, apresentou a maior amplitude de dieta utilizando 33 espécies de plantas na FAL (Diniz *et al.*, 2000a) e outros exemplos de lagartas generalistas são apresentados na Tabela 4. Algumas delas chamam a atenção do observador como *Megalopyge albicollis* por ser uma lagarta grande com longos pelos urticantes e *Hylesia schuessleri* que são gregárias, com grupos de mais de 150 indivíduos, e uma biologia similar à descrita para *H. lineata* na Costa Rica (Janzen, 1984). Várias espécies apresentam especificidade de dieta e são relativamente comuns em suas plantas hospedeiras (Tabela 5). Algumas espécies consomem apenas um gênero de planta como é o caso de *Cerconota achatina* e *Gonioterma indecora* em espécies de *Byrsonima* (Andrade *et al.*, 1995; Diniz *et al.*, 2000b), *Stenoma muscula* em espécies de *Qualea*, *Cyclomia mopsaria* e *Eloria subapicalis* em espécies de *Erythroxylum*.

Conforme já mencionado, a fauna de lagartas nas plantas do cerrado é caracterizada pela baixa frequência de indivíduos (Price *et al.*, 1995; Marquis *et al.*, 2002). Essa característica pode levar a uma superestimativa dos especialistas e, provavelmente, isso está ocorrendo com os resultados apresentados aqui. No entanto, após dez anos

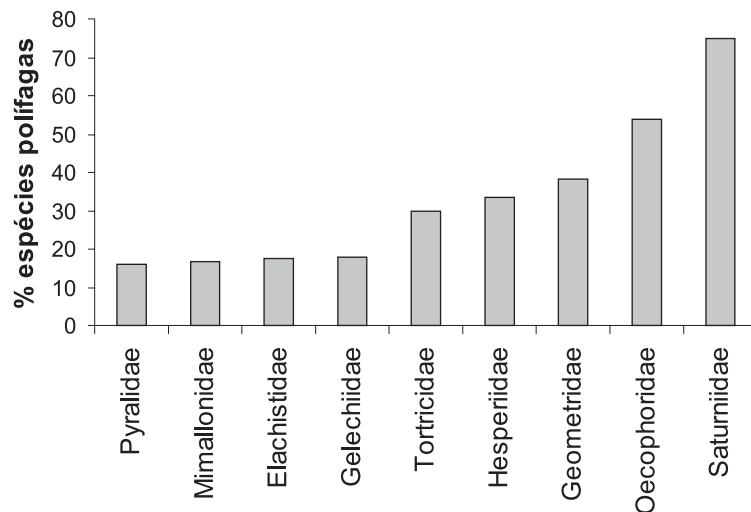


Figura 2
Porcentagem de espécies polífagas em diferentes famílias de *Lepidoptera*, em cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal

Tabela 4. Exemplos de lagartas polífagas em plantas do cerrado de Brasília e suas amplitudes de dieta.

Família	Espécie	Nº de plantas hospedeiras		
		Família	Gênero	Espécie
Limacodidae	<i>Semyra incisa</i> (Walker, 1855)	08	08	11
Oecophoridae	<i>Inga phaeocrossa</i> (Meyrick, 1912)	12	13	20
Saturniidae	<i>Hylesia schuessleri</i> Strand, 1934	12	13	14
Riodinidae	<i>Emesis russula</i> Stichel, 1910	13	13	16
Tortricidae	<i>Platynota rostrana</i> (Walker, 1863)	17	20	25
Megalopygidae	<i>Megalopyge albicollis</i> (Walker, 1855)	18	20	23
Arctiidae	<i>Fregela semiluna</i> (Walker, 1854)	21	29	33

Tabela 5. Exemplos de lagartas comuns e monófagas e suas plantas hospedeiras no cerrado da Fazenda Água Limpa, DF.

FAMÍLIA	Planta Hospedeira
Espécie	
COSMOPTERIGIDAE	
<i>Triclonella</i> sp.	<i>Eremanthus glomerulatus</i> (Asteraceae)
ELACHISTIDAE	
<i>Antaeotricha thysanoides</i> (Meyrick, 1915)	<i>Sclerolobium paniculatum</i> (Leg. Caesalpin.)
<i>Chlamydastis platyspora</i> (Meyrick, 1932)	<i>Roupala montana</i> (Proteaceae)
<i>Chlamydastis smodicopa</i> (Meyrick, 1915)	<i>Styrax ferrugineus</i> (Styracaceae)
<i>Stenoma staudingerana</i> (Maassen, 1890)	<i>Protium ovatum</i> (Burseraceae)
GEOMETRIDAE	
<i>Tricentra gavisata</i> (Walker, [1863])	<i>Rourea induta</i> (Connaraceae)
PYRALIDAE	
<i>Deuterollyta chrysoderas</i> (Dyar, 1917)	<i>Maprounea guianensis</i> (Euphorbiaceae)
ZYGAENIDAE	
<i>Picnotena</i> sp.	<i>Davilla elliptica</i> (Dilleniaceae)

de experiência das autoras com levantamentos e criação de lagartas, esse parece ser um quadro bastante real para o cerrado.

Nossos resultados mostram que o cerrado apresenta uma proporção de espécies de lagartas polífagas (33%), que representa mais que o dobro da encontrada por Barone (1998) para herbívoros mastigadores (15%) nas florestas úmidas do Panamá e bem maior do que a proporção encontrada por Janzen (1988) nas florestas secas da Costa Rica e, ainda, não corroboram o argumento defendido por Novotny *et al.* (2002), no trabalho com herbívoros na floresta de Nova Guiné, da ocorrência de uma alta oligofagia nos ambientes tropicais. Mostram ainda, como esperado, que essa é uma fauna pouco conhecida com várias espécies descritas em um passado recente e, muitas outras, incluindo, também, gêneros ainda não descritos, exigindo um considerável esforço de trabalho taxonômico.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As maiores dificuldades nas análises do grau de especificidade de dieta nos diferentes grupos de mariposas são devidas à escassez de informações sobre suas plantas hospedeiras. Por exemplo, para as mais de 30 mil espécies de Geometridae listadas para o mundo menos de 5% têm referência sobre plantas hospedeiras (Scoble, 1999). Entre os Gelechioidea somente uma pequena fração das lagartas é conhecida e a polifagia nesse grupo deve ser mais comum do que os dados fragmentados indicam (Powell *et al.*, 1999). Mesmo para borboletas, bem melhor estudadas que as mariposas, o desconhecimento de estágios imaturos e de suas plantas hospedeiras é muito grande (DeVries, 1997). A obtenção de informações sobre

plantas hospedeiras de mariposas no Distrito Federal foi iniciada pelo Dr. Vitor O. Becker e os resultados apresentados aqui representam o primeiro e único grande esforço de obtenção de informações sobre amplitude de dieta desses insetos no cerrado brasileiro.

Um outro ponto importante nas informações sobre amplitude de dieta de insetos herbívoros é a extensão da área geográfica e a variação de *habitats* em que as informações são obtidas. Claramente uma espécie pode ser polífaga quando considerada toda a sua distribuição geográfica e ter dieta restrita localmente. Os resultados apresentados aqui foram obtidos somente em áreas de cerrado típico no Distrito Federal e informações sobre outras fitofisionomias e outros locais são necessárias para os estudos dos padrões e processos da evolução da dieta desses grupos de lepidópteros no Cerrado.

Lagartas que se alimentam internamente em tecidos vegetais (p.ex., minadores e brocadores) e as que utilizam abrigos formados por folhas ou outros materiais tendem a ter dieta mais restrita que as lagartas expostas (Gaston *et al.*, 1992). Dados iniciais indicam uma predominância de lagartas que utilizam abrigos no cerrado, provavelmente relacionado à maior dessecação durante a estação seca, do que na mata de galeria onde há predominância de lagartas livres (Becker, 1991; Andrade *et al.*, 1994). Isso resulta tanto em composições de espécies distintas como em diferentes proporções de especialistas nestas comunidades. A relação da amplitude de dieta com várias características das plantas e das lagartas, assim como, a expansão geográfica das áreas de estudo favorecerá o progresso dessa linha de pesquisa e, poderá ainda fornecer pistas sobre hospedeiros alternativos de pragas de culturas nos

ambientes naturais, melhorando o entendimento sobre a dinâmica e o controle dessas populações nos agroecossistemas.

AGRADECIMENTOS

Aos estudantes que participaram do Projeto “Herbívoros e herbivoria no

cerrado” coletando e criando lagartas. À FINATEC, ao CNPq (Proc. 520351/97-5), à UnB e ao PIBIC/CNPq/UnB que ao longo dos últimos anos vem financiando esse estudo por meio de auxílio-pesquisa e bolsas de estudo. Aos revisores anônimos cujos comentários colaboraram para uma maior clareza do texto.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, I.; C. M. Dias; R. J. Malcher & H. C. Morais. 1994. Lagartas que utilizam abrigos em áreas de cerrado e mata ciliar: proteção contra dessecação. *Resumos do II Congresso de Ecologia do Brasil* (Londrina, PR), p. 87.
- Andrade, I., I. R. Diniz. & H. C. Morais. 1995. A lagarta de *Cerconota achatina* (Oecophoridae: Stenomatinae): biologia e ocorrência em plantas hospedeiras do gênero *Byrsonima* (Malpighiaceae). *Rev. Brasil. Zool.* 12: 735-741.
- Ballmer, G. R. & G. F. Pratt. 1989. A survey of the last instar larvae of the Lycaenidae (Lepidoptera) of California. *J. Res. Lepid.* 27: 1-80.
- Barone, J. A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *J. Anim. Ecology.* 67: 400-409.
- Beaver, R. A. 1979. Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature.* 281: 139-141.
- Becker, V. O. 1991. Fauna de lepidópteros dos cerrados: composição e afinidades com as faunas das regiões vizinhas. *I Encontro de Botânicos do Centro-Oeste* (Brasília, DF), p.91.
- Bendicho-López, A. 2000. Biologia e comportamento de *Chlamydastis platyspora* (Meyrick, 1932) (Lepidoptera, Elachistidae) em *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) no cerrado. Mestrado em Biologia Animal, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Benson, W. W. 1978. Resource partitioning in passion wine butterflies. *Evolution.* 32: 493-518.
- Brown, K. S. Jr. 1987. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. *Ann. Miss. Bot. Garden.* 74: 359-397.
- Bernays, E. A. 1998. Evolution of feeding behavior in the insect herbivores. *BioScience* 48: 35-44.
- Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- DeVries, P. J. 1997. *The butterflies of Costa Rica and their natural history*. Vol. II – Riodinidae. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Diniz, I. R. & H. C. Morais. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna on cerrado host plants. *Biodiv. Conserv.* 6: 817-836.
- _____, H. C. Morais, A. Botelho, F. Venturoli & B. C. Cabral. 1999. Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the central Brazilian cerrado. *Rev. Brasil. Biol.* 59: 627-635.
- _____, H. C. Morais & A. J. A. Camargo. 2001. Host plants of lepidopteran caterpillars in the cerrado of the Distrito Federal, Brazil. *Rev. Brasil. Entomol.* 45: 107-122.
- _____, H. C. Morais & J. D. Hay. 2000b. Natural history of herbivores feeding on

- Byrsonima* species. *Brazilian J. Ecology* 4: 49-54.
- _____, H. C. Morais, S. Scherrer & E. Emery. 2000a. The polyphagous caterpillar *Fregela semiluna* (Lepidoptera: Arctiidae): occurrence on plants in the central Brazilian cerrado. *Bol. Herb. E. P. Heringer* (Brasília) 5: 103-112.
- Erwin, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleop. Bull.* 36: 74-75.
- Farrell, B. D.; C. Mitter & D. Futuyma. 1992. Diversification at the insect-plant interface – insights from phylogenetics. *BioScience* 42: 34-42.
- Gaston, K. J.; D. Reavy & G. R. Valladares. 1992. Intimacy and fidelity: internal and external feeding by the British microlepidoptera. *Ecol. Ent.* 17: 86-88.
- Heppner, J. B. (Ed.). 1984. *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Checklist of Microtrigoidea – Immoidea. Part 1. W. Junk Publisher, USA.
- _____. (Ed.). 1995. *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Checklist of Hyblaedoidea – Pyraloidea - Tortricoidea. Part 2. Vol. 3. W. Junk Publisher, USA.
- Janzen, D. H. 1984. Natural history of *Hylesia lineata* (Saturniidae: Hemileucinae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *J. Kansas Entomol. Soc.* 57:490-514.
- _____. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20:120-135.
- _____. 1993. Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. In N. E. Stamp and T. M. Casey (Eds.). *Caterpillar - ecological and evolutionary constraints on foraging*. p. 448-477. Chapman & Hall, New York, USA.
- Jermay, T. 1984. Evolution of insect-host plant relationships. *Amer. Nat.* 124: 609-627.
- Marquis, R. J. 1991. Herbivore fauna of *Piper* (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest: diversity, specificity, and impact. In P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, W. W. Benson (Eds.). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. p. 179-199. John Wiley & Sons, New York, USA.
- _____ & H. E. Bracker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. In L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (Eds.). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. p. 261-281. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- _____, H. C. Morais & I. R. Diniz. 2002. Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? In P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. p. 306-328. Columbia University Press, New York.
- May, R. M. 1990. How many species? *Phil. Trans. Royal Soc. London B*: 330: 293-304.
- Menken, S. B. J. 1996. Pattern and process in the evolution of insect-plant associations: *Yponomeuta* as an example. *Entom. Exp. Appl.* 80: 297-306.
- Morais, H. C., I. R. Diniz & J. R. Silva. 1996. Larvas de *Siderone marthesia nemesia* (Illiger) (Lepidoptera: Nymphalidae, Charaxinae) em um cerrado de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Rev. Brasil. Zool.* 13: 351-356.
- Novotny, V.; Y. Basset; S. E. Miller; G. D. Weiblen; B. Bremer; L. Cizek & P. Drozd. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.
- Odegaard, F.; O. H. Diserud; S. Engen & K. Aagaard. 2000. The magnitude of local host specificity for phytophagous insects and its implications for estimates of global species richness. *Conservation Biology* 14: 1182-1186.
- Powell, J. A. 1980. Evolution of larval food preferences in microlepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 133-159.

- _____; C. Mitter & B. Farrell. 1999. Evolution of larval food preferences in Lepidoptera. In N. P. Kristensen (Ed.). *Lepidoptera – moths and butterflies*. p. 403-422. Walter De Gruyter, New York, USA.
- Pratt, G. F. & C. L. Pierce. 2001. *Incisalia henrici* (Grote and Robinson) (Lepidoptera: Lycaenidae) reared on reproductive tissues of three different plant species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 103: 403-408.
- Price, P. W., I. R. Diniz, H. C. Moraes & E. S. A. Marques. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27: 468-478.
- Righetti, S. M. 1992. *O papel do fogo na interação inseto-planta: danos foliares e regimes de queima*. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Scoble, M. J. 1992. *The Lepidoptera: form, function, and diversity*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- _____. (Ed.). 1999. *Geometridae moths of the world – a catalogue*. CSIRO Publishing, Australia.
- Thöny, H. 1997. Cheklist der Noctuidae Brasiliens – Teil 1. *Facetta*. Supplement 2. Ingoltastle.
- Wood, T. K. & Olmstead, K. L. 1984. Latitudinal effects on treehopper species richness (Homoptera: Membracidae). *Ecol. Entomol.* 9: 109-115.



Capítulo 19

Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado

FOTO: REGINALDO CONSTANTINO

Reginaldo Constantino
Departamento de Zoologia
Universidade de Brasília
Brasília, DF



INTRODUÇÃO

Os cupins são insetos sociais da ordem Isoptera, que contém cerca de 2.800 espécies conhecidas no mundo. Mais conhecidos por sua importância econômica como pragas de madeira e de outros materiais celulósicos, os cupins são detritívoros e formam um dos grupos dominantes na fauna de solo de ecossistemas tropicais, exercendo um papel importante nos processos de ciclagem de nutrientes e formação de solo (Eggleton *et al.*, 1996). Devido à sua capacidade incomum de digerir celulose, eles direcionam para si uma proporção considerável do fluxo de energia, atingindo biomassa elevada e ao mesmo tempo servindo de alimento para um grande número de organismos (Wood & Sands, 1978). Ao abrir túneis e construir seus ninhos, os cupins arejam e melhoram a estrutura do solo, além de movimentar verticalmente grande quantidade de partículas. Os termiteiros

servem de abrigo a uma fauna diversa, incluindo artrópodes, vertebrados e outros grupos. Os ninhos velhos e abandonados servem de substrato para o desenvolvimento de várias de plantas. Devido a esse poder de modificar a estrutura do *habitat*, os cupins podem ser incluídos entre os “engenheiros do ecossistema” (Lawton, 1997), organismos que afetam a disponibilidade de recursos para outras espécies através de mudanças físicas em materiais bióticos ou abióticos. Isso significa que a eliminação de algumas espécies de cupins de um ecossistema em particular causaria a perda de inúmeras espécies de outros organismos que dependem destes insetos para sobreviver e se reproduzir.

A maioria das espécies de cupins vive nas regiões tropicais e subtropicais, com algumas poucas se estendendo até latitudes mais elevadas, raramente além de 40° norte ou sul. Mais espécies de cupins podem ser encontradas num

único hectare de floresta ou savana tropicais do que em toda a Europa. Como a maioria dos entomólogos vive na América do Norte e na Europa, o estudo dos cupins tem sido tendencioso por se concentrar nas poucas espécies comuns nessas regiões. A maioria das generalizações sobre a biologia de cupins se baseia em estudos detalhados de algumas poucas espécies norte-americanas e europeias pertencentes às famílias Kalotermitidae, Rhinotermitidae e Termopsidae. No entanto, a fauna tropical é dominada pela família Termitidae, que foi muito menos estudada.

A diversidade de cupins da região Neotropical, com 505 espécies, é ultrapassada apenas pelas regiões Etiópica e Oriental (Constantino, 1998). Entretanto, enquanto os cupins dessas duas regiões foram mais bem estudados, a fauna de vastas áreas da Neotrópica permanece pouco conhecida. A fauna de cupins da Colômbia, por exemplo, é praticamente desconhecida. O Brasil é o único país da América Latina com tradição no estudo dos cupins, e sua fauna é a mais bem conhecida da região, com cerca de 280 espécies registradas.

Até o final do século 19, o conhecimento sobre os cupins neotropicals se limitava a informações fragmentadas coletadas por naturalistas europeus. As pesquisas termitológicas neotropicals se aceleraram durante a primeira metade do século 20 como resultado do trabalho desenvolvido por entomólogos europeus e norte-americanos. O brasileiro R.L. Araujo realizou importantes estudos sobre a termitofauna brasileira, de 1950 até sua morte prematura, em 1978; sua obra mais importante foi o Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo (Araujo, 1977). Nas últimas duas décadas do século 20, o número de termitólogos nativos da

região aumentou bastante, principalmente no Brasil, e o conhecimento sobre esse importante grupo de insetos tem avançado mais rapidamente. Um dos maiores obstáculos para o desenvolvimento da termitologia neotropical tem sido a falta de informações taxonômicas. Poucos grupos foram adequadamente revisados e existem poucos especialistas, dificultando o trabalho de identificação. Isso tem resultado em muitos trabalhos com identificações incorretas ou incompletas, o que impede a acumulação ordenada de informações e a comparação de resultados de trabalhos diferentes.

CUPINS DO CERRADO

Os cupins formam um componente dominante e conspícuo da fauna do Cerrado, atingindo densidades impressionantes em algumas áreas. Alguns deles, como *Cornitermes cumulans*, podem ser considerados espécies-chave (“keystone species”) devido a sua grande abundância e impacto sobre o ambiente (Redford, 1984). Essa fauna começou a ser conhecida no início do século 20, quando o entomólogo italiano Filippo Silvestri estudou os cupins em algumas partes de Mato Grosso (Silvestri, 1903) e descreveu algumas das espécies mais comuns dessa região, como *Armitermes euamignathus*, *Constrictotermes cyphergaster*, *Embiratermes festivellus* e *Velocitermes heteropterus*. Nas décadas de 1950 a 1970, Renato L. Araujo realizou levantamentos principalmente nos cerrados de Minas Gerais e São Paulo (Araujo, 1958a; Araujo, 1958b) e organizou a importante coleção de Isoptera do Museu de Zoologia da USP, que serviu de base para muitos trabalhos taxonômicos realizados por ele e outros autores. O trabalho realizado por Mathews (1977) na Serra do Roncador foi o primeiro a incluir informações

ecológicas e taxonômicas mais detalhadas da fauna do Cerrado. A obra de Mathews tem sido usada como referência para a termitofauna do Cerrado, embora limite-se a uma pequena área de Mato Grosso na transição para a Amazônia, e inclua muitas espécies de distribuição amazônica (que têm sido erroneamente incluídas na fauna do Cerrado). Coles (1980) e Coles de Negret & Redford (1982) acrescentaram novos dados sobre a biologia e ecologia dos cupins do Cerrado, infelizmente sem um tratamento taxonômico adequado. Coles (1980) registrou 60 espécies para o Distrito Federal, mas sua lista contém muitas identificações incorretas. Domingos *et al.* (1986) encontraram 47 espécies de cupins num levantamento exaustivo de uma área de 5.000m² de cerrado em Sete Lagoas, MG. Constantino & Schlemmermeyer (2000) estudaram a fauna de cupins da região do Manso, MT, onde foram registradas 76 espécies, 64 das quais em cerrado propriamente. Além disso, existem vários estudos mais específicos sobre a biologia de algumas espécies (Brandão, 1991; Domingos, 1985; Domingos & Gontijo, 1996; Godinho *et al.*, 1989) e estudos de faunas locais e “comunidades” (Brandão & Souza, 1998; Gontijo & Domingos, 1991; Lacher *et al.*, 1986).

INVENTÁRIOS DISPONÍVEIS

Os cupins do Cerrado são ainda muito mal inventariados e as informações existentes concentram-se em algumas poucas localidades. O grau de conhecimento da taxonomia dos cupins do Cerrado pode ser ilustrado com o exemplo do rápido inventário realizado há alguns anos em Serra da Mesa, Goiás, onde este autor registrou

46 espécies. Entre essas, seis eram novas, 12 não puderam ser identificadas e quatro eram registros novos para o Cerrado. Dentre as espécies identificadas, várias eram previamente conhecidas apenas da respectiva localidade-tipo. A fauna das matas da região do Cerrado é pouco conhecida, mas sabe-se que contém elementos da Mata Atlântica e da Amazônia e aparentemente poucos endêmicos.

O mapa da Figura 1 mostra a distribuição do esforço amostral com base em dados publicados e das coleções da Universidade de Brasília e do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). As áreas melhor amostradas são: Serra do Roncador (Mathews, 1977), Distrito Federal (Coles, 1980, Constantino, dados não publicados), Cuiabá (Silvestri, 1903), Manso, MT (Constantino & Schlemmermeyer, 2000), Sete Lagoas, MG (Domingos *et al.*, 1986). Inventários disponíveis em coleções incluem Serra da Mesa, GO, e Paracatu, MG (coleção UnB, Constantino, dados não publicados). Existem também dados esparsos de várias localidades de Minas Gerais (Araujo, 1958b) e de São Paulo (Araujo, 1958a). Em relação a Savanas Amazônicas, várias delas com fauna semelhante à do Cerrado, existem inventários de Humaitá, AM, e Amapá (coleção MPEG, Constantino, dados não publicados), de Vilhena e Pimenta-Bueno, RO (coleção UnB, Constantino, dados não publicados), e dados esparsos de outras localidades.

A Figura 1 mostra claramente que existem vastas áreas com fauna desconhecida ou pouco conhecida. Mesmo na área melhor amostrada, o Distrito Federal, a amostragem se concentra em poucos pontos e novos registros têm sido feitos com frequência. A lista original de Coles (1980) continha 60 espécies, incluindo também as de

mata. Nos últimos quatro anos foram acrescentadas cerca de 20 espécies, incluindo as de mata e da área urbana. É também surpreendente que a fauna dos cerrados do Estado de São Paulo seja pouco amostrada. Os dados publicados limitam-se a registros isolados em algumas poucas localidades. Os cerrados de Tocantins, Maranhão, Piauí e Bahia são praticamente desconhecidos, assim como os do Mato Grosso do Sul (incluindo o Pantanal) e Paraná.

COMPOSIÇÃO E CARACTERÍSTICAS DA FAUNA DE CUPINS DO CERRADO

As espécies registradas na região do Cerrado, em vegetações abertas, isto é, excluindo as matas, estão listadas na Tabela 1. São pelo menos 139 espécies, mas como os *Anoplotermes* spp. estão

agrupados, a lista real deve conter pelo menos 150 espécies. Algumas delas, marcadas com asterisco na lista, são mais típicas de matas e ocorrem ocasionalmente em cerrados mais densos.

Devido a limitações taxonômicas, é impossível apresentar uma lista acurada. A taxonomia das espécies neotropicais da subfamília Apicotermatinae é caótica e as listas de espécies publicadas contêm apenas morfoespécies tentativas. Os Apicotermatinae são cupins sem soldados, abundantes na fauna de solo. Devido aos inventários limitados e aos problemas taxonômicos também é difícil ter certeza de quais espécies são realmente endêmicas do Cerrado e sua associação com os vários tipos de *habitats*. De modo geral, poucas espécies vivem bem tanto em floresta como em áreas abertas. Ou seja, existe uma fauna típica de savanas e outra típica de matas.

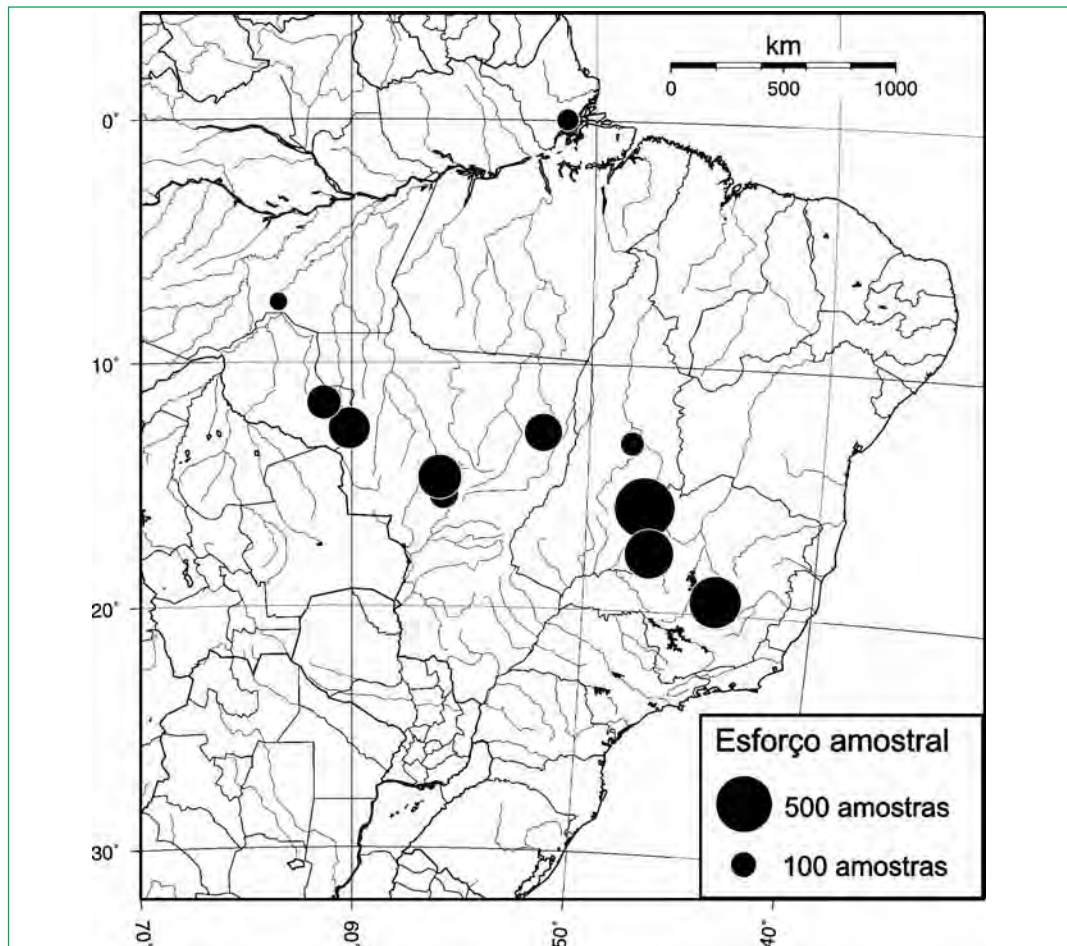


Figura 1
Distribuição do esforço de inventário de cupins no Cerrado e algumas savanas amazônicas. A área dos círculos é proporcional ao esforço amostral em cada área (número de amostras). Baseado em inventários publicados e nos catálogos das coleções da UnB e do Museu Paraense Emílio Goeldi. Pontos com menos de 50 amostras foram omitidos e pontos próximos foram agrupados.

Tabela 1. Térmitas registrados em vegetação de cerrado e fauna conhecida de algumas regiões ou localidades. Fontes: Serra do Roncador: Mathews (1977); Manso: Constantino & Schlemmermeyer (2000); Brasília: Coles (1980) e dados inéditos do autor; Sete Lagoas: Domingos *et al.* (1986); São Paulo: Araujo (1958) e dados inéditos do autor; Vilhena e Paracatu: dados inéditos do autor.

	Vilhena	Roncador	Manso	Brasília	Paracatu	Sete Lagoas	São Paulo
KALOTERMITIDAE							
<i>Glyptotermes</i> sp.	X		X	X			
<i>Neotermes magnoculus</i>		X					
<i>Neotermes zancus</i>				X			
RHINOTERMITIDAE							
<i>Coptotermes testaceus</i>	X	X	X	X	X		
<i>Dolichorhinotermes longilabius</i> *	X						
<i>Heterotermes longiceps</i>		X	X	X	X	X	X
<i>Heterotermes sulcatus</i>		X					
<i>Heterotermes tenuis</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Rhinotermes marginalis</i> *	X						
SERRITERMITIDAE							
<i>Serritermes serrifer</i> (1)	X	X	X	X	X		
TERMITIDAE: APICOTERMITINAE							
<i>Anoplotermes turricola</i>		X					
<i>Anoplotermes</i> spp.	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aparatermes</i> spp.	X	? (2)	X	X	X	?	
<i>Grigiotermes bequaerti</i>				X	X		X
<i>Grigiotermes metoecus</i>		X	X	X	X		
<i>Ruptitermes reconditus</i>	X	X	X	X	X		X
<i>Ruptitermes xanthochiton</i>		X					
<i>Tetimatermes</i> sp.				X	X		X
TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE							
<i>Agnathotermes glaber</i>		X					
<i>Angularitermes clypeatus</i>		X		X			
<i>Angularitermes orestes</i>				X	X	X	
<i>Angularitermes pinocchio</i>							
<i>Armitermes cerradoensis</i>		X		X			
<i>Armitermes euamignathus</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Armitermes lanei</i>			X				X
<i>Armitermes peruanus</i>		X					
<i>Armitermes projectidens</i>	X	X					
<i>Armitermes teevani</i> *	X						
<i>Atlantitermes raripilus</i>	X			X	X		
<i>Atlantitermes snyderi</i>	X		X				
<i>Atlantitermes stercophilus</i>			X	X	X		
<i>Atlantitermes</i> sp.	X		X				
<i>Coatitermes clevelandi</i>		X					
<i>Coatitermes kartaboensis</i>	X		X				
<i>Constrictotermes cyphergaster</i>		X	X	X	X	X	
<i>Constrictotermes rupestris</i>							
<i>Convexitermes convexifrons</i>			X	X			
<i>Convexitermes nigricornis</i>	X						
<i>Cornitermes bequaerti</i>	X	X	X	X	X		X
<i>Cornitermes cumulans</i>			X	X	X		X
<i>Cornitermes silvestrii</i>	X	X	X	X			
<i>Cornitermes villosus</i>					X		
<i>Cortitermes silvestrii</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Curvitermes minor</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Curvitermes odontognathus</i>	X	X	X			X	
<i>Cyranotermes timuassu</i>		X			X	X	

Tabela 1 (continuação)

	Vilhena	Roncador	Manso	Brasília	Paracatu	Sete Lagoas	São Paulo
<i>Cyrrillitermes cupim</i>				X	X	X	
<i>Cyrrillitermes strictinasus</i>	X	X					
<i>Diversitermes diversimiles</i>			X	X	X	X	X
<i>Embiratermes festivellus</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Embiratermes heterotypus</i>				X	X	X	X
<i>Embiratermes silvestrii</i>			X	X			
<i>Labiatermes brevilabius</i>				X	X	X	X
<i>Labiatermes labralis*</i>	X						
<i>Labiatermes leptothrix</i>		X	X				
<i>Labiatermes longilabius</i>			X				
<i>Labiatermes sp.</i>							
<i>Nasutitermes bivalens</i>							
<i>Nasutitermes bolivari</i>		X	X				
<i>Nasutitermes coxipoensis</i>	X	X		X	X		X
<i>Nasutitermes gaigei</i>	X						
<i>Nasutitermes guyanae*</i>	X						
<i>Nasutitermes kemneri</i>	X	X	X	X	X		
<i>Nasutitermes macrocephalus</i>	X	X	X				
<i>Nasutitermes major</i>	X		X				
<i>Nasutitermes peruanus</i>	X						
<i>Nasutitermes surinamensis*</i>							
<i>Nasutitermes wheeleri</i>	X	X					
<i>Nasutitermes spp.</i>	X		X	X	X	X	
<i>Noirotermes noiroti</i>							
<i>Paracornitermes emersoni</i>			X	X		X	X
<i>Paracornitermes hirsutus</i>							
<i>Paracornitermes laticephalus</i>			X	X	X		
<i>Paracornitermes orthocephalus</i>	X	X	X				
<i>Parvitermes bacchanalis</i>		X	X		X		
<i>Parvitermes sp.</i>						X	
<i>Procornitermes araujo</i>				X	X	X	X
<i>Procornitermes triacifer</i>			X	X			X
<i>Rhynchotermes diphyes</i>		X	X				X
<i>Rhynchotermes guarany</i>							
<i>Rhynchotermes nasutissimus</i>		X	X	X	X	X	X
<i>Rhynchotermes nyctobius</i>		X		X			
<i>Rhynchotermes piauy</i>							
<i>Rotunditermes bragantinus</i>	X						
<i>Subulitermes microsoma</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Subulitermes sp.</i>					X		
<i>Syntermes barbatus</i>				X			
<i>Syntermes grandis</i>	X	X		X	X		X
<i>Syntermes insidians</i>			X				X
<i>Syntermes magnoculus</i>							
<i>Syntermes molestus</i>	X			X	X		
<i>Syntermes nanus</i>	X	X	X	X			X
<i>Syntermes obtusus</i>							
<i>Syntermes praecellens</i>				X			X
<i>Syntermes wheeleri</i>				X		X	X
<i>Triangularitermes triangulariceps*</i>	X			X			
<i>Velocitermes glabrinotus</i>	X	X	X				
<i>Cyrrillitermes cupim</i>				X	X	X	
<i>Cyrrillitermes strictinasus</i>	X	X					
<i>Diversitermes diversimiles</i>			X	X	X	X	X
<i>Embiratermes festivellus</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Embiratermes heterotypus</i>				X	X	X	X
<i>Embiratermes silvestrii</i>			X	X			
<i>Labiatermes brevilabius</i>				✓	✓	✓	✓

Tabela 1 (continuação)

	Vilhena	Roncador	Manso	Brasília	Paracatu	Sete Lagoas	São Paulo
TERMITIDAE: TERMITINAE							
<i>Amitermes amifer</i>							
<i>Amitermes</i> sp.							
<i>Cavitermes parvae</i>		X		X	X		
<i>Crepititermes verruculosus</i>	X	X	X	X	X		
<i>Cylindrotermes brevipilosus</i>	X		X	X	X		
<i>Cylindrotermes nordenskiöldi</i>			X				X
<i>Dentispicoterme globicephalus</i>			X		X		
<i>Dentispicoterme pantanalis</i>		X					
<i>Dentispicoterme</i> sp.				X		X	
<i>Dihoploterme inusitatus</i>				X	X	X	
<i>Dihoploterme</i> sp.							
<i>Genuoterme spinifer</i>		X	X				
<i>Inquiliniterme fur</i>		X		X	X		
<i>Inquiliniterme microcerus</i>		X		X	X		
<i>Microceroterme exiguus</i>		X		X			
<i>Microceroterme indistinctus</i>		X					
<i>Microceroterme strunckii</i>	X		X	X	X		
<i>Neocapriterme araguaia</i>				X			
<i>Neocapriterme opacus</i>		X	X	X	X	X	X
<i>Neocapriterme parvus</i>	X	X	X				
<i>Neocapriterme pumilis</i>				X			
<i>Neocapriterme</i> cf. <i>talpa</i>				X			
<i>Neocapriterme taracua</i> *	X						
<i>Orthognathoterme aduncus</i>		X		X	X		
<i>Orthognathoterme gibberorum</i>		X		X	X	X	
<i>Orthognathoterme heberi</i>						X	
<i>Planicapriterme planiceps</i> *	X						
<i>Spiniterme allognathus</i>	X	X					
<i>Spiniterme brevicornutus</i>							
<i>Spiniterme nigrostomus</i>	X	X	X	X	X		
<i>Spiniterme robustus</i>		X	X				
<i>Spiniterme trispinosus</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Termes ayri</i>			X				
<i>Termes bolivianus</i>	X	X	X	X	X		
<i>Termes nigrinus</i>							X
<i>Termes medioculatus</i> *		X					
Espécies (3)	60	66	64	70	64	47	30
Amostras (4)	300	250	320	600	400	450	?

* Espécies que ocorrem predominantemente em florestas e apenas ocasionalmente em cerrados.

(1) Espécies em negrito são aparentemente endêmicas do Cerrado e algumas Savanas Amazônicas.

(2) O gênero *Apariterme* foi descrito após a publicação das listas de Roncador e Sete Lagoas; anteriormente essas espécies eram incluídas em *Anoplotermes*.

(3) O número de espécies corresponde ao total registrado na localidade e pode incluir espécies indeterminadas não listadas nesta tabela. Esse número é maior do que o total de espécies marcadas com X.

(4) O número de amostras indicado é aproximado e serve como medida do esforço amostral.

A Figura 2 apresenta a composição taxonômica das faunas de cinco locais bem amostrados de cerrado. Fica evidente a grande dominância da subfamília Nasutitermitinae, que corresponde a mais da metade das espécies. Da lista toda, eles correspondem a cerca de 60%. Esse grupo é dominante também em termos

de abundância e quase todos os termiteiros epígeos e arborícolas em cerrado são construídos por Nasutitermitinae. Essa dominância é típica da fauna Neotropical, mas é um pouco mais acentuada no Cerrado. Por outro lado, a família Kalotermitidae é pouco representada, com apenas algumas poucas espécies registradas

ocasionalmente. Devido aos hábitos extremamente crípticos dos Kalotermitinae, que vivem em pequenas colônias em madeira dura, é certo que sua presença é subestimada. Por outro lado, eles não devem ser abundantes de fato no Cerrado, já que a quantidade de madeira disponível é muito menor que em florestas. A família Rhinotermitidae, apesar de representada por poucas espécies, contém algumas de ampla distribuição e extremamente abundantes, especialmente os *Heterotermes* spp.

Os cupins do Cerrado podem ser divididos em quatro grupos funcionais: xilófagos, humívoros, comedores de

folhas da serapilheira (*litter*) e intermediários (espécies que não se enquadram claramente em nenhum dos outros grupos). Não existe consenso sobre essa classificação e sobre quais espécies devem ser incluídas em cada grupo. A Figura 3 mostra a proporção dessas guildas alimentares nas faunas de cinco locais. Fica claro que o grupo mais diversificado é o dos humívoros. A proporção de espécies de humívoros provavelmente está subestimada devido a limitações taxonômicas, já que os Apicotermitinae são quase todos desse grupo. Uma revisão mais cuidadosa certamente aumentaria a proporção de humívoros ao revelar a diversidade real

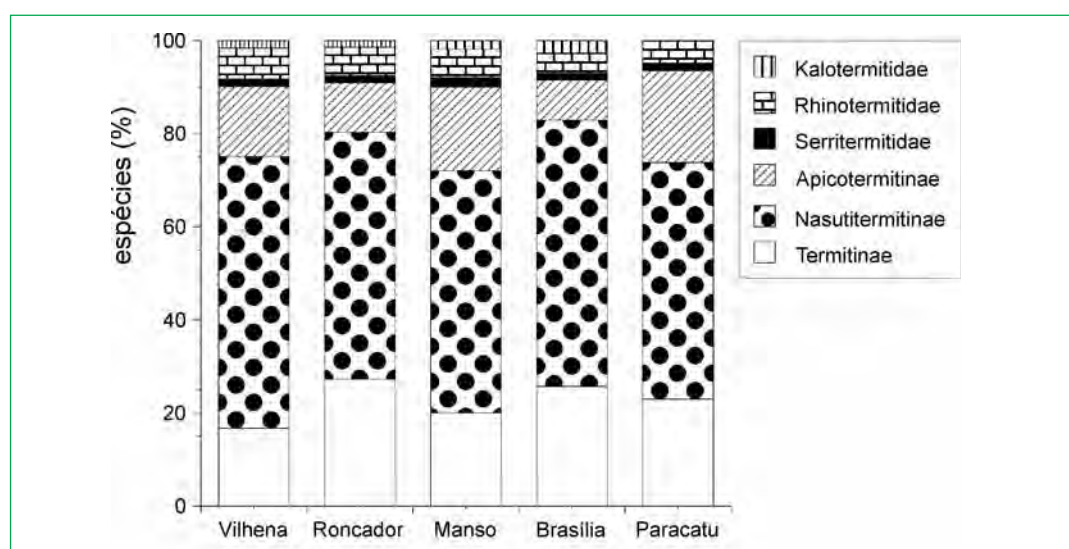


Figura 2
Composição taxonômica da fauna de cupins de cinco áreas de cerrado. Fontes: ver Tabela 1.

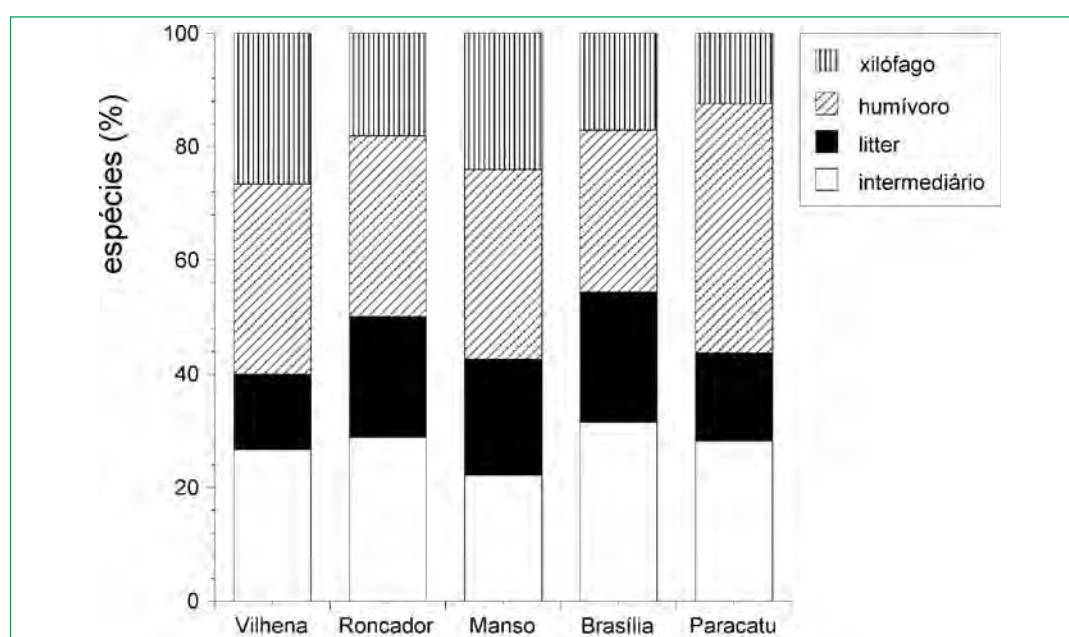


Figura 3
Composição de grupos funcionais na fauna de cupins de cinco áreas de cerrado. Fontes: ver Tabela 1.

de Apicotermitinae, como no estudo da fauna de Paracatu. Outra característica importante da fauna do Cerrado é a abundância e diversidade de comedores de folhas. Alguns desses forrageiam em grande número na superfície durante a noite, comendo ou recolhendo pedaços de folhas mortas. Todos os *Syntermes*, *Velocitermes*, *Rhynchotermes* e *Ruptitermes* estão incluídos nesse grupo. As principais diferenças da termitofauna de cerrado em relação à de florestas são: a) menor proporção de xilófagos; b) maior proporção de comedores de folhas da serapilheira.

Não existe nenhuma estimativa da biomassa de cupins no Cerrado. As dificuldades práticas são muito grandes, já que muitos deles vivem dentro de madeira dura ou em túneis difusos no solo. O fato de viverem em colônias mais ou menos discretas implica numa distribuição altamente agregada no ambiente, o que resulta em grande variância em qualquer tipo de amostragem. Além disso, a distribuição dos ninhos de várias espécies também é claramente agregada, com altas densidades em algumas áreas e baixa densidade ou ausência em outras. Ou seja, para cada espécie existe uma variação muito grande na abundância local, o que dificulta ainda mais qualquer estimativa de biomassa média nos cerrados. Não se sabe se isso se aplica também às espécies subterrâneas. De qualquer modo, é evidente que os cupins estão entre os animais mais abundantes no Cerrado e, provavelmente, alcançam biomassa maior que todos os vertebrados somados. As estimativas de densidade de termiteiros em cerrado *sensu stricto* estão entre 564.ha⁻¹ (Coles, 1980) e 972.ha⁻¹ (Domingos *et al.*, 1986) e o de colônias entre 1.296.ha⁻¹ (Coles, 1980) e 1.804.ha⁻¹ (Domingos *et al.*, 1986). Esses números são certamente subestimativas considerando-se a dificuldade em encontrar as colônias da

maioria das espécies. Com base nessas estimativas e supondo um pequeno peso médio (hipotético) de 10g por colônia, a biomassa total estaria em torno de 15kg.ha⁻¹. A biomassa real deve, portanto ser maior que isso. Como referência para comparação, as estimativas para florestas da Amazônia estão em torno de 20kg.ha⁻¹ (Martius, 1994).

Em termos de hábitos de nidificação, apenas cerca de 20% das espécies da Tabela 1 constroem ninho epígeo ou arborícola. O restante ocorre no solo, em madeira ou em ninhos de outras espécies. É extremamente comum a ocupação do mesmo termiteiro por várias espécies. Geralmente uma espécie constrói e outras, os chamados inquilinos, invadem gradativamente partes diferentes do ninho, modificando sua estrutura. As galerias são mantidas separadas e não existe interação direta entre diferentes espécies. Alguns casos de inquilinismo são bem específicos, como os *Inquilinitermes*, que vivem exclusivamente em ninhos de *Constrictotermes*. Os *Inquilinitermes* são humívoros e se alimentam do material fecal de *Constrictotermes*, acumulado na base do ninho. *Constrictotermes cyphergaster* é o único cupim arborícola comum no Cerrado. Seus ninhos são bem típicos e atingem alta densidade em algumas áreas. Os ninhos epígeos mais conspicuos são os de *Cornitermes*, que podem também atingir altas densidades, principalmente em áreas de vegetação mais aberta.

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA, ENDEMISMO E DIVERSIDADE

Devido às limitações dos dados disponíveis, é possível apenas reconhecer, tentativamente, padrões muito gerais. A definição melhor dos

padrões de distribuição geográfica, endemismo e diversidade depende de amostragem de áreas pouco conhecidas e, principalmente, de estudos taxonômicos. A diversidade local em áreas de cerrado está em torno de 40-60 espécies. Coles (1980) registrou 37 espécies em um quadrado de cerrado *sensu stricto* de 50 x 50m em Brasília, enquanto Domingos *et al.* (1986) encontraram 47 espécies num quadrado similar em Sete Lagoas, MG. A comparação dos dados dos estudos disponíveis é dificultada pela ausência de padronização de protocolos de amostragem. Aparentemente os cerrados de São Paulo apresentam diversidade mais baixa, o que é esperado devido à latitude e ao conseqüente clima mais frio, especialmente a ocorrência de geadas, que aparentemente restringe a distribuição de alguns gêneros e espécies.

A determinação de padrões de distribuição geográfica e endemismos esbarra tanto no problema de amostragem como da falta de estudos taxonômicos. Muitas espécies são ainda conhecidas apenas da localidade-tipo ou de algumas poucas localidades. Os padrões são mais claros para espécies que constroem ninhos conspícuos e com taxonomia revisada, como os *Cornitermes*, e totalmente obscuros em espécies altamente crípticas e com taxonomia menos estudada, como os Apicotermitinae e os Kalotermitidae. Das espécies listadas na Tabela 1, cerca de 50% são endêmicas do Cerrado, uma proporção bastante alta. A proporção de endemismo em aves no Cerrado, por exemplo, é muito mais baixa, em torno de 3%. A Figura 4 mostra dois padrões comuns de distribuição geográfica, estabelecidos com base em grupos melhor conhecidos. Algumas espécies,

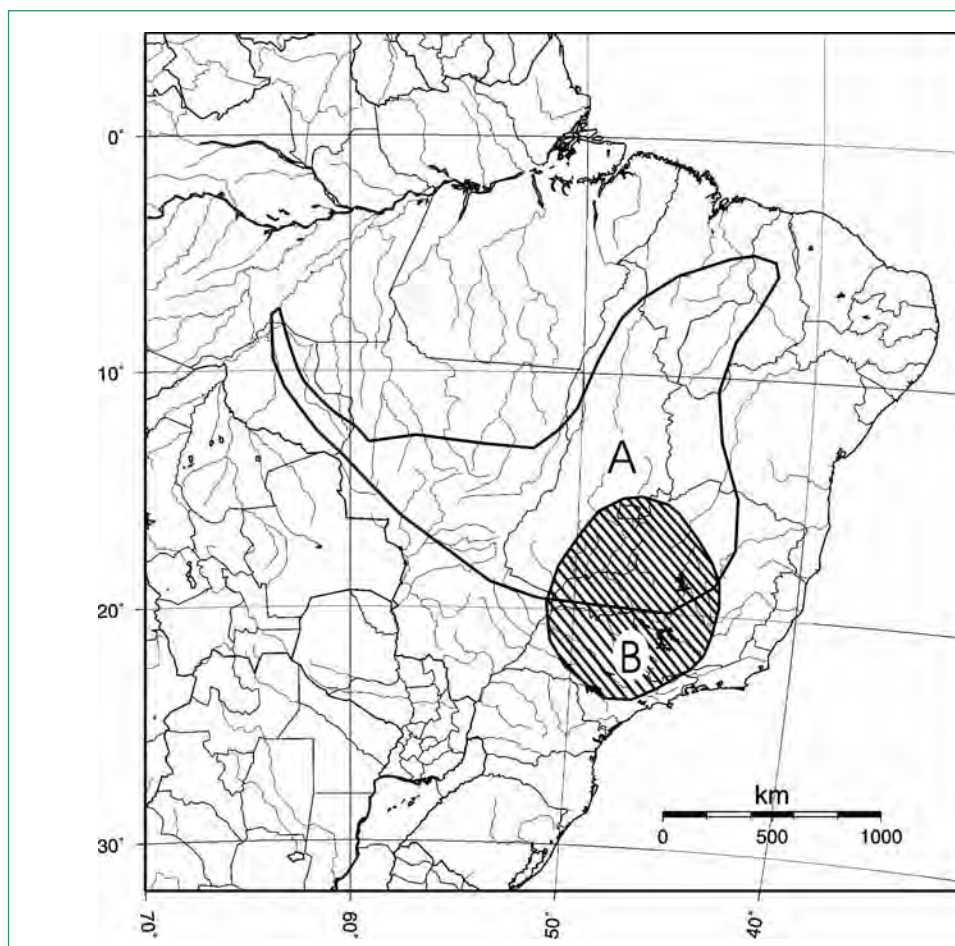


Figura 4
Dois padrões comuns de distribuição geográfica de espécies de cupins no Cerrado. Padrão A: *Serritermes serrifer*, *Cornitermes silvestrii*, *Cyranotermes timuassu*. Padrão B: *Labiotermes brevilabius*, *Procornitermes araujoi*, *Syntermes wheeleri*, *S. praecellens*, *Cornitermes villosus*, *Dihoplotermes inusitatus*. A distribuição é aproximada, podendo ser maior ou menor para algumas dessas espécies.

como *Serritermes serriker*, ocorrem em boa parte do Cerrado e em algumas savanas amazônicas (Figura 4, área A), mas têm um limite sul que corresponde aproximadamente à divisa entre Minas Gerais e São Paulo. Várias outras, como *Labiatermes brevilabius* e *Procornitermes araujoi*, ocorrem numa área menor (Figura 4, área B), de São Paulo a Goiás. É provável também que existam dois outros padrões comuns. O primeiro corresponderia à porção noroeste, incluindo parte de Goiás até Rondônia, onde ocorrem *Spinitermes allognathus* e *Spinitermes robustus*. O segundo seria a parte nordeste, em Tocantins, Maranhão, Piauí e Bahia. A fauna dessa última área é praticamente desconhecida, mas uma espécie nova, *Noirotitermes noiroti*, foi descoberta recentemente num cerrado do Piauí (Cancello & Myles, 2000).

As relações da termitofauna do Cerrado com a de outros biomas da América do Sul são ainda bastante obscuras. O maior problema é a falta de informações sobre os outros biomas de vegetação aberta, como a Caatinga, o Chaco e os Llanos da Venezuela. Acredita-se que durante o Pleistoceno todas essas áreas estiveram interligadas. Algumas espécies de cupins estão distribuídas por várias dessas áreas, como *Syntermes grandis*. É provável a ocorrência de formas vicariantes entre essas áreas, mas ainda não existe nenhum caso conhecido, possivelmente devido à falta de estudos taxonômicos. A fauna da Caatinga foi amostrada por Cancello (1996), que encontrou uma grande proporção de espécies não descritas. Os resultados detalhados do estudo desse material ainda não foram publicados e não é possível comparar essa fauna com a do Cerrado. Um estudo superficial de Martius *et al.* (1999) indica que a fauna da Caatinga é distinta da do Cerrado, com baixa densidade de ninhos

e composição taxonômica diferente. A fauna dos Llanos foi estudada muito superficialmente e sabe-se apenas que alguns gêneros comuns no Cerrado, como *Armitermes*, *Velocitermes* e *Nasutitermes*, também são abundantes lá, mas as espécies não foram identificadas (San Jose *et al.*, 1989). Não existe nenhum inventário da fauna do Chaco, apenas registros isolados de espécies. No entanto, os registros existentes correspondem a várias espécies comuns no Cerrado, o que sugere que existe alguma semelhança entre essas faunas.

As faunas dos vários tipos de mata da região do Cerrado são muito mal conhecidas. Os poucos dados do Distrito Federal e do Manso indicam que a fauna das matas de galeria é composta de elementos da Amazônia e da Mata Atlântica. Até o momento, a única espécie aparentemente endêmica de matas dessa região é *Angularitermes tiguassu*, conhecida apenas de uma mata de Goiânia. Como existem poucos inventários, é possível que exista uma fauna endêmica e desconhecida em algumas matas na região do Cerrado.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Devido à sua capacidade incomum de digerir celulose, os térmitas são um grupo funcional dominante no Cerrado, com grande impacto no fluxo de energia, ciclagem de nutrientes e formação do solo. Uma fauna extremamente diversa depende dos cupins para alimento ou abrigo. Por outro lado, a conversão de cerrados em agrossistemas freqüentemente leva a desequilíbrios que transformam algumas espécies de térmitas em pragas agrícolas. Vários estudos mostraram que os cupins são fortemente afetados pelas alterações

antrópicas (DeSouza & Brown, 1994; Eggleton *et al.*, 1996). O estudo de faunas locais e sua dinâmica é importante para o desenvolvimento de estratégias de manejo que garantam os serviços positivos executados pelos cupins, especialmente no solo, e ao mesmo tempo evitem problemas com o surgimento de pragas.

A determinação mais detalhada de padrões de distribuição geográfica e endemismo é essencial para os esforços de conservação da biota do Cerrado, e deve ser baseada numa amostragem balanceada de diversos grupos funcionais e taxonômicos. Os cupins estão entre os insetos mais bem estudados do Cerrado. Não porque a termitofauna do Cerrado seja bem conhecida, mas devido à ausência de informações sobre a maior parte da entomofauna. Os padrões observados na megafauna, especialmente aves e mamíferos, que apresentam baixo endemismo, claramente não se aplicam a outros elementos da biota do Cerrado.

Os cupins constituem um grupo adequado para estudos voltados à conservação devido aos seguintes fatores: 1) riqueza de espécies tratável, entre 150 a 200 espécies no bioma Cerrado; 2) taxonomia em situação muito melhor que a da maioria dos outros grupos de insetos; 3) alta proporção de endêmicos; 4) boa fidelidade de *habitat*; 5) grande abundância e papel importante no ecossistema; 6) facilidade de amostragem através de protocolos padronizados, independente de sazonalidade, já que as colônias têm longa duração (a maioria dos outros insetos apresenta forte sazonalidade); 7) são fortemente afetados pelas alterações antrópicas. Por outro lado, isso não significa que os padrões apresentados pelos cupins possam ser extrapolados para todos os “invertebrados”. Mas eles representam um grupo funcional importante devido à socialidade, com colônias de longa duração presentes no ambiente em altas densidades, e ao seu papel na cadeia detritívora.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo, R.L. 1958a. Contribuição à biogeografia dos térmitas de Minas Gerais, Brasil. *Arquivos do Instituto Biológico* 25:219-236.
- Araujo, R.L. 1958b. Contribuição à biogeografia dos térmitas de São Paulo, Brasil. *Arquivos do Instituto Biológico* 25:185-217.
- Araujo, R.L. 1977. *Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 92 pp.
- Brandão, D. 1991. Relações espaciais de duas espécies de *Syntermes* (Isoptera, Termitidae) nos cerrados da região de Brasília, DF, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 35(4):745-754.
- Brandão, D. & R.F. Souza. 1998. Effects of deforestation and implantation of pastures on the termite fauna in the Brazilian “Cerrado” region. *Tropical Ecology*. 39(2):175-178.
- Cancello, E.M. 1996. Termite diversity and richness in Brazil: an Overview. In C.E.M. Bicudo & N.A. Menezes (Eds.). *Biodiversity in Brazil: A first approach*. p. 173-182. CNPq, São Paulo.
- Cancello, E.M. & T.G. Myles. 2000. *Noirotitermes noiroti* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae): a new genus and new species from northeastern Brazil. *Sociobiology* 36(3):531-546.
- Coles de Negret, H.R. & K. Redford. 1982. The biology of nine termite species (Isoptera: Termitidae) from the cerrado of Central Brazil. *Psyche* 89(1-2):81-106.

- Coles, H.R. 1980. *Defensive strategies in the ecology of neotropical termites*. Ph.D, University of Southampton, 243 pp.
- Constantino, R. 1998. Catalog of the living termites of the New World (Insecta: Isoptera). *Arquivos de Zoologia* 35(2):135-231.
- & T. Schlemmermeyer. 2000. Cupins (Insecta: Isoptera). In C.J.R. Alho (Eds.). *Fauna silvestre da região do rio Manso - MT*. p. 129-151. IBAMA / ELETRONORTE, Brasília.
- DeSouza, O.F.F. & V.K. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10:197-206.
- Domingos, D.J. 1985. Densidade e distribuição espacial de ninhos de duas espécies de Armitermes (Isoptera, Termitidae) em cinco formações vegetais do Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 45(3):233-240.
- , T.M.C.M. Cavenaghi, T.A. Gontijo, M. Drumond & R.C.F. Carvalho. 1986. Composição de espécies, densidade e aspectos biológicos da fauna de térmitas de cerrado em Sete Lagoas - MG. *Ciência e Cultura* 38(1):199-207.
- & T.A. Gontijo. 1996. Multi-occupation of termite mounds in cerrado vegetation in south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 56(4):717-723.
- Eggleton, P., D.E. Bignell, W.A. Sands, N.A. Mawdsley, J.H. Lawton, T.G. Wood & N.C. Bignell. 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351:51-68.
- Godinho, A.L., L.V. Lins, T.A. Gontijo & D.J. Domingos. 1989. Aspectos da ecologia de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) em cerrado, Sete Lagoas, MG. *Revista Brasileira de Biologia* 49(3):703-708.
- Gontijo, T.A. & D.J. Domingos. 1991. Guild distribution of some termites from cerrado vegetation in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:523-529.
- Lacher, T.E., I. Egler, C.J.R. Alho & M.A. Mares. 1986. Termite community composition and mound characteristics in two grassland formations in Central Brazil. *Biotropica* 18(4):356-359.
- Lawton, J. 1997. The role of species in ecosystems: aspects of ecological complexity and biological diversity. In T. Abe, S.A. Levin & M. Higashi (Eds.). *Biodiversity: An Ecological Perspective*. p. 325-228. Springer, New York.
- Martius, C. 1994. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. *Pedobiologia* 38:407-428.
- , W.A.F. Tabosa & A.G. Bandeira. 1999. Richness of termite genera in a semi-arid region (sertão) in NE Brazil (Isoptera). *Sociobiology* 33(3):357-365.
- Mathews, A.G.A. 1977. *Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 267 pp.
- Redford, K. 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica* 16(2):112-119.
- San Jose, J.J., R. Montes, P.A. Stansly & B.L. Bentley. 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building nasute termites in Trachypogon savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21(3):353-359.
- Silvestri, F. 1903. Contribuzione alla conoscenza dei Termiti e Termitofili dell'America Meridionale. *Redia* 1:1-234.
- Wood, T.G. & W.A. Sands. 1978. The role of termites in ecosystems. In M.V. Brian (Eds.). *Production ecology of ants and termites*. p. 245-292. Cambridge University Press, Cambridge