

# 5 A PALEOECOLOGIA E A ATUAL BIODIVERSIDADE DA MATA ATLÂNTICA DE LINHARES: ESTUDOS INTERDISCIPLINARES NO HOLOCENO

Antonio Álvaro Buso Jr., Luiz Carlos Ruiz Pessenda, Marcelo Cancela Lisboa Cohen, Paulo Cesar Fonseca Giannini, Jolimar Antonio Schiavo, Dilce de Fátima Rossetti, Geovane Souza Siqueira, Flávio de Lima Lorente, Mariah Izar Francisquini, Paulo Eduardo De Oliveira, Márcia Regina Calegari, Marlon Carlos França, José Albertino Bendassolli, Cecília Volkmer-Ribeiro, Sonia Maria de Oliveira, Fernanda Costa Gonçalves Rodrigues, Milene Fornari, Carolina Nogueira Mafra, Mauro Parolin, Kita Macario & Alexander Cherkinsky

## INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica é o segundo maior bioma florestal do Brasil (IBGE, 2004). Sua distribuição geográfica é coincidente com a delimitação das florestas atlânticas *sensu lato* apresentada por Oliveira-Filho & Fontes (2000). Segundo esses autores, pelo fato de se distribuírem por uma vasta área (originalmente mais de 1 milhão de km<sup>2</sup>), as florestas atlânticas brasileiras localizam-se em regiões com distintas características geográficas e climáticas. Além de ocorrerem em um gradiente de latitude entre seus extremos norte e sul (de 6 a 30°S), ocorrem também desde áreas litorâneas, até áreas localizadas a cerca de 700 km no interior do continente e a diferentes altitudes (desde o nível do mar até cerca de 2.000 m de altitude). Isso resulta em uma variedade de pressões climáticas relacionadas à precipitação e temperatura e diferenças florísticas entre as regiões (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Além da alta biodiversidade, a Mata Atlântica apresenta também alto endemismo, sendo que das cerca de 20 mil espécies de plantas vasculares, por volta de 8 mil estão restritas a esse bioma (Conservation International Do Brasil, 2000;

Morellato & Haddad, 2000).

Entretanto, a alta biodiversidade da Mata Atlântica não é explicada somente como produto das condições ambientais atuais. As histórias de evolução e extinção locais (Prance, 1982; Macdonald, 2003) e fatores estocásticos, como por exemplo, a oportunidade de colonização de um local por determinadas espécies (Ricklefs, 2003), também podem ser explicativos de sua atual biodiversidade.

Estudos paleoecológicos baseados em palinologia e isótopos de carbono da matéria-orgânica dos solos muito contribuíram para uma melhor compreensão das mudanças de vegetação do bioma Mata Atlântica no sul e sudeste do Brasil desde o Pleistoceno tardio (aproximadamente 50 mil anos antes do presente – anos AP), permitindo inferências sobre as flutuações climáticas durante esse período (Figura 1). Para o Último Máximo Glacial (UMG – há cerca de 20 mil anos AP) e o Holoceno inferior e médio (aproximadamente de 11 a 6 mil anos AP) a maioria dos trabalhos revelou a retração das florestas e a expansão da vegetação de savana nas regiões mais ao centro e ao oeste da Mata Atlântica e de campos de altitude nas

regiões ao sul do bioma, o que levou a inferências sobre paleoclimas menos úmidos e/ou mais frios que o atual (Behling, 1997 a, b; 2003; Behling & Lichte, 1997; Behling *et al.*, 2002; 2004; Gouveia *et al.*, 2002; Garcia *et al.*, 2004; Pessenda *et al.*, 2004; Saia *et al.*, 2008; Ledru *et al.*, 2009). Alguns estudos, contudo, não encontraram sinais de retração florestal durante o UMG (Pessenda *et al.*, 2009) ou durante o Holoceno (Behling & Negrelle, 2001), inferindo clima úmido para esses períodos. Por fim, a maioria dos estudos paleoecológicos mostra a expansão da vegetação florestal ao longo do Holoceno superior (aproximadamente os últimos 4 mil anos), inferindo uma mudança gradual para climas mais úmidos e similares ao atual.

O estudo aqui apresentado procura contribuir para o melhor conhecimento dos fatores pretéritos que influenciaram os atuais padrões de biodiversidade da Mata Atlântica da região nordeste do estado do Espírito Santo, por meio de um enfoque paleoecológico. A abordagem interdisciplinar utilizada procurou combinar diferentes técnicas para desvendar os padrões e processos ecológicos relacionados à dinâmica da vegetação regional ao longo do Holoceno (últimos 11 mil anos). Entre as questões abordadas estão as flutuações do paleoclima e suas influências na dinâmica da vegetação, a teoria dos refúgios florestais e a interação entre os biomas Mata Atlântica e Amazônia no passado.

### Abordagem interdisciplinar

A interpretação paleoambiental é favorecida quando diferentes ferramentas são utilizadas em conjunto, pois os resultados obtidos se complementam. Dessa forma, o presente trabalho baseia-se em uma abordagem interdisciplinar com o emprego das ferramentas analíticas descritas a seguir de modo resumido.

### Datação $^{14}\text{C}$

O isótopo radioativo  $^{14}\text{C}$  (meia-vida de  $5.730 \pm 30$  anos) é formado naturalmente na alta atmosfera. Uma vez formado na atmosfera o  $^{14}\text{C}$  é convertido em  $\text{CO}_2$  e entra no ciclo global do carbono, juntamente com os isótopos estáveis  $^{12}\text{C}$  e  $^{13}\text{C}$ . Nesse ciclo, o carbono é incorporado aos organismos vivos pela fotossíntese e pela cadeia alimentar. Enquanto a planta ou o animal vivem,

continuamente incorporam os diferentes isótopos de carbono aos seus tecidos, mantendo constante a sua relação  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ . Todavia, com a morte do organismo cessa a incorporação de carbono. A partir desse momento somente a desintegração radioativa ocorrerá, o que resulta, ao longo do tempo, na redução do conteúdo de  $^{14}\text{C}$  na matéria-orgânica restante.

O método de datação por  $^{14}\text{C}$  fundamenta-se na mensuração da quantidade do isótopo radioativo restante na amostra. A partir dessa mensuração é possível calcular o tempo decorrido desde a morte do organismo. Por apresentar meia-vida relativamente curta, o  $^{14}\text{C}$  permite a datação de amostras de até cerca de 57 mil anos (Libby *et al.*, 1949).

A medição da quantidade de  $^{14}\text{C}$  em uma amostra pode ser realizada pela mensuração da radioatividade emitida pelos átomos restantes, como, por exemplo, na cintilação líquida (Pessenda & Camargo, 1991). Nessa técnica, quanto menor a radioatividade detectada, menor a quantidade de  $^{14}\text{C}$ . Mais recentemente, a datação  $^{14}\text{C}$  passou também a ser realizada pela técnica de *accelerator mass spectrometry* (AMS). Essa técnica se baseia na contagem dos átomos de  $^{14}\text{C}$  presentes na amostra. Em comparação com a técnica de cintilação líquida, a técnica de AMS permite a datação de amostras um pouco mais antigas, menores e com menor margem de erro.

Em meados do século XX, os cientistas verificaram que nem sempre as idades obtidas pela datação  $^{14}\text{C}$  correspondiam às idades reais conhecidas de algumas amostras. Esses desvios foram atribuídos a alterações na relação  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  do  $\text{CO}_2$  da atmosfera do passado, causadas por perturbações no fluxo de raios cósmicos para a atmosfera terrestre. Com essa descoberta foram iniciados os trabalhos de calibração da idade  $^{14}\text{C}$  com os anos de calendário (Stuiver *et al.*, 1998). Uma das fontes de comparação das idades  $^{14}\text{C}$  com os anos de calendário são os anéis de crescimento de árvores, estudados pela dendrocronologia. As idades não calibradas  $^{14}\text{C}$  são expressas pela unidade anos antes do presente (anos AP), enquanto que as respectivas idades calibradas são expressas pela unidade anos calendário antes do presente (anos cal. AP).

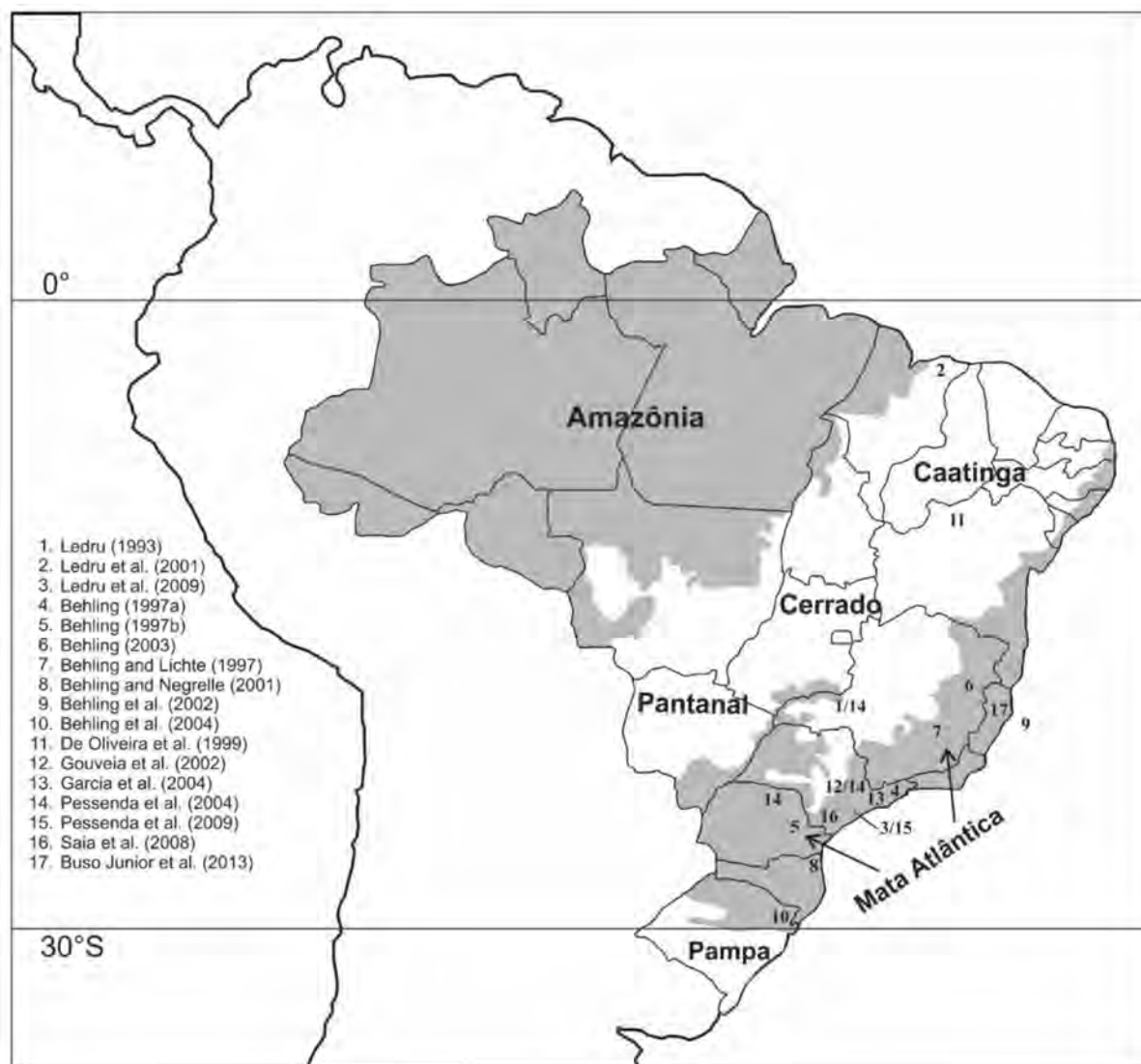
A partir dos anos de 1950 e 1960, os testes nucleares realizados pelos Estados Unidos e pela União Soviética causaram o aumento da concentração de  $^{14}\text{C}$  na atmosfera. Em janeiro de 1963, a concentração de  $^{14}\text{C}$  atmosférico havia dobrado em relação ao período anterior aos testes nucleares. Como consequência da alteração na relação  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  causada pelo  $^{14}\text{C}$  de origem antrópica, as idades obtidas pela datação  $^{14}\text{C}$  consideram o ano de 1950 como o presente (Godwin, 1962).

### Análises de carbono e nitrogênio

O uso das composições elementar e isotópica do carbono e do nitrogênio em estudos paleoecológicos se baseia na determinação da origem da matéria-

orgânica preservada em sedimentos e no perfil dos solos, a qual pode ser originária de diversas fontes, conforme ilustrado na Tabela 1.

O emprego das análises isotópicas e elementares de carbono e nitrogênio em estudos paleoambientais tem permitido a reconstituição da dinâmica da vegetação, sobretudo do ecótono floresta-campo, com base nos distintos sinais isotópicos da matéria-orgânica originada de plantas de diferentes ciclos fotossintéticos (C3 e C4), com as respectivas inferências paleoclimáticas (Boutton, 1991; Pessenda *et al.*, 2004; 2009). As diferenças fisiológicas existentes entre as plantas C3 e C4 possuem implicações ecológicas, na medida em que constituem adaptações a condições ambientais distintas, sendo as plantas de ciclo C4



**Figura 1:** Distribuição dos biomas Amazônia e Mata Atlântica e localização dos estudos paleoecológicos mencionados no texto.

**Tabela 1:** Características elementares e isotópicas das diferentes fontes de matéria orgânica.

Fonte da matéria-orgânica	C/N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Plantas vasculares C3	$\geq 20$	entre -33‰ e -22‰	$\approx +1\%$
Plantas vasculares C4	$\geq 20$	entre -17‰ e -9‰	$\approx +1\%$
Fitoplâncton de água-doce	entre 4 e 10	entre -33‰ e -22‰	$\approx +8\%$
Fitoplâncton marinho	entre 4 e 10	$\approx -21\%$	$\approx +8\%$

Fonte: Rau *et al.* (1989); Boutton (1991); Meyers (2003); Wilson *et al.* (2005).

(principalmente espécies das famílias Poaceae e Cyperaceae) normalmente mais adaptadas a ambientes mais quentes e menos úmidos.

### Análises palinológicas

O registro palinológico pode fornecer a história da dinâmica da vegetação de um determinado local por meio da identificação e contagem dos grãos de pólen e esporos preservados em sedimentos. Dessa forma, a palinologia permite a inferência das mudanças climáticas da região durante o período analisado, pois o clima é um dos importantes fatores determinantes da distribuição da vegetação (von Post, 1946; Colinvaux *et al.*, 1999). A informação obtida com base no registro palinológico é tanto mais aprofundada quanto maior for o conhecimento sobre a ecologia e a distribuição geográfica das espécies presentes nesse registro e o estudo da precipitação polínica moderna permite a caracterização do conjunto de grãos de pólen e esporos produzidos e depositados por ecossistemas terrestres atuais, tornando mais aprofundada a interpretação do registro da sucessão da vegetação no passado.

## MATERIAL E MÉTODOS

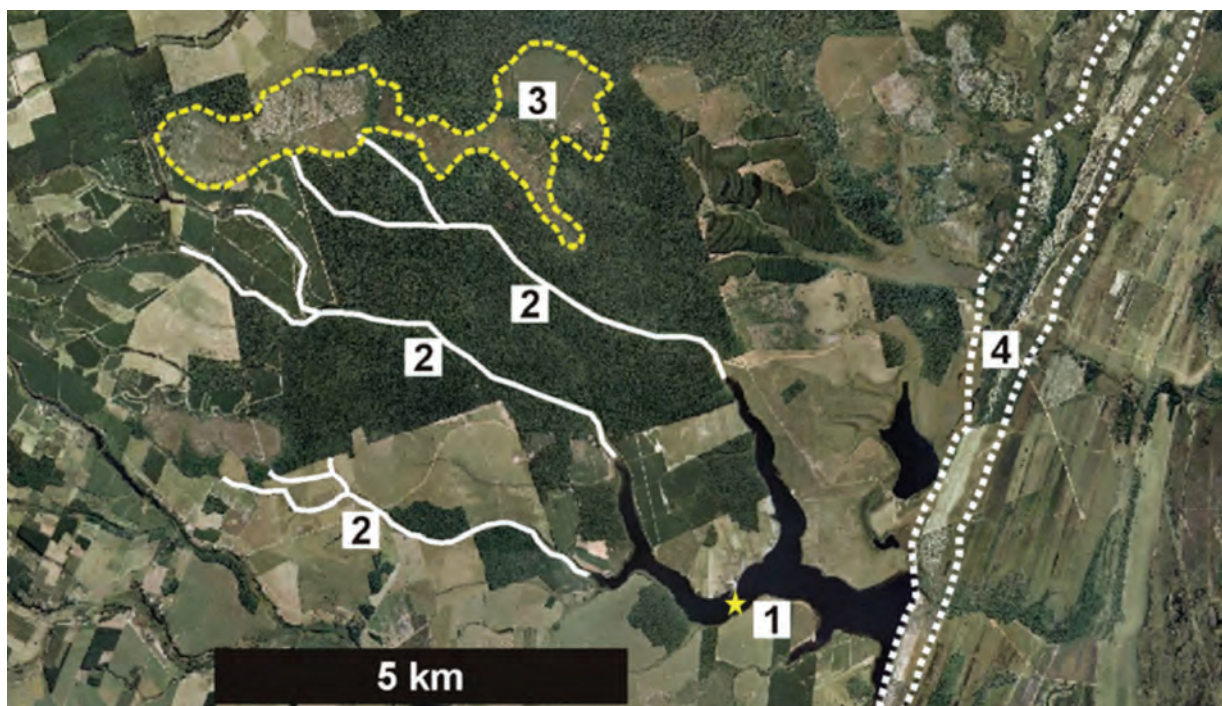
### Local de estudo e coletas realizadas

De acordo com IBGE (1987), a cobertura vegetal natural da região nordeste do estado do Espírito Santo é representada, principalmente, pela Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (Floresta de Tabuleiros), mas outros tipos de vegetação natural também estão presentes na área da Reserva Natural Vale e em suas proximidades, tais como as Formações Pioneiras com influência

marinha (vegetação de restinga), fluvio-marinha (manguezais) e fluvial (matas aluviais e brejos). Além dessas, intercaladas na Floresta de Tabuleiros ocorrem formações vegetais distintas da matriz florestal dominante: as comunidades vegetais de muçununga, as quais ocorrem sobre manchas de Espodossolo e apresentam fisionomias desde campestres até florestais (Meira Neto *et al.*, 2005). As comunidades de muçununga com fisionomia campestre são algumas vezes denominadas por “campos nativos”, tal como em Peixoto & Gentry (1990). Estudos realizados por Saporetto-Júnior *et al.* (2012) mostraram que a composição florística e a estrutura das diferentes comunidades de muçununga se relacionam às características do solo, tais como o tamanho dos grãos de areia e a profundidade do horizonte B espódico, pois tais características determinam maior ou menor grau de algamento durante períodos chuvosos e maior ou menor estresse hídrico na estação seca.

O material analisado foi um testemunho sedimentar coletado na Lagoa Canto Grande (Figura 2), a qual é formada por drenagens que se originam em áreas localizadas no extremo sul da Reserva Natural Vale. A vegetação do entorno da lagoa apresenta-se bastante alterada pela ação humana, sendo que somente pequenos trechos a noroeste apresentam cobertura de vegetação natural, constituída principalmente por Floresta de Tabuleiros e muçunungas herbáceas. A lagoa apresenta profundidade máxima de cerca de cinco metros e faz limite com cordões litorâneos de origem pleistocênica a leste (IBGE, 1987).

Para a coleta do sedimento da Lagoa Canto Grande foi utilizado amostrador de pistão (Livingstone, 1955) montado sobre plataforma flutuante (Colinvaux *et al.*, 1999). No laboratório,



**Figura 2:** Lagoa Canto Grande: vista aérea, mostrando a lagoa (1), algumas drenagens que alimentam a lagoa (2), o Nativo da Gávea, área de vegetação de muçununga herbácea (3), e os cordões litorâneos pleistocênicos (4). A estrela marca o local de coleta do testemunho sedimentar (19° 16'01,4"S; 39° 56'41,9"W).

os tubos coletores com o testemunho sedimentar em seu interior foram abertos longitudinalmente em duas metades para a retirada das subamostras a cada dois centímetros.

### Datação $^{14}\text{C}$

O procedimento adotado nos pré-tratamentos físico e químico das amostras de sedimento lacustre (Tabela 2) consistiu na remoção manual de macrofragmentos contaminantes seguido de hidrólise ácida (HCl 4%, temperatura de 60 °C, durante 4 horas), conforme Pessenda *et al.* (2008).

As amostras foram submetidas à combustão a 600 °C na linha de síntese de benzeno do Laboratório  $^{14}\text{C}$  do CENA/USP para obtenção do  $\text{CO}_2$ , o qual foi encapsulado a vácuo e encaminhado para datação AMS na Universidade da Geórgia, Estados Unidos ou para o Laboratório AMS da Universidade Federal Fluminense. Os resultados obtidos (em anos AP) foram calibrados de acordo com Hogg *et al.* (2013) e são expressos em anos cal. AP, em intervalos com erro de  $2\sigma$ .

As idades calibradas das amostras foram utilizadas para a construção de uma cronologia no software Tilia, versão 1.7.16 (Grimm, 1992),

com base em interpolação linear. Essa cronologia foi utilizada para a interpolação e extrapolação das idades de amostras não datadas.

### Análises de carbono e nitrogênio

Os resultados das análises isotópicas de carbono e de nitrogênio são expressos pela unidade relativa "δ", determinada em relação aos padrões internacionais VPDB e ar atmosférico, conforme mostrado nas equações 1 e 2:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \frac{R_{\text{amostra}} - R_{\text{VPDB}}}{R_{\text{VPDB}}} \times 1000 \quad (1)$$

Onde  $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  para a razão isotópica do carbono.

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \frac{R_{\text{amostra}} - R_{\text{ar}}}{R_{\text{ar}}} \times 1000 \quad (2)$$

Onde  $R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  para a razão isotópica do nitrogênio.

As análises elementares envolvem a mensuração do carbono orgânico total (COT) e do nitrogênio total (N total), expressos em porcentagem do peso seco da amostra. Através desses valores foram

também calculados valores de C/N para amostras de sedimento. As análises foram realizadas no Laboratório de Isótopos Estáveis do CENA-USP, em espectrômetro de massas ANCA GSL, com uma precisão de 0,1% e 0,02%, respectivamente.

O procedimento adotado no pré-tratamento das amostras utilizadas para análises isotópicas e elementares é baseado em métodos descritos em Pessenda *et al.* (1996). O testemunho sedimentar foi submetido às análises de C e N a cada dois centímetros. Das amostras de sedimento foram retirados raízes e outros fragmentos vegetais contaminantes. Em seguida, as amostras foram secas em estufa a cerca de 50 °C. Foram utilizadas massas entre 3 e 21 mg para análise de carbono, e entre 21 e 69 mg para análise de nitrogênio.

### Palinologia

O tratamento polínico utilizou um centímetro cúbico de cada subamostra sedimentar e foi baseado no método apresentado por Colinvaux *et al.* (1999), com adição de pastilhas de *Lycopodium* exótico (Benninghoff, 1962), dissolução de sílica com HF, remoção de matéria-orgânica com KOH 5% e acetólise. O resíduo final foi montado em lâminas de microscopia de luz com o uso de glicerina líquida como meio de montagem.

A contagem consistiu na leitura de pelo menos três lâminas para cada subamostra analisada, até a totalização de no mínimo 200 grãos de táxons arbóreos ou arbustivos. A soma de pólen inclui tipos

arbóreos/arbustivos, herbáceos e indeterminados e é a base para o cálculo das porcentagens. A identificação dos grãos de pólen e esporos foi realizada com base na coleção de referência do Laboratório <sup>14</sup>C do CENA/USP.

Os cálculos de porcentagem, concentração e taxa de acumulação polínica, bem como a construção dos diagramas, foram realizados com o uso do software Tilia, versão 1.7.16 (Grimm, 1992). Para análise de agrupamentos foi utilizado o software CONISS (Grimm, 1987). A interpretação dos dados palinológicos foi auxiliada pela caracterização da precipitação polínica moderna da área de estudo realizada por Buso Jr. (2015).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Datações <sup>14</sup>C

A Tabela 2 apresenta os resultados das datações realizadas no testemunho.

As idades obtidas para o testemunho sedimentar LCGB da Lagoa Canto Grande variaram de 9.586±72 anos AP (11.157–10.607 anos cal. AP) a 133 cm de profundidade, a 690±25 anos AP (660–559 anos cal. AP) a 3 cm de profundidade e não foram observadas inversões.

### Análise de C e N

Os resultados das análises de carbono e nitrogênio realizadas no testemunho LCGB são apresentados na Figura 3. Inicialmente esses resultados são

**Tabela 2:** Resultados das datações <sup>14</sup>C realizadas no testemunho LCGB da Lagoa Canto Grande

Amostra	Prof. (cm)	Código do Laboratório	Idade <sup>14</sup> C (anos AP)	Idade calibrada 2σ (anos cal. AP)	Média (anos cal. AP)
LCGB02-04	02-04	UGAMS15856	690±25	660-559	610
LCGB22-24	22-24	LACUFF140160	1841±43	1830-1595	1713
LCGB48-50	48-50	LACUFF140161	4804±149	5887-5044	5466
LCGB60-62	60-62	UGAMS15857	6140±30	7156-6859	7008
LCGB64-66	64-66	LACUFF140162	7768±56	8601-8405	8503
LCGB68-70	68-70	UGAMS15858	8120±35	9126-8779	8953
LCGB78-80	78-80	LACUFF140163	9105±67	10475-9930	10203
LCGB92-94	92-94	UGAMS15859	9200±40	10482-10230	10356
LCGB124-126	124-126	UGAMS15860	9490±40	11062-10562	10812
LCGB132-134	132-134	LACUFF140164	9586±72	11157-10607	10882

Fonte: UGAMS: Laboratório AMS da Universidade da Geórgia; LACUFF: Laboratório AMS da Universidade Federal Fluminense.

apresentados e discutidos somente com referência à profundidade. Posteriormente, quando da discussão conjunta com a palinologia, são feitas as referências com relação às idades calibradas.

Os valores de COT variaram entre 0,01 e 37,19%, com a maior parte do testemunho apresentando valores entre 0,58% e 10,94%, com um único intervalo, entre 79 e 65 cm, com valores consistentemente mais elevados (23,55-37,19%).

Os valores de Ntotal variaram entre 0,08 e 1,73%. De um modo geral, valores mais elevados são observados em dois intervalos: entre 135 e 105 cm (0,28-1,73%) e entre 79 e 65 cm (0,67-1,16%). As menores concentrações de nitrogênio total ocorrem entre 103 e 87 cm (0,08-0,34%). Há uma tendência geral de aumento das concentrações de nitrogênio a partir de 40 cm até o topo.

A composição isotópica de carbono variou entre -31,89 e -26,46‰. De um modo geral podem ser distinguidos dois intervalos: o primeiro, entre 135 e 63 cm, apresenta valores mais enriquecidos (de -27,51 a -29,00‰); o segundo intervalo, entre 61 cm e o topo, apresenta valores mais empobrecidos (de -29,71‰ a -31,89‰).

Os valores de C/N variaram de 0,34 a 333. Com exceção das amostras 135 cm, 93 cm e 51 cm, que apresentaram valores extremos (0,34, 333 e 0,03, respectivamente), as demais amostras podem ser agrupadas em dois intervalos com valores bastante distintos: de 135 a 105 cm os valores de C/N mostraram-se bastante baixos, variando de 2,16 a 4,46; o segundo intervalo, de 103 cm ao topo, apresenta C/N com valores mais elevados, de 17,37 a 54,67.

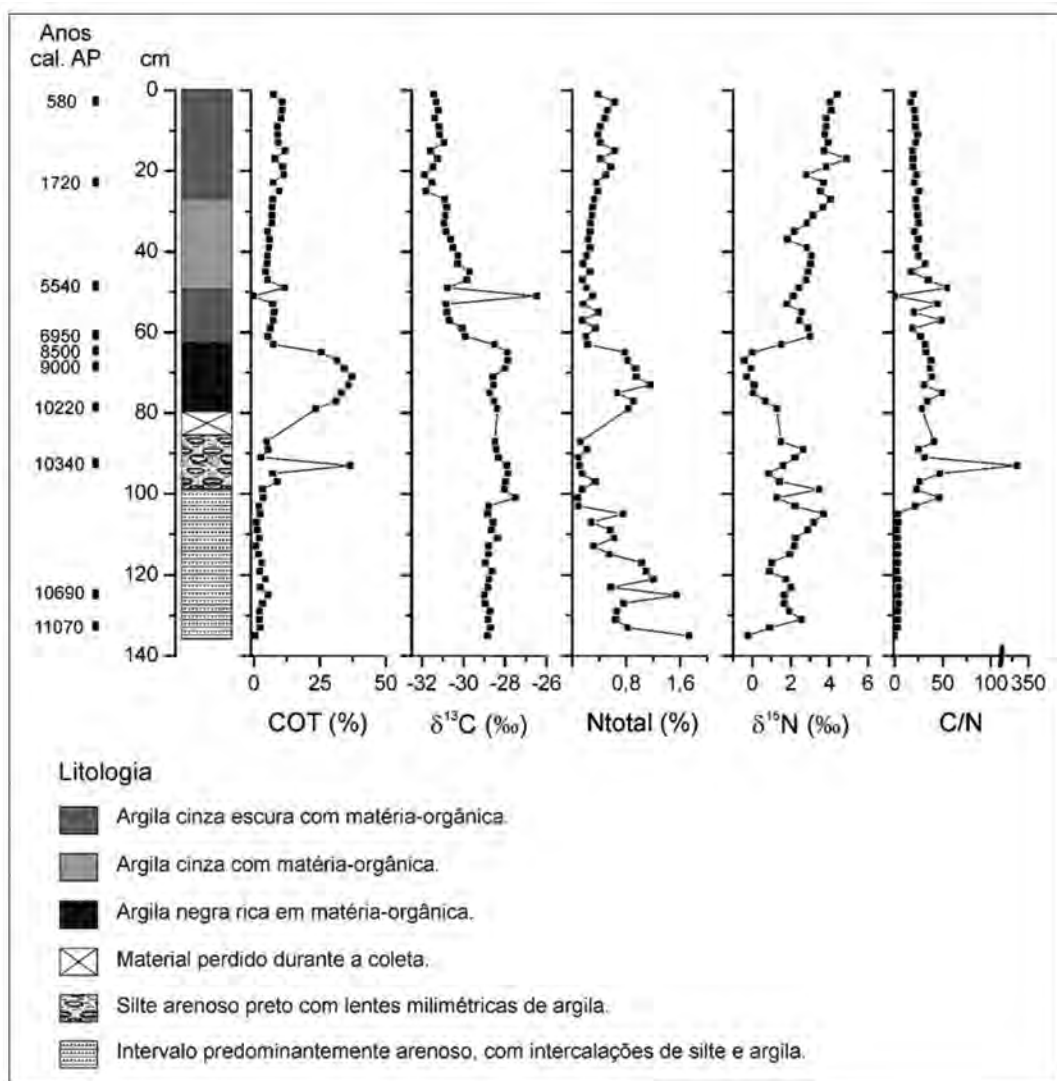


Figura 3: Análises isotópicas e elementares de C e N no testemunho LCGB.

Esses dois principais intervalos definidos com base nas diferenças de C/N podem ser relacionados a distintas fontes da matéria orgânica sedimentar, de acordo com Wilson *et al.* (2005). No intervalo de 135 a 105 cm, os baixos valores de C/N (2,16 a 4,46), juntamente com os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (-28,35‰ a -29,00‰), indicam aporte de carbono orgânico particulado (COP) de água-doce e matéria-orgânica originada de bactérias (Figura 4). O segundo intervalo, de 103 cm ao topo, com maiores valores de C/N (17,37 a 54,67) e valores mais empobrecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  (-27,51‰ a -31,89‰), indicam matéria-orgânica originada principalmente de plantas vasculares C3.

Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  variaram de -0,42‰ a +4,43‰ ao longo do testemunho. De 133 a 77 cm, o  $\delta^{15}\text{N}$  variou de +0,85‰ a +3,70‰, com algumas flutuações. De 77 a 65 cm, o  $\delta^{15}\text{N}$  apresentou valores mais empobrecidos, de -0,42‰ a +0,68‰. Por fim, a partir de 63 cm, o  $\delta^{15}\text{N}$  apresenta tendência de enriquecimento isotópico, com valores de +1,52‰

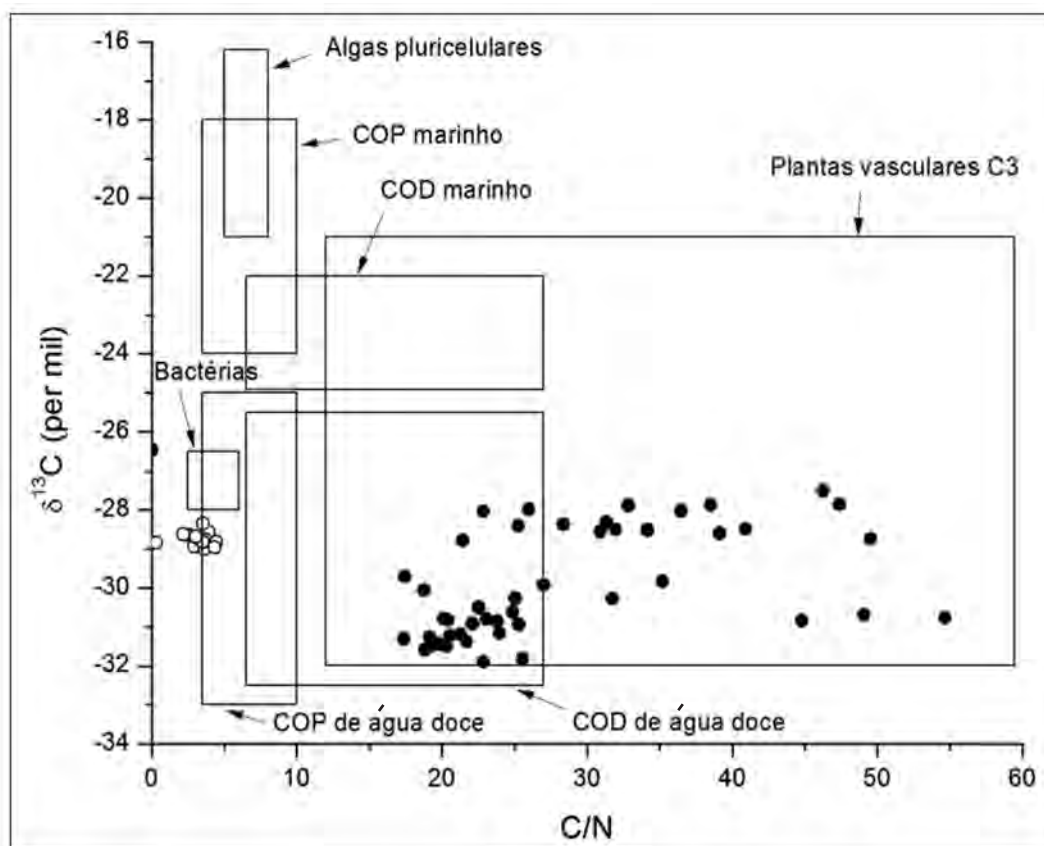
a + 4,43‰.

O  $\delta^{15}\text{N}$  permite um refinamento da interpretação dos dois intervalos discernidos com base nos valores de C/N. As amostras com valores mais enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  no intervalo de 135 a 80 cm podem indicar a mistura de COP originado de fitoplâncton de água doce (Tabela 1). Os valores mais empobrecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  entre 77 cm e 65 cm (-0,42 a +0,68‰), indicam que a matéria orgânica depositada apresenta maior participação relativa de plantas vasculares C3 do que aquela depositada entre 63 cm e o topo, onde a participação do carbono originado de fitoplâncton de água doce é maior.

### Palinologia

A Figura 5 apresenta o diagrama polínico de porcentagens do testemunho LCGB. A Figura 6 apresenta fotografias de grãos de pólen de alguns dos táxons mencionados ao longo do texto.

A análise palinológica do testemunho LCGB



**Figura 4:** C/N e  $\delta^{13}\text{C}$  das amostras do testemunho LCGB. Círculos claros indicam as amostras de 135 a 105 cm; círculos escuros indicam as amostras de 103 a 1 cm. Os intervalos representativos das diferentes fontes de matéria-orgânica são baseados em Wilson *et al.* (2005). A amostra 93 cm (C/N = 333) não é apresentada no gráfico. COP (carbono orgânico particulado); COD (carbono orgânico dissolvido).



apresenta predomínio de grãos de pólen de táxons arbóreos/arbustivos (21-77%) e herbáceos (13-73%). Esporos de pteridófitas apresentam frequências entre 2% e 15% e tipos aquáticos apresentam frequências bastante baixas, entre 0% e 2%. As porcentagens de grãos de pólen indeterminados variaram entre 6% e 18%.

A análise de agrupamentos realizada pelo CONISS, com base nas contagens dos tipos arbóreos/arbustivos e herbáceos (com exceção de Poaceae e Cyperaceae), permitiu dividir o registro palinológico do testemunho LCGB em três zonas polínicas.

#### Zona polínica LCGB-I (135-77 cm; 11165-9976 anos cal. AP)

Intervalo com predomínio de táxons arbóreos/arbustivos (37-66%), seguido por táxons herbáceos (17-51%), esporos de pteridófitas (5-15%) e ervas aquáticas (0-1%). Grãos indeterminados variaram de 9% a 18%.

Os táxons arbóreos/arbustivos mais frequentes na Zona LCGB-I são Melastomataceae/Combretaceae (11-18%), Myrtaceae (2-15%), *Calophyllum* (1-11%), *Cecropia* (4-7%), Urticaceae/Moraceae (2-5%), *Doliocarpus* (1-5%), *Ilex* (1-2%), *Acalypha* (0-3%), *Gallesia* (0-2%), *Pera*, (0-2%), *Rapanea* (0-2%), *Symplocos* (0-2%) e *Trema* (0-2%).

Entre os táxons herbáceos, os mais frequentes são Poaceae (7-27%), Cyperaceae (3-20%) e Asteraceae (3-8%). Esporos terrestres são representados principalmente por monoletes psilados (1-10%), Cyatheaceae (0-4%) e triletes (0-3%).

Quando os resultados são comparados com o sinal polínico característico de Floresta de Tabuleiros, conforme o estudo de precipitação polínica moderna apresentado em Buso Jr. (2015), verifica-se que com exceção de *Celtis*, *Chrysophyllum*, *Eriotheca*, *Ficus*, *Malpighiaceae*, *Pera* e *Sapium*, os demais táxons considerados indicadores da Floresta de Tabuleiros estão ausentes ou ocorrem em frequências demasiadamente baixas. No caso específico de Urticaceae/Moraceae, as frequências encontradas (2-5%) são bastante inferiores àquelas obtidas nos coletores artificiais localizados dentro da Floresta de Tabuleiros (12%) de Linhares.

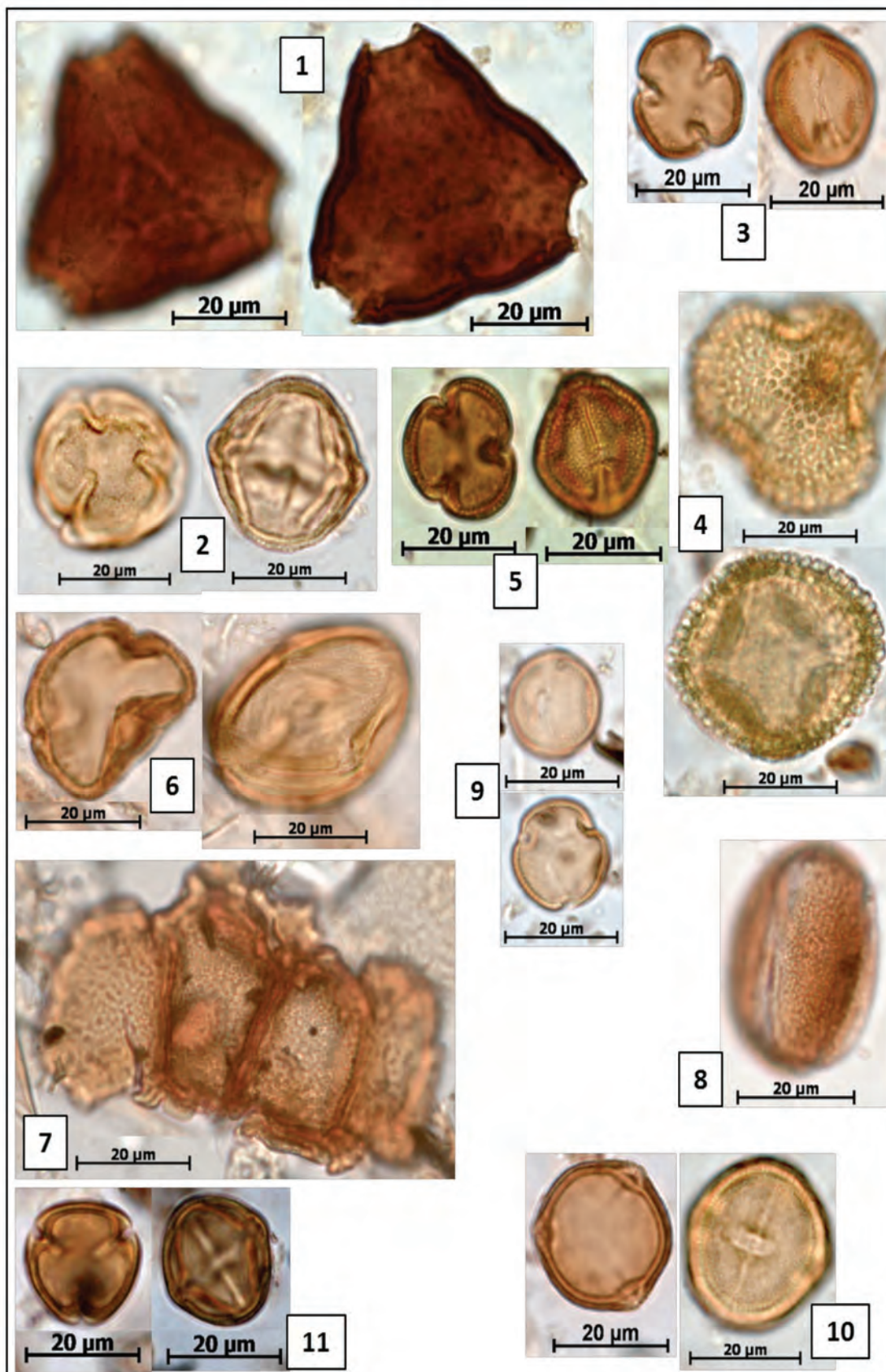
O intervalo LCGB-I diferencia-se das demais zonas polínicas pela presença, ou maior frequência, de táxons característicos de floresta aluvial,

tais como *Calophyllum*, *Symphonia*, *Croton*, *Macrothumia* e *Pera* (Rolim et al., 2006), táxons encontrados na restinga de Camburi (Pereira & Assis, 2000), tais como *Croton*, *Dodonaea*, *Doliocarpus*, *Pera*, *Polygalaceae*, *Stylosanthes* e *Smilax* e táxons ocorrentes em muçungas e campos nativos da região de Linhares, tais como *Hymenolobium* e *Stylosanthes*, conforme exsicatas do herbário da Reserva Natura Vale e *Doliocarpus*, um importante elemento da precipitação polínica moderna, tanto na área de campo nativo quanto na muçungua (Buso Jr., 2015).

As altas porcentagens de Asteraceae (3-8%), Cyperaceae (3-20%) e Poaceae (7-27%) são mais ou menos similares àquelas obtidas na precipitação polínica moderna da vegetação de campo nativo (Asteraceae = 5%; Cyperaceae = 10%; Poaceae = 14%). Contudo, as frequências um pouco mais elevadas desses táxons, principalmente Cyperaceae, podem também estar relacionadas a espécies que habitam áreas temporariamente alagáveis (Buso Jr., 2015). Essa interpretação sobre a ocorrência de alagamentos temporários é corroborada pelos resultados das análises de carbono e nitrogênio, segundo os quais as amostras de 135 a 80 cm indicam matéria orgânica originada de fitoplâncton de água doce, com maior participação de plantas C3 a partir de 103 cm. É também corroborada pelas características do sedimento observadas entre 135 e 100 cm, onde as intercalações de argila/silte e areia indicariam mudanças na energia hídrica, talvez resultado de eventos de transbordamento das drenagens em períodos mais chuvosos. A baixa frequência de táxons aquáticos, representados principalmente por *Typha* e *Potamogeton*, pode indicar que os alagamentos eram de curta duração, ou também que esses táxons ocupavam áreas relativamente reduzidas.

Pereira & Assis (2000), em seu levantamento florístico em vegetação de restinga no município de Vitória/ES, distinguiram três comunidades: (i) mata seca, composta por vegetação florestal de porte entre 5 e 10 metros, estrato arbóreo com muitas espécies de Myrtaceae, estrato herbáceo com presença de Bromeliaceae, *Capparis* e outros; (ii) formação aberta de Ericaceae, relacionada a áreas com lençol freático próximo à superfície, é composta por arbustos e pequenas árvores de até 4 metros de altura organizados em moitas,





**Figura 6:** Exemplos de alguns grãos de pólen encontrados no testemunho LCGB. Prancha 1: Bonnetiaceae: *Bonnetia* (1); *Calophyllum* (2); Dilleniaceae: *Doliocarpus* (3); Euphorbiaceae: *Glycydendron* (4); *Senefeldera* (5); Fabaceae: *Macrolobium* (6); *Parkia* – fragmento (7); Icacinaceae: *Pleurisanthes* (8); Salicaceae: *Macrothumia* (9); Sapindaceae: *Dodonaea* (10); Violaceae: *Rinorea* (11).

representados por *Byrsonima sericea*, *Humiria balsamifera* e outros; (iii) brejo herbáceo, onde a drenagem é deficiente, com predomínio de Poaceae e Cyperaceae, além de *Tibouchina urceolaris* (Melastomataceae), *Sauvagesia erecta* e *Cuphea sessilifolia*. Assim, os dados polínicos obtidos para o intervalo LCGB-I seriam compatíveis com a presença de um ecossistema misto de mata seca de restinga, formação aberta de Ericaceae e brejo herbáceo, com a distribuição espacial dessas comunidades dependente da altitude e da frequência e duração dos alagamentos.

Esses resultados sugerem que durante a zona polínica LCGB-I, a vegetação na região da Lagoa Canto Grande era distinta da atual. A ausência ou a baixa frequência da maioria dos tipos polínicos de Floresta de Tabuleiros, tais como Urticaceae/Moraceae, Sapotaceae, *Rinorea*, *Caryocar*, *Glycydendron*, *Hydrogaster*, *Senefeldera*, *Virola* e outros, indicam que esse tipo de vegetação não ocorria nas proximidades. A presença de táxons de floresta aluvial, de restinga, e de campos nativos e muçunungas sugere que esses eram os principais tipos de vegetação presentes no intervalo aproximado de 11.200 a 10.000 anos cal. AP. Com base em estudo palinológico da Lagoa Durão, localizada ao sul da Lagoa Canto Grande, Nascimento (2012) também observou o predomínio de vegetação herbácea durante o período entre o UMG e o início do Holoceno, com a expansão da vegetação florestal a partir do Holoceno inferior.

A presença da vegetação de restinga, de campos nativos e muçunungas durante a zona polínica LCGB-I pode ser explicada com base na geomorfologia e distribuição dos solos atuais. A Lagoa Canto Grande é formada por dois cursos de água principais, as quais drenam grandes áreas de campos nativos e muçunungas a oeste da lagoa (Figura 2). Os dados de datação  $^{14}\text{C}$  obtidos no Nativo da Gávea, próximo a área de estudo (Figura 2), sugerem que essa área de Espodossolo existe há pelo menos 14.000 anos (Buso Jr., 2015), portanto, deveria suportar vegetação de campo nativo e muçununga no início da zona polínica LCGB-I. A leste, a lagoa faz limite com cordões litorâneos de origem pleistocênica (Figura 2), os quais poderiam ter suportado vegetação semelhante a restingas e campos nativos durante essa zona polínica.

Por sua vez, a vegetação de floresta aluvial presente na zona polínica LCGB-I deveria ocupar áreas marginais às drenagens. Entretanto, as frequências dos táxons representativos desse tipo de vegetação sugerem que essas áreas seriam então mais amplas, provavelmente ocupando áreas que hoje encontram-se permanentemente alagadas.

A ausência de sinal polínico representativo da Floresta de Tabuleiro sugere que esse tipo de vegetação encontrava-se a maior distância do local de estudo. Sabe-se que atualmente, na região de Linhares, esse tipo de vegetação ocorre principalmente sobre os Argissolos. Estudos realizados na Reserva Natural Vale (Buso Jr. *et al.*, 2013) não evidenciaram mudança no sinal do  $\delta^{13}\text{C}$  da matéria-orgânica dos Argissolos, indicando uma cobertura constante de plantas C3 durante os últimos 17 mil anos, não havendo indicação clara de expansão de áreas de savanas na região. Portanto, a ausência do sinal polínico da Floresta de Tabuleiros durante a zona polínica LCGB-I, em conjunto com os valores indicativos de plantas C3 na matéria-orgânica do solo, pode ser interpretada como a ocupação das áreas de Argissolo no entorno da lagoa por uma vegetação com estrutura florestal, mas com diferente composição de espécies.

#### Zona polínica LCGB-II (77-63 cm; 9.976-7.725 anos cal. AP)

O intervalo apresenta predomínio de grãos de pólen de táxons herbáceos (41-73%), seguidos de táxons arbóreos e arbustivos (21-48%), esporos de pteridófitas (5-7%) e tipos aquáticos (0-2%). Grãos de pólen indeterminados apresentam frequências de 6% a 11%.

Os tipos herbáceos mais frequentes são Cyperaceae (17-29%), Poaceae (16-24%), *Cuphea* (3-12%), Asteraceae (2-3%), *Sauvagesia* (2-4%) e *Actinocephalus/Paepalanthus* (0-1%).

Entre os tipos arbóreos e arbustivos, os táxons mais frequentes na Zona LCGB-II são Melastomataceae/Combretaceae (8-11%), Myrtaceae (1-9%), Urticaceae/Moraceae (4-6%), *Cecropia* (1-5%), *Ilex* (0-3%), *Alchornea/Aparisthium* (0-2%), *Rapanea* (0-2%), *Simarouba* (0-2%) e *Trema* (0-2%).

Esporos de pteridófitas são representados em sua maioria por monoletes psilados (1-

3%), Cyatheaceae (0-3%), triletes (0-3%) e *Lycopodiella* (0-2%).

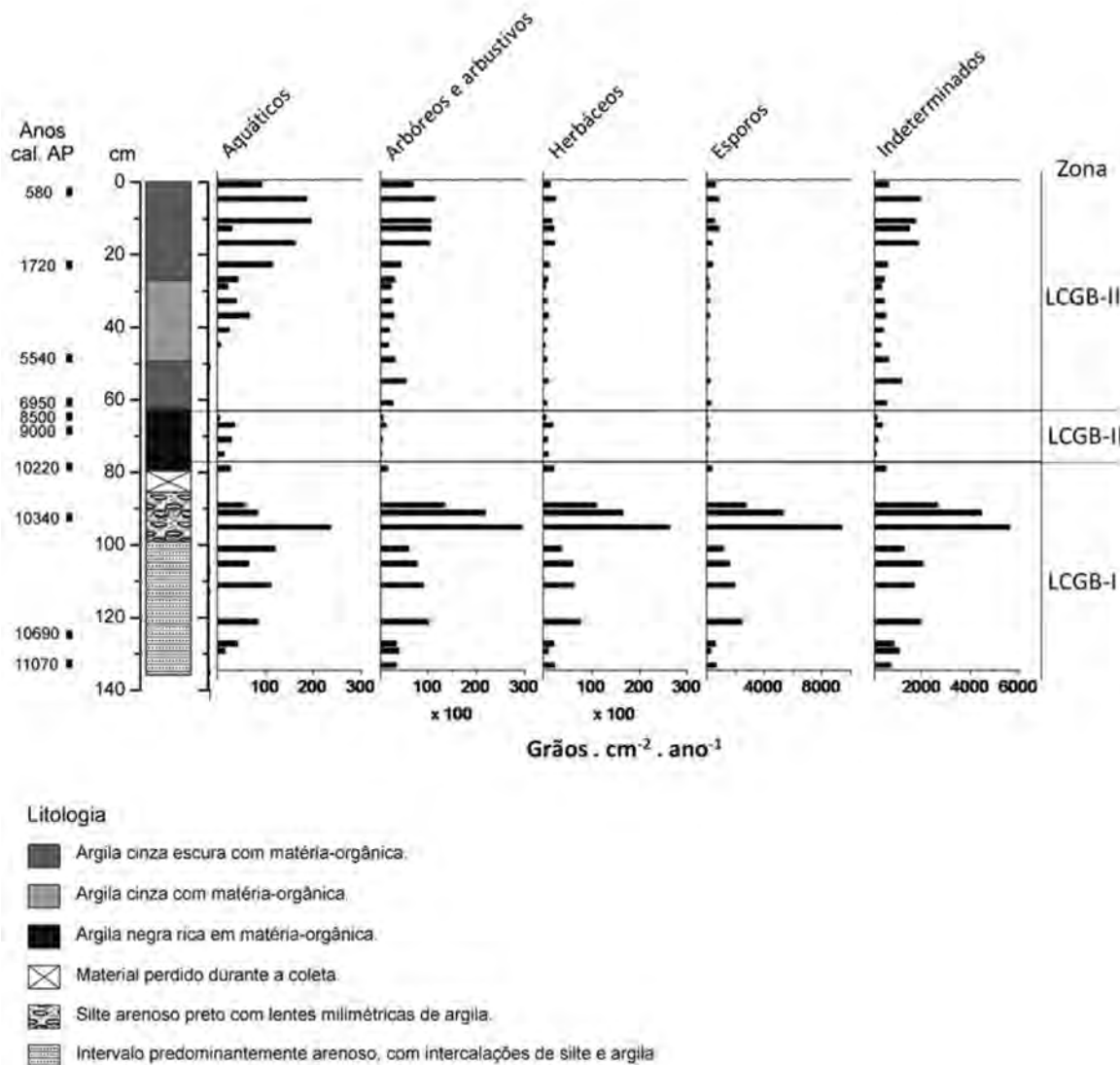
Além das altas frequências de Cyperaceae e Poaceae, a zona polínica LCGB-II é também caracterizada pela presença ou maior frequência de *Croton*, *Hymenolobium*, *Actinocephalus/Paepalanthus*, *Cuphea* e *Sauvagesia*.

Os táxons caracterizadores da vegetação de Floresta de Tabuleiros continuam ausentes ou raros, com exceção de *Celtis*, *Caryocar*, *Chrysophyllum*, *Eriotheca*, *Ficus*, *Malpighiaceae*, *Schoepfia*, *Senefeldera* e *Simarouba*.

Todos os tipos polínicos, com exceção de *Rhizophora* e *Actinocephalus/Paepalanthus*, apresentam redução na taxa de acumulação polínica quando da transição da zona LCGB-I para LCGB-II. De acordo com o trabalho de Gosling *et al.* (2009)

e os resultados obtidos no estudo da precipitação polínica moderna apresentados em Buso Jr. (2015), há uma relação entre a estrutura da vegetação e a taxa de acumulação polínica. Assim, as baixas taxas de acumulação polínica encontradas nos grupos arbóreo/arbustivos, herbáceos, esporos e indeterminados, durante a zona LCGB-II (Figura 7) podem indicar uma vegetação mais aberta que na zona LCGB-I.

De acordo com os registros do Herbário da Reserva Natural Vale, os tipos *Hymenolobium*, *Actinocephalus/Paepalanthus*, *Cuphea* e *Sauvagesia* representam espécies que atualmente ocorrem em campos nativos, muçunungas e restingas na região nordeste do Espírito Santo. Pereira & Assis (2000) verificaram o predomínio de Poaceae, Cyperaceae, Melastomataceae, *Sauvagesia* e *Cuphea* em comunidade de brejo herbáceo de restinga, em



**Figura 7:** Taxas de acumulação polínica dos diferentes grupos do testemunho LCGB.

Vitória/ES. Dessa forma, a zona polínica LCGB-II seria caracterizada pela presença de comunidades de campos nativos, muçunungas e brejo herbáceo de restinga, em um ecossistema caracterizado por uma vegetação predominantemente aberta, com predomínio de Cyperaceae e Poaceae.

Essa interpretação é corroborada pela análise de C e N, segundo a qual o intervalo entre 79 e 65 cm apresenta maiores valores de COT e Ntotal, indicando maior acumulação de matéria-orgânica, valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e C/N típicos de plantas C3 e valores de  $\delta^{15}\text{N}$  menos enriquecidos, indicando maior importância relativa de matéria orgânica de plantas vasculares. Essas características da matéria orgânica são compatíveis com um ambiente redutor, em razão da maior duração ou frequência de alagamentos com grande aporte de matéria orgânica originada principalmente de gramíneas e ciperáceas C3.

Frequências baixas de grãos de pólen de *Rhizophora* começam a aparecer a partir da metade superior da zona polínica LCGB-II (67 cm, cerca de 8.750 anos cal. AP). Pelas suas baixas frequências, tais grãos de pólen devem ter sido transportados desde longas distâncias e devem estar relacionados à instalação de manguezais ao leste da planície costeira, em resposta à elevação do nível relativo marinho holocênico. Estudo realizado nessa planície costeira por França *et al.* (2013) mostra a ocorrência de manguezais compostos principalmente por *Rhizophora* desde 8.050 anos cal. AP.

A elevação do nível relativo marinho durante o Holoceno pode ter sido uma das causas da mudança de vegetação observada entre as zonas polínicas LCGB-I e LCGB-II, levando a uma subida do nível de base, tornando o lençol freático mais próximo à superfície e tornando alagáveis as áreas ocupadas pelas restingas secas. Isso possibilitou a expansão das restingas alagadas semelhantes àquelas descritas por Pereira & Assis (2000).

#### Zona polínica LCGB-III (63-00 cm; 7.725-409 anos cal. AP)

Zona polínica com predomínio de tipos arbóreos e arbustivos (62-77%). Táxons herbáceos apresentam frequências menores que aquelas das zonas polínicas anteriores (13-26%). Esporos de pteridófitas apresentam frequências de 2% a 8%,

enquanto que os tipos aquáticos variam de 0% a 2%. Grãos indeterminados correspondem de 7% a 15% da soma de pólen.

Os táxons arbóreos e arbustivos mais frequentes nessa zona polínica são Urticaceae/Moraceae (10-20%), Myrtaceae (8-13%), *Cecropia* (2-14%), *Alchornea/Aparisthmium* (3-9%), *Ilex* (3-8%), Melastomataceae/Combretaceae (2-7%), *Rapanea* (1-5%), Anacardiaceae (1-3%), Arecaceae (0-5%), *Ficus* (0-3%), *Gallesia* (0-3%), *Trema* (0-3%), Araliaceae (0-2%), *Celtis* (0-2%), *Coussapoa* (0-2%), *Dolioscarpus* (0-2%), *Eriotheca* (0-2%), Proteaceae/Sapindaceae (0-2%) e *Simarouba* (0-2%).

Táxons herbáceos terrestres são representados por Cyperaceae (5-16%), Poaceae (2-9%) e Asteraceae (0-2%). Os mais frequentes esporos de pteridófitas são monoletes psilados (0-4%), Polypodiaceae (0-2%) e triletes (0-2%).

O conjunto polínico da zona LCGB-III mostra a expansão da vegetação de Floresta de Tabuleiros, pois com exceção de *Banara*, *Garcinia*, *Guettarda*, *Moldenhawera*, *Pachira*, *Pseudobombax*, *Rourea*, *Salacia*, *Sapium*, *Stephanopodium*, *Sterculia* e *Vismia*, os demais tipos indicadores desse ecossistema, de acordo com os dados da precipitação polínica moderna obtidos por Buso Jr., 2015, estão presentes e ocorrem em maiores frequências. São observados aumentos nas taxas de acumulação polínica principalmente nos grupos arbóreos/arbustivos e indeterminados que podem indicar a expansão de vegetação com estrutura florestal (Figura 7).

Os táxons indicativos das comunidades de restinga, campo nativo e muçununga (*Dodonaea*, *Dolioscarpus*, *Hymenolobium*, *Sauvagesia*, *Cuphea*, *Actinocephalus/Paepalanthus*, *Stylosanthes* e Polygalaceae) tornam-se raros ou ausentes, indicando uma retração na área ocupada por esses ecossistemas.

As frequências de *Croton*, *Calophyllum*, *Macrothumia*, *Symphonia*, táxons indicativos de florestas aluviais, permanecem baixas, sugerindo que esse tipo de vegetação não apresentou expansão. A ausência de expansão da mata aluvial pode ser explicada pela instalação de um ambiente lacustre. As áreas mais deprimidas, que durante a zona LCGB-I eram marginais ao curso d'água e abrigavam a mata aluvial, estariam

agora permanentemente alagadas. As análises de C e N sugerem uma tendência de aumento da participação de matéria orgânica originada de fitoplâncton de água doce, principalmente a partir de 40 cm (~4.200 anos cal. AP), o que corroboraria a hipótese de formação de uma lagoa.

### **O registro de táxons com disjunção amazônica no testemunho LCGB**

Alguns autores sugerem que a ocorrência de táxons disjuntos entre a Amazônia e a Mata Atlântica pode ser explicada por conexões entre esses dois biomas durante períodos de climas mais úmidos do Terciário e do Quaternário, quando florestas poderiam ter se expandido sobre as atuais áreas dos biomas Cerrado e Caatinga (Mori & Prance, 1981; Delprete, 1999; Santos *et al.*, 2007). Alguns estudos paleoecológicos sugerem a expansão de fisionomias florestais nesses biomas durante o Pleistoceno superior e o Holoceno inferior (Ledru, 1993; Ledru *et al.*, 2001; de Oliveira *et al.*, 1999).

Táxons arbóreos e arbustivos tipicamente amazônicos, atualmente com distribuição disjunta entre a Amazônia e a Mata Atlântica, estão presentes no registro polínico do testemunho LCGB somente a partir de cerca de 8.500 anos cal. AP (Prancha 1): *Senefeldera* (8.500 anos cal. AP); *Bonnetia* e *Rinorea* (7000 anos cal. AP); *Glycydendron* (3200 anos cal. AP); *Parkia* e *Pleurisanthes* (1200 anos cal. AP); *Macrolobium* (700 anos cal. AP).

Esse registro é um pouco mais antigo que aquele apresentado por Buso Jr. *et al.* (2013), que observaram a ocorrência de táxons com disjunção amazônica desde cerca de 7.500 anos cal. AP na região nordeste do Espírito Santo. A não observação desses táxons no intervalo entre 11.200 e 8.500 anos cal. AP no testemunho LCGB provavelmente se relaciona ao fato de que tais táxons, além de raros no sinal polínico, são, em sua maioria, árvores ocorrentes na Mata de Tabuleiro, a qual se localizava mais distante do ponto analisado durante esse intervalo de tempo. Portanto, os resultados obtidos no testemunho LCGB corroboram a hipótese sobre uma conexão entre os biomas Amazônia e Mata Atlântica anterior a 8.500 anos cal. AP, mas não permitem conclusões sobre a presença desses táxons

amazônicos na região de Linhares anteriormente a essa data.

### **Inferências paleoclimáticas com base no testemunho LCGB**

As mudanças da vegetação no entorno da Lagoa Canto Grande, indicadas pela palinologia e as características da matéria orgânica preservada no testemunho LCGB, permitem a elaboração de hipóteses sobre flutuações do paleoclima na região nordeste do estado do Espírito Santo.

A ausência de tipos indicativos da vegetação de Floresta de Tabuleiro durante a zona polínica LCGB-I (11.165–9.976 anos cal. AP) indica que esse tipo de vegetação não ocorria nos arredores do local estudado. Nessa época, os tipos de vegetação mais abundantes eram a floresta aluvial, os campos nativos, muçunungas e diferentes comunidades de restinga. Entretanto, valores empobrecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  indicam que não ocorreu expansão de vegetação com predomínio de plantas C4. Além disso, os valores elevados da taxa de acumulação polínica sugerem o predomínio de vegetação com estrutura florestal. Pode-se então supor que as áreas de Argissolo no entorno do ponto estudado fossem ocupadas por vegetação florestal com diferente composição de espécies, talvez pela Floresta Estacional Semidecidual. De qualquer forma, esse cenário sugere um clima menos úmido que o atual.

Essa interpretação concorda com o estudo da composição isotópica de carbono da matéria orgânica dos solos da região, realizado por Buso Jr. *et al.* (2013), que indicou o predomínio de plantas C3 desde 17.000 anos cal. AP, com base no qual foi inferido um clima úmido o suficiente para manutenção das florestas durante esse intervalo. Concorda também com vários estudos de reconstituição paleoambiental realizados em região de Mata Atlântica que indicam clima menos úmido no Holoceno inferior e médio (Behling *et al.*, 2004; Gouveia *et al.*, 2002; Garcia *et al.*, 2004; Pessenda *et al.*, 2004; Ledru *et al.*, 2009), muito embora a região de Linhares aparentemente não experimentou expansão de áreas de campo e savanas com predomínio de plantas C4.

As principais mudanças ocorridas na vegetação durante a zona polínica LCGB-II (9.976–7.725 anos cal. AP) são atribuídas à elevação do lençol

freático, em resposta à subida do nível relativo marinho holocênico e à consequente elevação do nível de base. O clima para esse período deve ter sido similar ao do período anterior, concordando com os trabalhos que inferem clima menos úmido para o Holoceno inferior e médio. Contudo, pode-se também supor uma influência de climas mais úmidos sobre a vegetação durante esse período, considerando que Stríkis *et al.* (2011) verificaram eventos de intensificação da monção sul americana na região norte de Minas Gerais a partir de 9.200 anos cal. AP, incluindo um evento há 8.200 anos AP.

O registro do aparecimento dos tipos representativos de vegetação de Florestas de Tabuleiro durante a zona polínica LCGB-III (7.725-409 anos cal. AP), juntamente com a elevação das taxas de acumulação polínica (Figura 7), sugere expansão da vegetação florestal de tabuleiros para áreas próximas ao local estudado. Essa expansão pode ter ocorrido em resposta a um clima mais úmido iniciado a partir do Holoceno médio. Com base na composição isotópica de espeleotemas, Cruz Jr. *et al.* (2005) propõem intensificação das chuvas de monção durante os últimos 7000 anos, uma possível explicação para a expansão da Floresta de Tabuleiros. O período mais úmido no intervalo de 7000 a 4000 anos cal. AP sugerido por Buso Jr. *et al.* (2013) com base na palinologia da Lagoa do Macuco, localizada 23 km ao norte da Lagoa Canto Grande, não é observado no testemunho LCGB. Todavia, frequências um pouco mais elevadas de pólen de táxons arbóreos/arbustivos, concomitantes com os valores mais baixos nas frequências de táxons herbáceos nas amostras de 61 a 41 cm (6.950-4.365 anos cal. AP), devem ser melhor investigadas, pois parecem sugerir um momento com maior importância relativa da vegetação florestal.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

No intervalo aproximado de 11.000-8.500 anos cal. AP, a vegetação na região da Lagoa Canto Grande era constituída principalmente por florestas aluviais, muçunungas e restingas de diferentes fisionomias. A Mata de Tabuleiros provavelmente não ocorria sobre as áreas de Argissolo próximas ao local estudado, talvez em resposta a um clima

menos úmido no Holoceno inferior. Essas áreas de Argissolo possivelmente fossem ocupadas por vegetação florestal com diferentes estrutura e composição de espécies. A partir de cerca de 7.500 anos cal. AP ocorre expansão das Florestas de Tabuleiro na região da Lagoa Canto Grande, provavelmente ocasionada por um clima mais úmido.

A elevação do nível relativo marinho durante o Holoceno pode ter tido importante influência na dinâmica da vegetação, especialmente em áreas com menor elevação em relação ao nível do mar. A zona polínica LCGB-II da Lagoa Canto Grande indica a expansão das áreas de brejos herbáceos de restinga a partir de cerca de 9.000 anos cal. AP. Essa expansão ocorreu em detrimento das matas secas de restinga e da floresta aluvial, as quais devem ter sido deslocadas pela elevação do nível de base e alagamento das áreas mais baixas.

Os táxons com distribuição disjunta entre os biomas Amazônia e Mata Atlântica estão ausentes do registro polínico da Lagoa Canto Grande no intervalo de 11.000-8.500 anos cal. AP. Por ocorrerem, em sua maioria, nas Florestas de Tabuleiros, tais táxons devem ter acompanhado a dinâmica dessa vegetação e estariam localizados mais distantes do ponto estudado.

Não há indícios sobre a maior ocorrência de plantas C4 e expansão generalizada de savanas e campos desde os últimos 17.000 anos cal. AP na região de Linhares. Essas observações corroboram a hipótese segundo a qual a região de Linhares foi um refúgio de vegetação florestal durante os intervalos de clima menos úmido do Pleistoceno tardio.

A expansão das Florestas de Tabuleiro nas proximidades da Lagoa Canto Grande permite inferir um clima mais úmido para os últimos ~8.000 anos cal. AP, que pode ter sido causado pela intensificação das monções de verão.

## AGRADECIMENTOS

À FAPESP (2007/03615-5, 2010/18091-4, 2011/00995-7) e CNPq (2007-3/471751, 2012-5/470210, 2013-0/405060), pelo apoio financeiro, ao Luiz Felipe Campos, Alessandro Simplicio e toda a equipe de funcionários da Reserva Natural Vale (RNV), pelo imprescindível apoio



logístico, atenção e gentileza e ao Samir Rolim e Renato de Jesus, pelo convite e oportunidade de desenvolver pesquisas na RNV e apoio irrestrito em todas as etapas de nossa convivência. Aos Técnicos LizMary B. de Moraes e Thiago Barrios C. Campos, Laboratório  $^{14}\text{C}$  do CENA/USP, pelo apoio na preparação de amostras e análises  $^{14}\text{C}$ .

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Behling, H. 1997a. Late Quaternary vegetation; climate and fire history from the tropical mountain region of Morro de Itapeva, SE Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 129: 407-422.
- Behling, H. 1997b. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the *Araucaria* forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (south Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97: 109-121.
- Behling, H. 2003. Late glacial and Holocene vegetation, climate and fire history inferred from Lagoa Nova in the southeastern Brazilian lowland. *Vegetation History and Archaeobotany*, 12: 263-270.
- Behling, H.; Arz, H.W.; Pätzold, J.; Wefer, G. 2002. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in southeastern Brazil, inferences from the marine cores GeoB3229-2 and GeoB3202-1. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 179: 227-243.
- Behling, H.; Lichte, M. 1997. Evidence, of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical Southeastern Brazil. *Quaternary Research*, 48: 348-358.
- Behling, H.; Negrelle, R.B. 2001. Tropical rain forest and climate dynamics of the Atlantic Lowland, Southern Brazil, during the Late Quaternary. *Quaternary Research*, 56: 383-389.
- Behling, H.; Pillar, V.D.; Orlóci, L.; Bauermann, S.G. 2004. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (campos), fire and climate dynamics, studied by highresolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203: 277-297.
- Benninghoff, W.S. 1962. Calculation of pollen and spores density in sediments by addition of exotic pollen in known quantities. *Pollen et Spores*, 4: 332-333.
- Boutton, T.W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials. II. Atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments. In: Coleman, D.C.; Fry, B. (Ed.). *Carbon isotope techniques*. New York: Academic Press, p. 155-171.
- Buso Jr., A.A.; Pessenda, L.C.R.; De Oliveira, P.E.; Cohen, M.C.L.; Giannini, P.C.F.; Schiavo, J.A.; Rossetti, D.F.; Volkmer-Ribeiro, C.; Oliveira, S.M.B.; Lorente, F.L.; Borotti Filho, M.A.; Bendassolli J.A.; França, M. C.; Guimarães, J.T.F.; Siqueira, G.S. 2013. Late Pleistocene and Holocene vegetation, climate dynamics, and Amazonian taxa at Atlantic Rainforest – Linhares, ES, southeastern Brazil. *Radiocarbon*, 55: 1747-1762.
- Buso Jr., A.A. 2015. Dinâmica dos Espodossolos, da vegetação e do clima durante o Quaternário tardio na região nordeste do estado do Espírito Santo. 162p. Tese de Doutorado. Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Colinvaux, P.; De Oliveira, P.E.; Patiño, J.E.M. 1999. Amazon pollen manual and atlas. Manual e atlas palinológico da Amazônia. Amsterdam: Harwood Academic Publications, 332 p.
- Conservation International do Brasil. Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de SP, SEMAD/Instituto Estadual de Florestas-MG. 2000. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos. Brasília, DF: MMA/SBF, 40 p.
- Cruz Junior, F.W.; Burns, S.J.; Karmann, I.; Sharp, W.D.; Vuille, M.; Cardoso, A.O.; Ferrari, J.A.; Dias, P.L.S.; Vianna, J.R.O. 2005. Insolation-driven changes in atmospheric circulation over the past 116,000 years in subtropical Brazil. *Nature*, 434: 63-66.
- de Oliveira, P.E.; Barreto, A.M.F.; Suguio, K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152: 319-337.
- Delprete, P.G. 1999. *Riodocea* (Rubiaceae, Gardenieae), a new genus from the Brazilian Atlantic Forest. *Brittonia*, 51: 15-23.
- França, M.C.; Cohen, M.C.L.; Pessenda, L.C.R.; Rossetti, D.F.; Lorente, F.L.; Buso Jr., A.A.; Guimarães, J.T.F.; Friaes, Y.; Macario, K. 2013. Mangrove vegetation changes on Holocene terraces of the Doce River, Southeastern Brazil. *Catena*, 110: 59-69.
- Garcia, M.J.; De Oliveira, P.E.; Siqueira, E.; Fernandes, R.S.A. 2004. Holocene vegetational and climatic record from the Atlantic rainforest belt of coastal State of São Paulo, SE Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 131: 181-199.
- Godwin, H. 1962. Radiocarbon dating conference, 5 th, Cambridge, July, 23-28. *Nature*, 195: 943-945.
- Gosling, W.D.; Mayle, F.E.; Tate, N.J.; Killeen, T.J. 2009. Differentiation between Neotropical rainforest, dry

- forest, and savannah ecosystems by their modern pollen spectra and implications for the fossil pollen record. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153: 70-85.
- Gouveia, S.E.M.; Pessenda, L.C.R.; Aravena, R.; Boulet, R.; Scheel-Ybert, R.; Bendassolli, J.A.; Ribeiro, A.S.; Freiras, H.A. 2002. Carbon isotopes in charcoal and soils in studies of paleovegetation and climate changes during the late Pleistocene and the Holocene in the southeast and centerwest regions of Brazil. *Global and Planetary Change*, 33: 95-106.
- Grimm, E.C. 1987. CONISS: a Fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers and Geosciences*, 13: 13-35.
- Grimm, E.C. 1992. Tilia and Tilia-graph: pollen spreadsheet and graphics program. In: *International Palynological Congress, 8., Aix-en-Provence, France. Program and abstracts...* Heidelberg: Springer, 1992. p. 56.
- Hogg, A.G.; Hua, Q.; Blackwell, P. G.; Niu, M.; Buck, C. E.; Guilderson, T. P.; Heaton, T. J.; Palmer, J. G.; Reimer, P.J.; Reimer, R.W.; Turney, C.S.M.; Zimmerman, S.R.H. 2013. SHCal13 Southern Hemisphere calibration, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55: 1889-1903.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. 2004. Mapa de biomas do Brasil - primeira aproximação. Rio de Janeiro.
- Ledru, M.P.; Cordeiro, R.C.; Dominguez, J.M.L.; Martin, L.; Mouguiart, P.; Sifeddine, A.; Turcq, B. 2001. Late-Glacial cooling in Amazonia inferred from pollen at Lagoa do Caçô, Northern Brazil. *Quaternary Research*, 55: 47-56.
- Ledru, M.P.; Mourguiart, P.; Riccomini, C. 2009. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271: 140-152.
- Ledru, M.P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research*, 39: 90-98.
- Libby, W.F.; Anderson, E.C.; Arnold, J.R. 1949. Age determination by radiocarbon content: worldwide assay of natural radiocarbon. *Science*, 109: 227-228.
- Livingstone, D.A. 1955. A lightweight piston sampler for lake deposits. *Ecology*, 36: 137-139.
- MacDonald, G.M. 2003. *Biogeography: space, time and life*. New York: John Wiley & Sons, 518 p.
- Meira Neto, J.A.A.; Souza, A.L.; Lana, J.M.; Valente, G.E. 2005. Composição florística, espectro biológico e fitofisionomia da vegetação de muçununga nos municípios de Caravelas e Mucuri, Bahia. *Revista Árvore*, 29: 139-150.
- Meyers, P.A. 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry*, 34: 261-289.
- Morellato, L.P.C.; Haddad, C.F.B. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32: 786-792.
- Mori, S.A.; Prance, G.T. 1981. The "sapucaia" group of *Lecythis* (Lecythidaceae). *Brittonia*, 33: 70-80.
- Nascimento, T.C. 2012. Reconstituição da história quaternária da Mata Atlântica na região centro-norte do estado do Espírito Santo. 294 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Guarulhos, Guarulhos.
- Oliveira-Filho, A.T.; Fones, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32: 793-810.
- Peixoto, A.L.; Gentry, A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiros na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica*, 13: 19-25.
- Pereira, O.J.; Assis, A.M. 2000. Florística da restinga de Camburi, Vitória, ES. *Acta Botanica Brasilica*, 14: 99-111.
- Pessenda, L.C.R.; Camargo, P.B. 1991. Datação radiocarbônica de amostras de interesse arqueológico e geológico por espectrometria de cintilação líquida de baixa radiação de fundo. *Química Nova*, 14: 98-103.
- Pessenda, L.C.R.; De Oliveira, P.E.; Mofatto, M.; Medeiros, V.B.; Garcia, R.J.F.; Aravena, R.; Bendassolli, J.A.; Leite, A.Z.; Saad, A.R.; Etchebehere, M.L. 2009. The evolution of a tropical rainforest/grassland mosaic in southeastern Brazil since 28000 14C yr BP based on carbon isotopes and pollen records. *Quaternary Research*, 71: 437-452.
- Pessenda, L.C.R.; Gouveia, S.E.M.; Aravena, R.; Boulet, R.; Valencia, E.P.E. Holocene fire and vegetation changes in southeastern Brazil as deduced from fossil charcoal and soil carbon isotopes. *Quaternary International*, Amsterdam, v. 114, p. 35-43, 2004.
- Pessenda, L.C.R.; Gouveia, S.E.M.; Ledru, M.P.; Aravena, R.; Ricardi-Branco, F. S.; Bendassolli, J.A.; Ribeiro, A. S.; Saia, S.E.M.G.; Sifeddine, A.; Menor, E.A.; Oliveira, S. M. B.; Cordeiro, R. C.; Freitas, A.M. M.; Boulet, R.; Filizola, H.F. 2008. Interdisciplinary paleovegetation study in Fernando de Noronha Island (Pernambuco State), northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 80: 677-691.
- Pessenda, L.C.R.; Valencia, E.P.E.; Camargo, P.B.;

- Telles, E.C.C.; Martinelli, L.A.; Cerri, C.C.; Aravena, R.; Rozanskj, K. 1996. Natural radiocarbon measurements in Brazilian soils developed on basic rocks. *Radiocarbon*, 38: 203-208.
- Prance, G.T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 594-624.
- Rau, G.H.; Takahashi, T.; Des Marais, D.J. 1989. Latitudinal variations in plankton  $\delta^{13}\text{C}$ : implications for  $\text{CO}_2$  and productivity in past oceans. *Nature*, 341: 516-518.
- Ricklefs, R.E. 2003. *A economia da natureza*. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 503 p.
- Rolim, S.G.; Ivanauskas, N.M.; Rodrigues, R.R.; Nascimento, M.T.; Gomes, J.M.L.; Folli, D.A.; Couto, H.T.Z. 2006. Composição florística do estrato arbóreo da floresta estacional semidecidual da planície aluvial do Rio Doce, Linhares, ES, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 20: 549-561.
- Saia, S.E.M.G.; Pessenda, L.C.R.; Gouveia, S.E.M.; Aravena, R.; Bendassolli, J.A. 2008. Last glacial maximum (LGM) vegetation changes in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Quaternary International*, 184: 195-201.
- Santos, A.M.M.; Cavalcanti, D.R.; Silva, J.M.C.; Tabarelli, M. 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34: 437-446.
- Saporetto-Junior, A.W.; Schaefer, C.E.R.; Souza, A.L.; Soares, M.P.; Araújo, D.S.D.; Meira-Neto, J.A.A. 2001. Influence of soil physical properties on plants of the muçununga ecosystem, Brazil. *Folia Geobotanica*, 47: 29-39.
- Stríkis, N.M.; Cruz Junior, F.W.; Cheng, H.; Karmann, I.; Edwards, R.L.; Vuille, M.; Wang, X.; Paula, M.S.; Novello, V.F.; Auler, A.S. 2011. Abrupt variations in South American monsoon rainfall during the Holocene based on a speleothem record from central-eastern Brazil. *Geology*, 39: 1075-1078.
- Stuiver, M.; Reimer, P.J.; Braziunas, T.F. 1998. High-precision radiocarbon age calibration for terrestrial and marine samples. *Radiocarbon*, 40: 1127-1151.
- Von Post, L. 1946. The prospect for pollen analysis in the study of the Earth's climatic history. *New Phytologist*, 45: 193-217.
- Wilson, G.P.; Lamb, A.L.; Leng, M.J.; Gonzalez, S.; Huddartd, D. 2005. Variability of organic  $\delta^{13}\text{C}$  and C/N in the Mersey Estuary, U.K. and its implications for sea-level reconstructions studies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64: 685-698.