

Les refuges à *Podocarpus* sp. pl. de la forêt atlantique brésilienne : une analyse du passé pour mieux les protéger dans le futur

Marie-Pierre LEDRU¹
Maria Luisa FERRAZ SALATINO²

¹ Ird, Ur 032 Great Ice
Apartado Postal 17.12.857
Quito
Équateur

² Universidade de São Paul
Departamento de Biociências
São Paulo SP
Brésil



La forêt atlantique sur le littoral brésilien. Cette forêt est la mieux préservée aujourd'hui en raison des versants abrupts peu propices à l'agriculture. Elle s'étend sur le littoral entre 5° et 30° S de latitude et comprend l'une ou l'autre espèce de *Podocarpus* selon sa localisation.

© M.-P. Ledru/Ird.

RÉSUMÉ

LES REFUGES À *PODOCARPUS* SP. PL. DE LA FORÊT ATLANTIQUE BRÉSILIENNE : UNE ANALYSE DU PASSÉ POUR MIEUX LES PROTÉGER DANS LE FUTUR

La forêt pluviale atlantique est la deuxième pour la biodiversité après la forêt amazonienne. Située en grande partie dans les régions les plus agricoles du Brésil, elle a subi d'intenses déforestations au cours des deux derniers siècles. Aujourd'hui ne subsiste que 7 % de sa couverture d'origine, pour la plupart des îlots de forêt ou une réserve écologique. Dans le but de définir l'expansion de la forêt atlantique pendant le quaternaire, nous avons inventorié les herbiers afin de localiser les populations des trois espèces endémiques de *Podocarpus* et extrait l'ADN des feuilles de 26 populations. Leur distribution actuelle est très étendue, entre l'équateur et 30° S. La palynologie caractérise l'évolution temporelle des populations, la génétique permet de délimiter leur territoire d'expansion : entre 5° et 15° S, on retrouve les *P. sellowii* qui se sont développés il y a 16 000 ans ; entre 15° et 23° S, des populations de *P. lambertii* ou *sellowii* se sont développées à plusieurs reprises depuis la dernière glaciation ; entre 23° et 30° S, *P. lambertii* est apparu en même temps que *Araucaria*, il y a 3 000 ans. Le croisement de ces données permet de reconstituer les limites d'expansion pour des populations très dispersées aujourd'hui. Les refuges de la forêt atlantique que nous avons ainsi identifiés permettront à la forêt de survivre lorsque les conditions climatiques ne lui seront plus favorables et de se développer lorsque celles-ci redeviendront humides. Leur protection est donc cruciale pour l'avenir de la forêt atlantique et de sa biodiversité.

Mots-clés : forêt pluviale atlantique, *Podocarpus*, palynologie, changement climatique, refuge interglaciaire, Brésil.

ABSTRACT

PODOCARPUS SP.PL. REFUGIA IN BRAZIL'S ATLANTIC FOREST: ANALYSING THE PAST TO IMPROVE FUTURE PROTECTION

The Atlantic rainforest has the second highest biodiversity in Brazil. It has been shrinking rapidly in area as a result of intensive deforestation, and only 7% of the original cover now remains, as isolated patches or in ecological reserves. In order to obtain new information on the distribution of the Atlantic rainforest during the Quaternary, we examined herbarium data to locate relevant populations and extracted DNA from fresh leaves from 26 populations. The present-day distribution of endemic *Podocarpus* populations shows that they are widely dispersed across eastern Brazil, and that the expansion of *Podocarpus* recorded in single Amazonian pollen records may have originated from either western or eastern populations. Genetic analysis enabled us to determine the boundaries of their regional expansion: northern and central populations of *P. sellowii* appeared between 5° and 15° S some 16,000 years ago; populations of *P. lambertii* or *sellowii* have appeared between 15° and 23° S at different times since the last glaciation at least; and *P. lambertii* appeared between 23° and 30° S during the recent expansion of *Araucaria* forests. The combination of botanical, pollen, and molecular analyses proved to be a rapid means of inferring distribution boundaries for sparse populations and their regional evolution within tropical ecosystems. Today the rainforest refugia we identified have become hotspots that are crucial to the survival of the Atlantic forest under unfavourable climatic conditions and, as such, offer the only possible opportunity for this type of forest to expand in the event of future climate change.

Keywords: Atlantic rainforest, *Podocarpus*, palynology, climate change, interglacial refugia, Brazil.

RESUMEN

LOS REFUGIOS DE *PODOCARPUS* SP. PL. DE LA SELVA ATLÁNTICA BRASILEÑA: UN ANÁLISIS DEL PASADO PARA UNA MEJOR PROTECCIÓN EN EL FUTURO

En Brasil, la selva pluvial atlántica ocupa, después de la selva amazónica, el segundo lugar en términos de biodiversidad, pero está mucho más amenazada que aquella. Situada en gran parte en las regiones más agrícolas del centro del país, ha sufrido una intensa deforestación a lo largo de los dos últimos siglos. Hoy en día subsiste apenas un 7% de su cobertura original, constituida en su mayor parte por islotes de selva en las vertientes de la cadena montañosa que bordea el litoral atlántico y, a veces, bajo la forma de reserva ecológica. Se realizó un estudio con el fin de caracterizar la distribución actual y pasada de las coníferas del género *Podocarpus* en Brasil, y de definir la extensión de la selva atlántica durante el Cuaternario. Se inventariaron los herbarios disponibles a fin de localizar las poblaciones de las tres especies endémicas pertenecientes al género y se extrajo el ADN de las hojas de 26 poblaciones. La palinología permitió caracterizar la evolución temporal de las poblaciones y la genética delimitar su territorio de expansión: entre 5° y 15° S se encuentran los *P. sellowii*, que se desarrollaron hace aproximadamente 16 000 años; entre 15° y 23° S se desarrollaron poblaciones de *P. lambertii* o *P. sellowii* en varias ocasiones desde la última glaciación; y entre 23° y 30° S, *P. lambertii* apareció al mismo tiempo que las araucarias, hace aproximadamente 3000 años. Estos datos permiten reconstruir los límites de expansión de poblaciones arbóreas hoy muy dispersas. Los refugios forestales así identificados posibilitarán que la selva pluvial atlántica sobreviva en condiciones climáticas poco favorables y se desarrolle cuando tales condiciones se tornen más húmedas. La protección de esos refugios es pues crucial para el porvenir de la selva pluvial atlántica y su biodiversidad.

Palabras clave: selva pluvial atlántica, *Podocarpus*, palinología, cambio climático, refugio interglaciario, Brasil.

Introduction

Les forêts tropicales sont doublement menacées aujourd'hui par l'homme et le réchauffement climatique et risquent d'avoir complètement disparu avant d'avoir été étudiées et comprises (MYERS *et al.*, 2000). Cela est le cas de la forêt atlantique brésilienne (AUBRÉVILLE, 1961). Afin de mieux comprendre la distribution actuelle et passée de cet écosystème, une étude récente (LEDRU *et al.*, 2007) a été réalisée en ce qui concerne plus particulièrement les conifères endémiques de la forêt atlantique appartenant au genre *Podocarpus*. Ces conifères, reliques du Gondwana et caractéristiques de l'hémisphère sud, ont été abondamment utilisés par les paléoenvironmentalistes pour les reconstitutions de la variabilité climatique du quaternaire (LEDRU *et al.*, 2001). Malgré cela, le déterminisme de leur répartition n'est pas encore bien compris. Trois espèces endémiques sont distinguées aujourd'hui au Brésil : *Podocarpus lambertii* Klotzsch, *P. sellowii* Klotzsch ex-Endl. et *P. brasiliensis* Laubenfels (LAUBENFELS, 1985). Ces trois espèces sont présentes dans la forêt atlantique (les deux premières) ou dans les cerrados (les deux dernières). Toutefois, *P. sellowii* et *P. lambertii* peuvent se trouver ensemble sur la même parcelle et *P. sellowii* se développe de 5° N jusqu'à 30° S de latitude, du niveau de la mer à 1 800 m d'altitude. Toutes ces populations, extrêmement fragmentées, répondent à une même condition climatique nécessaire : un apport constant d'humidité qui peut être édaphique comme, par exemple, les populations de forêt-galerie, qui peut être atmosphérique, c'est le cas des populations des forêts de nuage, ou qui peut être climatique, c'est-à-dire une distribution de la pluie sur toute l'année, au sud et sur le littoral du Brésil (OLIVEIRA FILHO, FONTES, 2000 ; OLIVEIRA FILHO *et al.*, 1994).

Pour mener le travail de recherche, ont été, en premier lieu, consultés les botanistes spécialistes



Refuge de forêt atlantique dans le Nordeste, près de Fortaleza. Les *Podocarpus sellowii* se développent dans cette région aride à la faveur de l'humidité apportée par les alizés et retenue sur les reliefs.

© M.-P. Ledru/Ird.

de ces forêts, puis les spécimens d'herbier ont été examinés. Les premiers résultats, très confus, ne permettaient pas de préciser les limites écologiques des distributions spatiales. Ainsi, en second lieu, il a été fait appel à la biologie moléculaire afin de retracer les éventuels liens de parenté entre les différentes mosaïques de forêt sur la totalité du territoire brésilien. Ces résultats, confrontés à ceux de la palynologie, ont permis de mieux comprendre le rôle que jouent ces populations de forêt humide dans la préservation de la forêt atlantique soumise à la succession des cycles glaciaire-interglaciaire du Quaternaire. La combinaison de ces trois disciplines, botanique, biologie moléculaire et palynologie, s'avère essentielle pour préciser le cadre d'évolution de la forêt tropicale, avec l'espoir qu'elle contribuera à sa préservation pour son évolution future. Cette présentation constitue une synthèse illustrée des résultats obtenus lors de l'étude (LEDRU *et al.*, 2007), grâce au projet financé par la Fundação Amparo Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), le Mae-Brésil et un accord de coopération scientifique entre le CNPq (Brésil) et l'Ird (France).

La forêt pluviale atlantique : une forêt disparue avant d'avoir révélé ses secrets

La forêt pluviale atlantique est la deuxième pour la biodiversité après la forêt amazonienne et elle est beaucoup plus menacée que cette dernière (figure 1). En effet, son territoire se situant en grande partie dans les régions les plus agricoles du centre du Brésil, elle a subi d'intenses déforestations au cours des deux derniers siècles. Aujourd'hui, seuls 7 % de sa couverture d'origine sont observés, constitués pour la plupart d'îlots de forêt accrochés aux versants de la chaîne de montagne bordant le littoral atlantique ou bien sous forme de réserve écologique. Pendant longtemps, il était considéré que les forêts du nord, du centre, du sud et de l'est du Brésil constituaient des domaines de forêt distincts. Des analyses statistiques réalisées sur des inventaires forestiers de populations disséminées sur tout le Brésil ont permis de revoir ces définitions (OLIVEIRA FILHO, FONTES, 2000). En

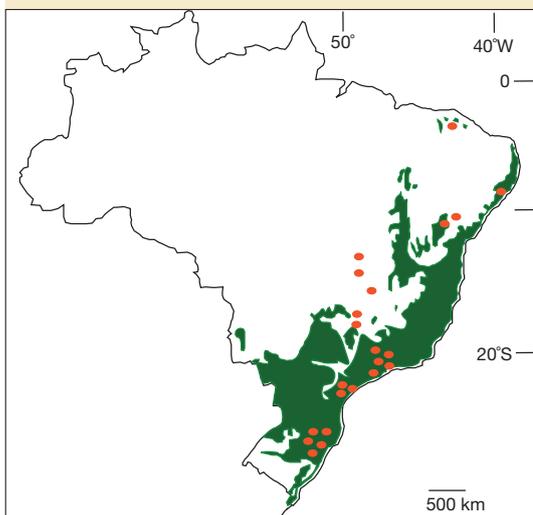


Figure 1. Carte du Brésil montrant en vert la localisation de la forêt atlantique *lato sensu* et en rouge la répartition des populations de *Podocarpus* analysées pour cette étude.

effet, elles ont montré qu'il s'agissait d'un seul et unique domaine de forêt : la forêt atlantique *lato sensu*. Cette définition englobe les forêts ombrophiles denses, ombrophiles ouvertes, ombrophiles mixtes, semi-décidues et décidues, la mangrove, la restinga, la végétation dunaire, les estuaires, les arbustes d'altitude (JOLY *et al.*, 1999).

Cette nouvelle définition a permis de réaliser un grand pas pour la préservation de la forêt atlantique : en évaluant son étendue originelle, il devient possible de comprendre l'ampleur de sa destruction. Or, aux destructions d'origine anthropique, s'ajoute depuis peu un autre facteur de disparition de cette forêt tropicale : le changement climatique. Mais, dans le passé, quel avait été son comportement face aux changements climatiques ayant affecté les basses latitudes sud-américaines ? Afin de répondre à cette question, l'équipe de recherche a effectué une synthèse des résultats des analyses palynologiques ayant enregistré les grains de pollen de *Podocarpus* entre l'équateur et le tropique du Capricorne.

Les évolutions climatiques quaternaires de la forêt atlantique

Les grains de pollen de *Podocarpus* sont retrouvés dans trois domaines actuels de végétation : la forêt atlantique, la forêt amazonienne et le cerrado. À chaque fois, ils se trouvent associés à des taxons particuliers.

Dans le sud du Brésil, une augmentation des fréquences des grains de pollen des genres *Podocarpus*, *Hedyosmum*, *Weinmannia* et *Ilex* est interprétée en tant que développement de la forêt de nuage et, lorsque s'ajoute le genre *Araucaria*, expansion de la forêt d'araucaria. Le développement de la forêt de nuage y est relativement récent, et remonte à moins de 3 000 ans. Le développement de la forêt d'araucaria est encore plus récent, puisqu'il date de moins de 1 000 ans (LEDRU *et al.*, 1994). Pour les périodes plus anciennes, un seul enregistrement est disponible à ce jour : il s'agit du site de Colônia, près de la ville de São Paulo. *Podocarpus* est retrouvé entre 27 000 et 21 000 ans, entre 60 000 et 45 000 ans et entre 100 000 et 90 000 ans avant le présent.

Dans le premier cas, il est associé aux espèces de la forêt de nuage humide et froide, dans les autres cas aux espèces de la forêt semi-décidue (LEDRU *et al.*, 1996, 2006, 2007).

En Amazonie, l'association *Podocarpus-Myrsine-Ilex*, quelquefois accompagnée de *Hedyosmum-Weinmannia*, est enregistrée à deux reprises, au début de la déglaciation, environ 18 000 ans avant le présent, et avant le maximum glaciaire, vers 25 000 ans (LEDRU, 2002).

Dans le cerrado, *Podocarpus* est associé à *Ilex* et *Myrsine*, des taxons qui se retrouvent aussi dans les forêts des Andes. Une augmentation abrupte des fréquences de *Podocarpus* est enregistrée dans le nord et le centre du Brésil entre 16 000 et 15 000 ans avant le présent, suivie d'un développement de la forêt semi-décidue (LEDRU, 2002 ; LEDRU *et al.*, 2006).

Les enregistrements palynologiques et notamment les fluctuations des fréquences des *Podocarpus* montrent que des changements importants ont eu lieu dans la répartition spatiale de la forêt atlantique depuis la dernière glaciation.



Refuge de *Podocarpus* dans l'État de Bahia. Les *Podocarpus sellowii* se développent à l'intérieur de « canaux » karstiques qui leur assurent une humidité permanente.

© M.-P. Ledru/Ird.

Quel lien entre les multiples fragments de forêt ?

Toutefois, les variations enregistrées par les grains de pollen sont très sporadiques et isolées : seuls sont disponibles une dizaine de sites palynologiques pour reconstituer les végétations sur la totalité du territoire brésilien. Des différences qu'il est parfois difficile d'expliquer sont observées d'un site à l'autre. La biologie moléculaire permet de reconstituer des parentés évolutives communes sur un plus vaste territoire et de relier entre elles les populations actuelles ainsi que les diagrammes palynologiques caractérisant une même évolution.

Les feuilles de 26 populations des trois espèces endémiques de *Podocarpus* réparties entre 30° S de latitude et l'équateur, entre 0 et 1 800 m d'altitude, ont été récoltées afin de procéder à l'extraction de leur ADN (tableau 1) à partir de protocoles et à l'aide de logiciels publiés (Vos *et al.*, 1995 ; MACHALAKIS, EXCOFFIER, 1996 ; SWOFFORD, 2002). Les résultats (figure 2) montrent tout d'abord que *P. brasiliensis* et *P. sellowii* ne font qu'une seule espèce, portant le nombre d'espèces endémiques à

deux au lieu de trois. Ensuite, une nette séparation est observée entre les groupes à *P. lambertii* et ceux à *P. sellowii*. Les *P. sellowii* se séparent eux-mêmes en deux groupes, l'un situé entre les latitudes 5° et 17° S et l'autre entre 17° et 24° S. Si la zonation principale de *P. lambertii* reste le sud du Brésil où il est associé à *Araucaria angustifolia*, il montre une plus ample distribution que *P. sellowii* puisqu'on le retrouve du nord au sud sous forme de mosaïques isolées ou de forêts.

Tableau 1.

Sites où les feuilles de *Podocarpus* destinées aux analyses de biologie moléculaire ont été récoltées avec leurs coordonnées géographiques. Les codes se rapportent aux numéros de la figure 2.

Code	Herbier	Espèce	Altitude (m)	Latitude Sud	Longitude Ouest
1	Ufce	<i>P. lambertii</i>	880	14° 14'	38° 56'
2	Ufce	<i>P. sellowii</i>	1 100	8° 18'	36°
3	Spf	<i>P. cf. lambertii</i>	1 400	13° 32'	41° 57'
4	Spf	<i>P. sellowii</i>	1 000	13° 7'	41° 7'
5	Spf	<i>P. sellowii</i>	1 000	14° 13'	47° 51'
6	Spf	<i>P. brasiliensis</i>	750	15° 86'	47° 9'
7	Spf	<i>P. sellowii</i>	1 100	19° 17'	43° 35'
8	Spf	<i>P. lambertii</i>	1 100	19° 17'	43° 35'
9	Esal	<i>P. sellowii</i>	1 050	21° 33'	44° 38'
10	Spf	<i>P. lambertii</i>	1 200	22° 75'	46° 14'
11	Spf	<i>P. sellowii</i>	950	20° 11'	46° 25'
12	Spf	<i>P. lambertii</i>	1 700	22° 73'	45° 59'
13	Pmsp	<i>P. sellowii</i>	1 100	23° 59'	46° 45'
14	Esal	<i>P. sellowii</i>	0	25° 01'	47° 92'
15	Spf	<i>P. sellowii</i>	26	25° 8'	48° 6'
16	Spf	<i>P. lambertii</i>	875	25° 43'	49° 08'
17	Spf	<i>P. sellowii</i>	1 200	25° 47'	48° 33'
18	Paca	<i>P. lambertii</i>	970	29° 44'	50° 58'
19	Paca	<i>P. lambertii</i>	466	30° 34'	52° 44'
20	Spf	<i>P. lambertii</i>	267	30° 21'	53° 37'
21	Spf	<i>P. lambertii</i>	351	30° 51'	53° 09'
22	Spf	<i>P. lambertii</i>	466	30° 34'	52° 44'
23	Spf	<i>P. cf. montanus</i>	150	42° 3'	72° 15'
24	Spf	<i>P. parlatorei</i>	2 210	18° 36'	64° 01'
25	Spf	<i>P. parlatorei</i>	2 370	18° 32'	64° 02'
26	Spf	<i>P. parlatorei</i>	1 700	24° 01'	65° 23'

Esal : Universidade de Lavras ; Paca : Porto Alegre Colegio Anchieta ; Pmsp : Prefeitura Municipal de São Paulo ; Ufce : Universidade Federal do Ceara.

Une histoire régionale différente selon la contrainte climatique

Le croisement des données issues de la botanique, de la palynologie et de la biologie moléculaire a permis de délimiter un territoire évolutif commun pour chacun des groupes de populations. Trois régions principales sont ainsi distinguées, qui correspondent à trois histoires climatiques de la forêt atlantique. L'une est localisée entre 5° et 15° S, et montre que *P. sellowii* peuplait la forêt

atlantique du nord et du centre du Brésil il y a environ 16 000 ans. Aujourd'hui, il est représenté par quelques îlots sur les sommets des montagnes exposées aux alizés. La deuxième région, entre 15° et 23° S, est formée à la fois de *P. sellowii* et *P. lambertii* qui se sont développés tour à tour en fonction des conditions climatiques. Ainsi, la forêt d'araucaria était bien développée entre 60 000 et 45 000 ans, alors que c'est plutôt de la forêt semi-décidue qui s'étendait entre 27 000 et 21 000 ans et entre 100 000 et 90 000 ans avant le présent. Enfin, dans la troisième région, comprise entre 23° et 30° de latitude Sud, seul *P. lambertii* se propage depuis 3 000 ans dans le sud du Brésil (LEDRU *et al.*, 2007).

Homme, climat, quel futur pour la forêt atlantique ?

L'expansion passée de ces populations s'est faite très rapidement, à la faveur d'un changement climatique qui leur était favorable. Mais pour pouvoir répondre aussi rapidement à un changement climatique, les distances et l'éloignement des différentes populations doivent être réduits, comme il est possible de l'observer aujourd'hui dans le Nordeste ou dans les montagnes du centre du Brésil. Les résultats obtenus montrent clairement que la destruction de l'un ou l'autre de ces îlots de forêt augmentera la distance de rapprochement et pourra empêcher l'expansion de la forêt. Ces refuges actuels contribuent donc à la régénération de la forêt et au brassage de sa biodiversité lorsque se produira une expansion de la forêt atlantique. La préservation de ces refuges, aujourd'hui fortement menacés car localisés dans des régions économiquement pauvres, est essentielle à la survie de cette forêt face aux changements climatiques à venir. Depuis son arrivée sur le continent sud-américain, il y a environ 12 000 ans, l'homme a façonné le paysage afin de pouvoir y vivre et y survivre. À ces aménagements (construction de villages, pratique de la culture en terrasse, déboisements, développement de méthodes d'irrigation) se sont ajoutées les contraintes naturelles (variation du climat, éruption volcanique, glissement de terrain). Ces impacts sont-ils irréversibles pour l'écosystème ? Quel est le seuil à partir duquel cette action conjointe de l'homme et du climat devient irréversible et entraîne la création d'un nouvel environnement ? Ces questions sont posées aujourd'hui alors que les décisions politiques de croissance économique ne sont pas en phase avec le problème de la transformation d'un paysage et de la dis-

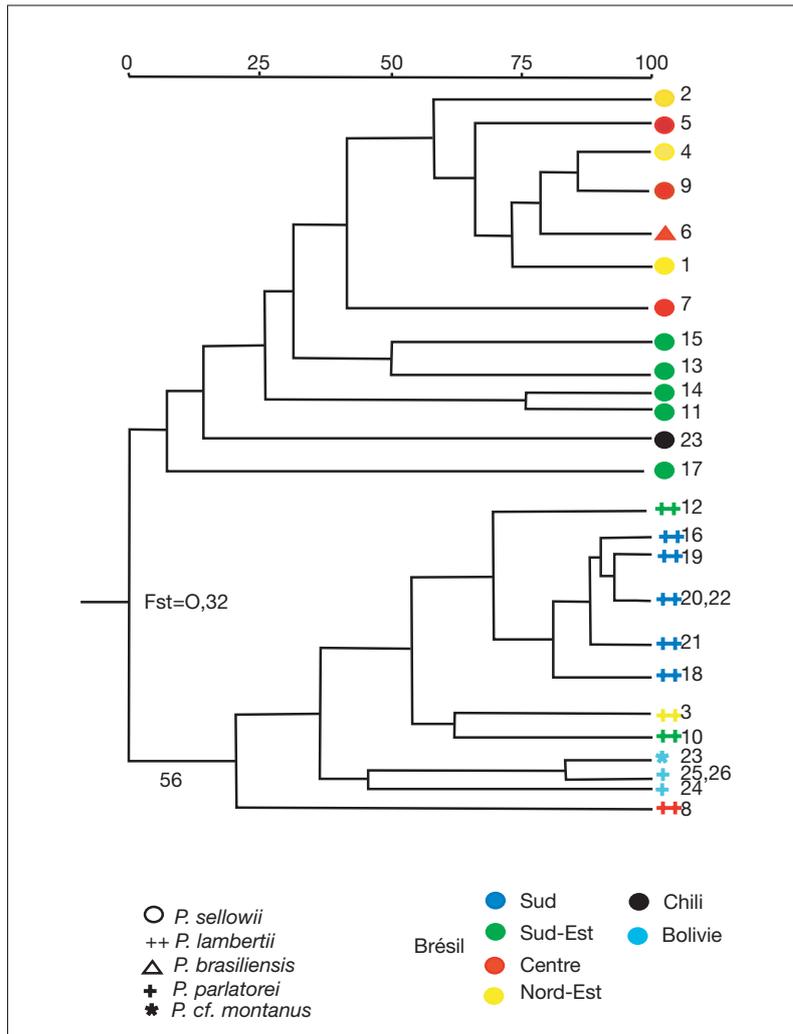


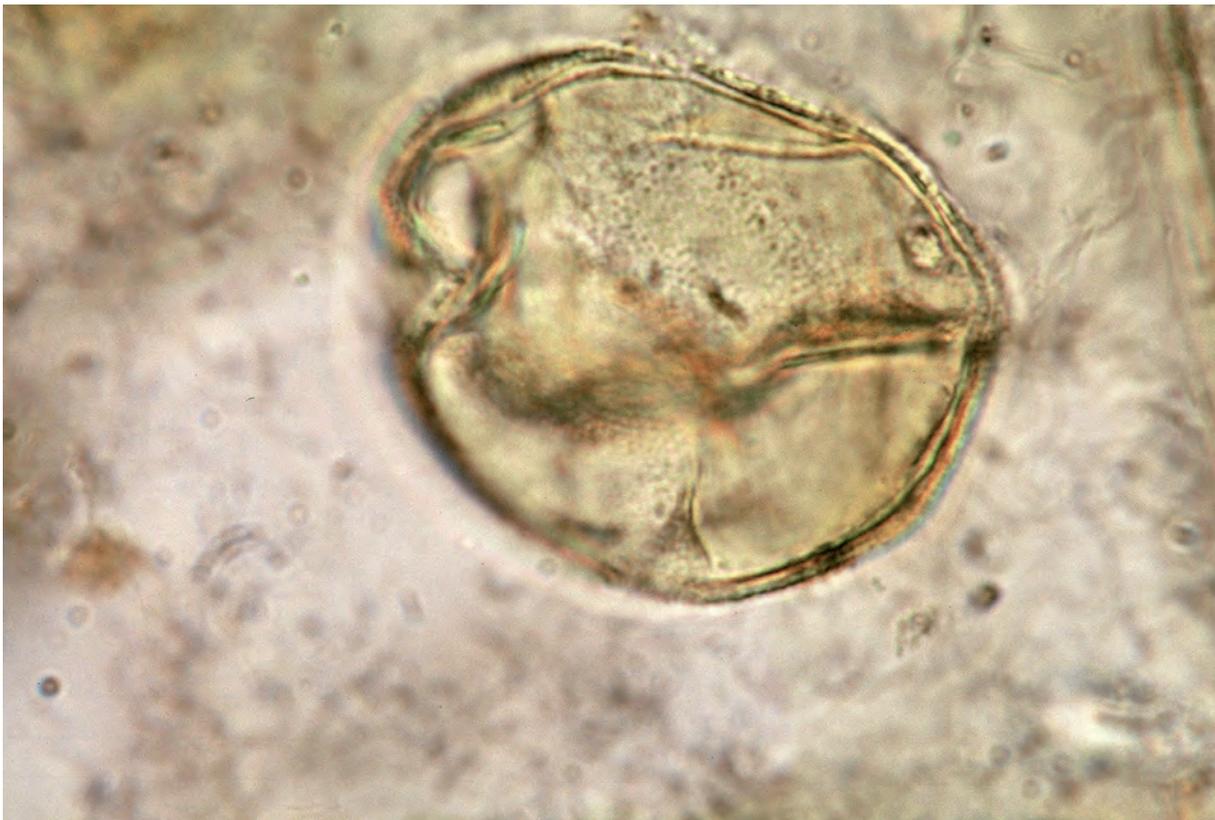
Figure 2.

Dendrogramme Upgma montrant la relation entre toutes les populations de *Podocarpus* analysées, basée sur la distance de Jacard. Les numéros correspondent à ceux du tableau I. Les couleurs indiquent les régions où les échantillons ont été prélevés.

ponibilité des ressources naturelles sur lesquelles comptent les générations futures. Ces enjeux sont d'autant plus importants dans les pays en développement où la pauvreté des populations constitue une pression supplémentaire sur leurs ressources naturelles et où l'environnement est perçu comme un espace où se développent les activités humaines.



Grain de pollen de *Podocarpus* sp. grossi 1 000 fois. Ce grain de pollen facile à identifier est un excellent marqueur pour reconstituer les expansions passées de la forêt atlantique.
© M.-P. Ledru/Ird.



Grain de pollen d'*Araucaria angustifolia* grossi 1 000 fois. *A. angustifolia* s'étend dans le sud du Brésil avec *Podocarpus lambertii* depuis 3 000 ans.
© M.-P. Ledru/Ird.

Références bibliographiques

- AUBRÉVILLE A., 1961. Étude écologique des principales formations végétales du Brésil et contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne. Nogent-sur-Marne, France, Centre technique forestier tropical, 268 p.
- JOLY C. A., AIDAR M. P. M., KLINK C. A., MCGRATH D. G., MOREIRA A. G., MOUTINHO P., NEPSTAD D. C., OLIVEIRA A. A., POTT A., RODAL M. J. N., SAMPAIO E. V. S. B., 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems : implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*, 51 : 331-348.
- LAUBENFELS D. J. (DE), 1985. A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*. *Blumea*, 30 : 251-278.
- LEDRU M.-P., BEHLING H., FOURNIER M., MARTIN L., SERVANT M., 1994. Localisation de la forêt d'*Araucaria* du Brésil au cours de l'Holocène. Implications paléoclimatiques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 317 : 517-521.
- LEDRU M.-P., SOARES BRAGA P. I., SOUBIÈS F., FOURNIER M., MARTIN L., SUGUIO K., TURCQ B., 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (southern Brazil) : evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123 : 239-257.
- LEDRU M.-P., CAMPELLO R. C., LANDIM DOMINGUEZ J. M., MARTIN L., MOURGUIART P., SIFEDDINE A., TURCQ B., 2001. Late-glacial cooling in Amazonia inferred from pollen at Lagoa do Caçó, northern Brazil. *Quaternary Research*, 55 : 47-56.
- LEDRU M.-P., 2002. Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. *In* : The cerrados of Brazil : Ecology and natural history of a neotropical savanna. Oliveira P. S., Marquis R. J. (éd.). New York, États-Unis, Columbia University Press, p. 33-52.
- LEDRU M.-P., CECCANTINI G. T., PSENDEN L. C. R., LOPEZ J. A., GOUVEIA S. E. M., RIBEIRO A. S., 2006. Millennial-scale vegetation and climatic changes in a northern cerrado since the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews*, 25 : 1110-1126.
- LEDRU M.-P., SALATINO M. L. F., CECCANTINI G. T., SALATINO A., PINHEIRO F., PINTAUD J.-C., 2007. Regional assessment of the impact of climatic change on the distribution of a tropical conifer in the lowlands South America. *Diversity and Distributions*, 13 : 761-771.
- LEDRU M.-P., MOURGUIART P., RICCOMINI C., 2008. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last Interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, on line.
- MACHALAKIS Y., EXCOFFIER L., 1996. A genetic estimation of population subdivision using distances between alleles with special reference for microsatellite loci. *Genetics*, 142 : 1061-1064.
- MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., FONSECA G. A. B. D., KENT J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 : 853-858.
- OLIVEIRA FILHO A. T., VILELA E. A., GAVILANES M. L., CARVALHO D. A., 1994. Comparison of woody flora and soils of six areas of montane semideciduous forest in southern Minas Gerais. *Edinburgh Journal of Botany*, 51 : 355-389.
- OLIVEIRA FILHO A. T., FONTES M. A. L., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forest in southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica*, 32 : 793-810.
- OLIVEIRA FILHO A. T., CARVALHO D. A., FONTES M. A. L., VAN DEN BERG E., CURI N., CARVALHO W. A. C., 2004. Variações estruturais do compartimento arboreo de uma floresta semi-decídua alto-montana na chapada das Perdizes, Carrancas, MG. *Revista Brasileira Botânica*, 27 : 291-309.
- SWOFFORD D. L., 2002. Phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods) version 4.0.b.10. Sunderland, MA, États-Unis, Sinauer Associates.
- VOS P., HOGERS R., BLEEKER M., REIJANS M., VAN DE LEE T., HORNES M., FRIJTERS A., POT J., PELEMAN J., KUIPER M., ZABEAU M., 1995. AFLP : a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23 : 4407-4414.