Relações florísticas entre as fitofisionomias florestais da Cadeia do Espinhaço, Brasil

LUCIANA HIROMI YOSHINO KAMINO¹ ARY TEIXEIRA DE OLIVEIRA-FILHO² JOÃO RENATO STEHMANN^{1*}

- ¹ Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.
- ² Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil.
- * e-mail: stehmann@icb.ufmg.br

RESUMO

A Cadeia do Espinhaço é uma formação de montanhas que se estende no sentido norte-sul, da Bahia até Minas Gerais, sob influência fitogeográfica dos domínios da Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga. As florestas encontradas nessa formação ocorrem em altitudes acima de 700m, sendo pouco conhecidas floristicamente. O objetivo do presente trabalho foi analisar as relações florísticas entre 18 áreas de floresta baseado na composição de sua flora arbórea, bem como os padrões de distribuição das espécies associados às variáveis geo-climáticas. A listagem totalizou 1.107 espécies. As espécies arbóreas de ampla distribuição no Espinhaço (12 ou mais áreas) representaram apenas 2,6% do total amostrado e as espécies consideradas de ocorrência restrita (uma ou duas áreas) totalizaram 49% desse total. O dendrograma de similaridade florística produzido por análise de agrupamento classificou as áreas em quatro regiões: (a) Quadrilátero Ferrífero, (b) Chapada de São Domingos, (c) Espinhaço Central, em Minas Gerais e Bahia, e (d) Disjunções Setentrionais da Chapada Diamantina. A distinção entre as regiões está provavelmente relacionada com a latitude, a precipitação e a altitude. Foi observada uma considerável riqueza de espécies arbóreas ao longo da Cadeia do Espinhaço, sendo o Quadrilátero Ferrífero e o extremo norte da Chapada Diamantina as regiões mais rica e mais pobre, respectivamente. Há uma carência de dados florísticos para a região compreendida entre o norte de Minas Gerais e o centro-sul da Bahia.

ABSTRACT

The Espinhaço Range is a mountain chain that stretches from North to South in the Brazilian states of Bahia and Minas Gerais, under the influence of three phytogeographic domains: Atlantic Forest, Cerrado (woody savanna) and Caatinga (thorn woodland). Most forests found throughout the range occur above 700m of altitude, but their species composition is poorly known. The purpose of the present contribution was to analyze the floristic relationships among 18 forest areas based on tree species checklists and the species distribution patterns associated to geo-climatic variables. The number of species in the checklists was 1,107. Species of wide-range distribution (found in 12 or more areas) represented only 2,6% of the total while those with restrict distribution (one or two areas) encompassed 49%. The floristic similarity dendrogram produced

by cluster analysis classified the areas into four regions: (a) Quadrilátero Ferrífero, (b) Chapada de São Domingos, (c) Central Espinhaço, in the Minas Gerais and Bahia, and (d) septentrional disjunctions of Chapada Diamantina. The distinction among the four regions is probably related to latitude, rainfall and altitude. It was observed a considerable species richness throughout the Espinhaço Range, although species richness also varied strikingly with the richest and poorest regions at the Quadrilátero Ferrífero and northern Chapada Diamantina, respectively. There is a remarkable scarcity of floristic data for the region extending from northern Minas Gerais to central-southern Bahia.

Introdução

A Cadeia do Espinhaço é a segunda mais longa formação de montanhas do Brasil e se estende por mais de mil quilômetros na direção norte-sul, apresentando seu limite setentrional na serra da Jacobina (10°00'S), e meridional na serra do Ouro Branco, próxima de Ouro Preto (21°25'S). Sua extensão longitudinal (40°10' a 44°30'W) varia aproximadamente entre 50 e 100km e as altitudes, em geral entre 700 e 1.100m, podendo chegar aos 2.000m (Giulietti et al., 1987; Harley, 1995). Sua extensão longitudinal (40°10' a 44°30'W) varia aproximadamente entre 50 e 100km e as altitudes, em geral variam entre 700 e 1.100m, podendo chegar aos 2.000m (Giulietti et al., 1987; Harley, 1995). Constitui um divisor de águas entre a bacia hidrográfica do rio São Francisco, a oeste, e as bacias dos rios que drenam para o Atlântico, a leste (Vieira et al., 2005). A Cadeia é constituída por dois blocos principais: a serra do Espinhaço, cujos limites ao norte ficam nas elevações isoladas da área do Monte Verde e Montezuma (MG), e a Chapada Diamantina (BA), constituída por terrenos baixos e elevações acima de 1000 m de altitude, que ficam reduzidas e bem afastadas entre si (Harley, 1995; Pirani et al., 2003).

O clima da Cadeia do Espinhaço é do tipo mesotérmico com verões brandos e estação chuvosa no verão (Galvão & Nimer, 1965). O índice pluviométrico anual varia consideravelmente, entre 750 e 1.600mm, mas precipitações concentram-se em um período de sete a oito meses com um período seco de três a quatro meses (Magalhães, 1954; Galvão & Nimer, 1965). Os solos da Cadeia do Espinhaço são oriundos da decomposição de quartzitos e arenitos, caracteristicamente pedregosos, pobres, ácidos e arenosos, secos e com baixa capacidade de retenção de água (Ferreira & Magalhães, 1977).

A vegetação da Cadeia inclui uma série de estratos altitudinais onde são encontrados, no mais elevado, campos rupestres e matas nebulares; no intermediário, cerrados, campos e florestas semidecíduas e perenifólias; e, no mais baixo, uma variada combinação com as fitofisionomias das terras baixas adjacentes (Harley, 1995). No entanto, a cobertura vegetal dominante na Cadeia do Espinhaço é o campo rupestre (Giulietti et al., 1987), vegetação que cresce sobre pedregulhos ou rochas, em solos rasos ou pedregosos de origem recente, ou ainda em depósitos arenosos (Giulietti & Pirani, 1988). Os campos rupestres geralmente ocupam altitudes acima de 900 m, em conjunto ou entremeando os grandes afloramentos rochosos. A importância dos campos rupestres e da vegetação rupícola na Cadeia do Espinhaço deve-se à sua grande extensão, riqueza de espécies, expressiva diversidade genética e alto grau de endemismo (Giulietti et al., 1987; Harley, 1995; Zappi et al., 2003).

O mosaico de fitofisionomias do Espinhaço é encontrado de norte a sul, mas a paisagem e a composição da flora sofrem forte influência dos três grandes domínios fitogeográficos brasileiros percorridos pela Cadeia e que podemos chamar de Setores. O Setor Sul, a sul de Belo Horizonte e ao redor de Ouro Preto, em Minas Gerais, está localizado dentro do domínio da Mata Atlântica; o Setor Central, que inclui a Serra do Cipó e a região de Diamantina, também em Minas Gerais, ocorre no domínio do Cerrado; e o Setor Norte, que compreende toda a Chapada Diamantina, na Bahia, está inserido no domínio da Caatinga (Harley, 1995). A região de Grão Mogol, no norte de Minas Gerais, pode ser considerada como intermediária entre os dois últimos devido à sua posição geográfica.

As florestas da Cadeia do Espinhaço variam consideravelmente em composição e estrutura como resposta às condições geo-climáticas, muitas vezes resultando em uma grande heterogeneidade de fitofisionomias em áreas florestais relativamente pequenas (Harley, 1995). Por exemplo, uma floresta de fundo de vale poderá ter caráter perenifólio nas margens do curso d'água

(floresta ripária) e semidecídua nas encostas adjacentes. Muitas florestas que se apresentam na forma de capões de mata podem ter uma mancha de fitofisionomia paludosa perenifólia circundada por outra semidecídua, nos sítios bem drenados (Rizzini, 1979; Meguro et al, 1996a). Além disso, as matas de vale muitas vezes se fundem aos capões e as transições entre todo este conjunto de fitofisionomias podem ser muito graduais (Giulietti et al., 1987, Zappi et al., 2003). A altitude em que as florestas ocorrem pode variar de 400 a 1.700m e isto se reflete de forma marcante na composição e estrutura das florestas. Florestas nebulares perenifólias, por exemplo, ocorrem nos extremos de altitudes, normalmente acima de 1.100m (Harley, 1995). A profundidade do solo também exerce um papel relevante na transição das florestas para as fitofisionomias campestres, onde ocorre frequentemente uma fitofisionomia particular, densa e de pequena estatura, muitas vezes denominada floresta anã ou nanofloresta montana. No Espinhaço, muitas destas nanoflorestas são monodominantes, com destaque de espécies do gênero Eremanthus, quando recebem a denominação popular de candeal (Oliveira-Filho & Fluminhan-Filho, 1999). Além de toda esta variação, ainda ocorrem manchas de floresta decídua nos afloramentos calcáreos da Cadeia, com composição florística muito particular.

Com relação à atual extensão dessas florestas, as da Chapada Diamantina são menores que aquelas encontradas no sul da Serra do Espinhaço. Devido à considerável interferência do homem nessas áreas, não é possível visualizar uma imagem clara dos padrões de diversidade na região. Comparando-se com outras fitofisionomias, Harley (1995) considera as florestas como as mais ameaçadas, as menos estudadas e as mais interessantes em termos de ligações fitogeográficas e da história passada da vegetação no leste da América do Sul. Já existe um número razoável de estudos sobre os padrões florísticos das florestas do Domínio Atlântico, que ocorrem mais ao leste do Brasil (Salis et al., 1995; Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Scudeller et al., 2001; Ferraz et al., 2004; Oliveira-Filho et al., 2005), mas pouco se conhece sobre as que ocorrem na Cadeia do Espinhaço, apesar do crescente número de estudos.

O presente estudo teve como objetivo contribuir para o conhecimento das fitofisionomias florestais da Cadeia do Espinhaço, analisando a composição florística de seu compartimento arbóreo e os padrões de distribuição das espécies associados às variáveis geográficas e climáticas.

MATERIAL E MÉTODOS

Levantamentos florísticos e das variáveis geográficas e climáticas

Foram compiladas da literatura listagens da flora arbórea de 18 áreas de floresta localizadas ao longo da Cadeia do Espinhaço, totalizando uma lista com 1.107 espécies. A listagem de cada área de floresta em questão inclui todo o mosaico de fitofisionomias ali existentes. Possivelmente, devido às dificuldades impostas pela grande heterogeneidade ambiental, a literatura compilada não discrimina as fitofisionomias. As áreas de floresta estão localizadas: seis na Bahia (Gentio do Ouro, Jacobina, Morro do Chapéu, Catolés, Palmeiras e Mucugê) e as outras doze (Diamantina, Grão Mogol, Santa Bárbara, Serra do Cipó, Catas Altas da Noruega, Congonhas do Campo, Nova Lima, Belo Horizonte, Mariana, Ouro Preto, Chapada de São Domingos e Leme do Prado) em Minas Gerais.

A localização geográfica das áreas é indicada na Figura 1; as variáveis ambientais (geográficas e climáticas), número de espécies e as autorias dos estudos são fornecidas nas Tabelas 1 e 2. As médias anuais e as mensais de temperatura e a precipitação foram obtidas junto ao DNMET - Departamento Nacional de Meteorologia do Ministério de Agricultura (1992) ou da Rede Nacional de Agrometeorologia (2004). Para algumas áreas, as médias foram geradas a partir de interpolação entre registros de áreas vizinhas e, ou, aplicação de correção para altitude, seguindo procedimentos descritos por Thornthwaite (1948).

As espécies foram classificadas nas famílias reconhecidas pelo Angiosperm Phylogeny Group (APG II 2003).

Análises florísticas

Para realização das análises florísticas, foram preparados dois bancos de dados contendo informações florísticas e ambientais sobre as 18 áreas de floresta. O banco de dados florísticos consistiu de dados binários de presença/ausência de 1.107 espécies de árvores em cada área. O banco de dados com as variáveis ambientais consistiu de: latitude, longitude, altitude, temperatura média anual, temperaturas médias mensais de julho e de janeiro, diferença térmica entre as médias de julho e de janeiro, precipitação média anual, precipitações médias mensais da estação seca (junhoagosto) e chuvosa (dezembro-fevereiro), distribuição da precipitação (obtida da razão entre as duas médias mensais anteriores) e duração média da estação seca, que foi expressa pelo número de dias de déficit hídrico extraído de um diagrama de Walter (Walter, 1985).

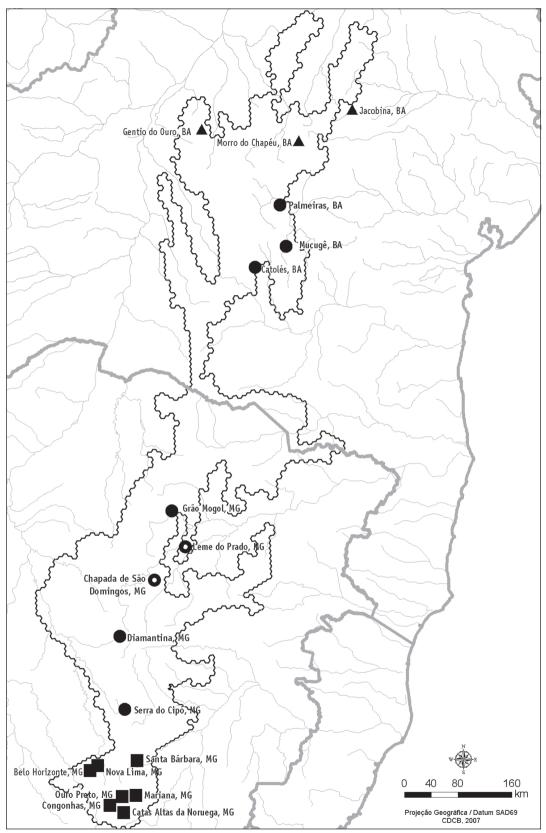


FIGURA 1 - Localização das 18 áreas de fitofisionomias florestais utilizadas nas análises florísticas. As áreas estão classificadas em quatro grupos conforme diagrama gerado pela Análise de Correspondência Canônica (CCA): (■) Quadrilátero Ferrífero; (•) Chapada de São Domingos; (•)Espinhaço Central em Minas Gerais e Bahia; e (▲) Disjunções Setentrionais da Chapada Diamantina.

TABELA 1 - Relação das 18 áreas de fitofisionomias florestais localizadas na Cadeia do Espinhaço utilizadas nas análises florísticas. São fornecidos o nome da localidade, o estado da federação, o código de identificação de cada área, as coordenadas geográficas, número de espécies e as referências dos levantamentos florísticos compilados.

ÁREAS	CÓDIGO	COORDENADAS	NÚMERO DE ESPÉCIES	REFERÊNCIAS
Gentio do Ouro, BA	BAgent	11°26′S 42°30′E	101	J.J. Caldas. (dados inéditos)
Jacobina, BA	BAjaco	11°10′S 40°29′E	164	J.J. Caldas. (dados inéditos)
Morro do Chapéu, BA	BAmorr	11°35′S 41°12′E	103	J.J. Caldas. (dados inéditos)
Catolés, BA	BAcato	13°17′S 41°47′E	297	Zappi <i>et al.</i> (2003)
Palmeiras, BA	BApalm	12°27′S 41°27′E	209	Guedes & Orge (1998)
Mucugê, BA	BAmucu	13°00′S 41°22′E	163	Harley & Simmons (1986)
Serra do Cipó, MG	MGcipo	19°13′S 43°32′E	282	Campos (1995), Meguro <i>et al</i> . (1996a), Meguro <i>et al</i> . (1996b)
Diamantina, MG	MGdiam	18°14′S 43°36′E	248	A.T. Oliveira-Filho (dados inéditos)
Grão Mogol, MG	MGgrao	16°33′S 42°54′E	236	Pirani et al. (2003), Pirani et al. (2004)
Santa Bárbara, MG	MGbarb	19°54′S 43°22′E	189	CETEC (1989), Oliveira-Filho <i>et al.</i> (2005), Pedralli & Teixeira (1997)
Belo Horizonte, MG	MGbelo	20°02′S 44°00′E	192	Meyer (1999), Meyer <i>et al.</i> (2004)
Catas Altas da Noruega, MG	MGcata	20°36′S 43°33′E	215	Brina & Carvalho (2003)
Congonhas do Campo, MG	MGcong	20°30′S 43°44′E	269	M.S. Werneck, W.A.C. Carvalho & S.G. Rezende (dados inéditos)
Nova Lima, MG	MGnovl	19°58′S 43°54′E	209	Werneck (2006), Spósito & Stehmann (2006)
Mariana, MG	MGmari	20°22′S 43°23′E	306	Oliveira-Filho <i>et al</i> . (2005)
Ouro Preto, MG	MGouro	20°23′S 43°34′E	242	Pedralli et al. (1997), Werneck et al. (2000)
Chapada de São Domingos, MG	MGchap	17°29′S 43°08′E	213	Oliveira-Filho et al. (2005)
Leme do Prado, MG	MGleme	17°02′S 42°43′E	239	Oliveira-Filho et al. (2005)

Foi realizada uma classificação florística hierárquica das 18 áreas aplicando o algoritmo de médias ponderadas (UPGMA) aos coeficientes de similaridade de Sørensen entre as áreas através do programa PC-ORD para Windows versão 4.14 (McCune & Mefford, 1999). O resultado dessa análise é apresentado na forma de um dendrograma em que se agrupam progressivamente as amostras mais semelhantes, até que se forme um único grupo. Conforme recomendação de Mueller-Dombois & Ellenberg (1974), foi utilizado o nível de corte de 25% no eixo da escala do dendrograma para separar os grupos florísticos.

Para investigar as relações entre as variações da composição florística e as variáveis geoclimáticas, foi empregada a análise de correspondência canônica, CCA (ter Braak, 1987), utilizando-se também o PC-ORD. A CCA procura extrair padrões inter-relacionados de estrutura dos dados contidos em duas matrizes, no caso, a matriz das espécies e a matriz ambiental. A matriz de espécies foi extraída da matriz de composição florística após a exclusão das espécies que ocorriam em

apenas uma das 18 áreas, restando 767 espécies na matriz final. A matriz ambiental consistiu de seis variáveis geoclimáticas que apresentaram correlações > 0,6 com pelo menos um dos dois primeiros eixos de ordenação, conforme adotado por Oliveira-Filho et al. (2006), selecionadas entre as 12 originais a partir de CCAs preliminares, que indicaram as mais fortemente relacionadas. O teste de permutação de Monte Carlo (ter Braak, 1995) foi aplicado à CCA final para avaliar a significância das correlações encontradas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Listagem de espécies

Os estudos nas 18 áreas de floresta da Cadeia do Espinhaço registraram um total de 1.107 espécies arbóreas, distribuídas em 89 famílias e 357 gêneros (Anexo em: http://www.conservacao.org/publicacoes/mega4_tab1.pdf). As famílias melhor representadas foram Fabaceae com 14,6% do total de espécies, Myrtaceae (8,9%),

TABELA 2 - Relação das 18 áreas de fitofisionomias florestais localizadas na Cadeia do Espinhaco utilizadas nas análises florésticas. São fornecidos os códigos de identificação de cada área, a altitude mediana, as temperaturas médias no ano (T ANO) e nos meses de julho (T JUL) e janeiro (T JAN), diferença térmica entre as médias de julho e de janeiro (T RANGE), as precipitações médias no ano (P ANO) e mensal entre julho e agosto (P JJA) e entre dezembro e fevereiro (P DJF), a distribuição da precipitação (P DIST) e a duração da estação seca (SECA).

CÓDIGO	ALTITUDE (m)	T ANO (°C)	T JUL (°C)	T JAN (°C)	T RANGE	P ANO (mm)	P JJA (mm)	P DJF (mm)	P DIST	SECA (dias)
BAgent	969	22,1	20,0	22,8	3,4	829,8	31,6	103,8	0,30	150
BAjaco	848	22,7	19,9	24,1	4,4	841,1	44,9	99,2	0,45	80
BAmorr	1093	19,7	17,2	21,1	4,0	749,0	29,0	106,0	0,27	120
BAcato	1533	19,1	16,6	20,5	4,2	1299,0	51,8	158,1	0,33	40
BApalm	1043	20,8	18,3	22,2	4,2	1301,55	39,4	174,7	0,23	40
BAmucu	1038	21,0	18,5	22,4	4,2	1155,2	38,4	152,9	0,25	60
MGcipo	1367	17,9	14,6	19,8	5,4	1506,6	14,8	255,9	0,06	120
MGdiam	1279	18,1	15,3	19,8	4,7	1406,0	11,0	231,0	0,05	110
MGgrao	953	21,0	18,3	22,1	4,0	1035,6	9,6	167,8	0,06	140
MGbarb	746	20,5	17,0	22,7	5,9	1364,7	12,8	244,4	0,05	130
MGbelo	1086	21,1	18,1	22,8	5,1	1492,0	14,7	267,7	0,05	140
MGcata	1303	18,3	14,7	20,5	6,1	1310,5	15,7	225,9	0,07	120
MGcong	968	19,5	15,9	21,7	6,1	1297,6	15,6	223,7	0,07	140
MGnovl	963	20,6	17,6	22,3	5,1	1451,5	13,4	260,6	0,05	130
MGmari	791	20,9	17,3	23,3	6,2	1533,1	13,3	282,3	0,05	130
MGouro	1319	17,6	14,6	19,3	5,1	1491,3	14,5	268,0	0,05	120
MGchap	838	22,1	19,2	23,7	4,7	999,2	6,5	172,7	0,04	160
MGleme	738	21,2	18,3	22,7	4,6	934,7	4,1	151,0	0,03	160

Lauraceae (5,7%), Melastomataceae (5,2%), Rubiaceae (4,3%), Asteraceae (3,3%), Euphorbiaceae (3,2%), Annonaceae (2,7%) e Solanaceae (2,4%). Essas famílias representaram conjuntamente mais de 50% do levantamento da flora arbórea para Cadeia do Espinhaço. Os gêneros com maior riqueza florística foram Miconia (com 37 espécies), Myrcia (32), Eugenia (30), Ocotea (30), Solanum (18), Inga (15), Erythroxylum (14), Machaerium (14), Byrsonima, Guatteria e Ilex (13 cada). Esses gêneros, dentre os 357 encontrados, representaram aproximadamente 20% das espécies amostradas.

Com base na ocorrência em 12 ou mais áreas, 29 espécies foram consideradas como de ampla distribuição no Espinhaço, o que representa apenas 2,6% do total. Dentre estas, 27 são relacionadas por Oliveira-Filho & Fontes (2000) como generalistas de ampla distribuição no domínio da Mata Atlântica assim como em outros domínios, notadamente o Amazônico, o da Caatinga e o do Cerrado. São elas Alchornea triplinervia, Amaioua guianensis, Anadenanthera colubrina,

Blepharocalyx salicifolius, Bowdichia virgilioides, Cabralea canjerana, Casearia sylvestris, Cecropia pachystachya, Copaifera langsdorffii, Eugenia florida, Guapira opposita, Miconia ligustroides, Myrcia amazonica, Myrcia guianensis, Myrcia splendens, Myrcia tomentosa, Myrciaria floribunda, Myrsine umbellata, Pera glabrata, Psychotria vellosiana, Roupala montana, Senna macranthera, Tapirira guianensis, Tapirira obtusa, Terminalia glabrescens, Vochysia tucanorum e Zanthoxylum rhoifolium. Tais espécies são de ocorrência comum em diversas fitofisionomias, pois se adaptam uma ampla escala de condições climáticas e de solo (Pirani et al., 1994). As duas exceções são Cyathea phalerata e Faramea nigrescens. Ambas têm, de fato, uma ampla distribuição nos domínios Atlântico e do Cerrado, embora restritas a habitats florestais específicos (A. Salino e D. Zappi, comunicação pessoal).

Em contraponto, destacaram-se 542 arbóreas (49% do total) cuja ocorrência foi registrada em apenas uma ou duas localidades, tendo sido consideradas como de distribuição restrita. O "padrão de distribuição restrito" de

muitas espécies na Cadeia do Espinhaço provavelmente é consequência das condições ambientais específicas de áreas isoladas nos topos das montanhas (Pirani et al., 1994). Com relação aos endemismos por região, a porção mineira do Espinhaço apresenta um número maior de espécies restritas (397) que a Chapada Diamantina (183). Esses números devem ser analisados com cautela, uma vez que podem não refletir a real distribuição de algumas espécies decorrente da falta de amostragem entre as áreas. Um exemplo disso foram os registros de uma ocorrência no norte da Chapada e de outra no centro ou no sul do Espinhaço para Apeiba tibourbou, Erythroxylum revolutum, Eugenia cerasiflora, Hancornia speciosa e Strychnos nigricans, todas as espécies reconhecidamente de ampla distribuição geográfica nos domínios do Cerrado e/ou Mata Atlântica (Oliveira-Filho, 2006).

A despeito da amostragem das florestas do Espinhaço ser ainda pequena, os números já indicam, com segurança, que há um grande número de espécies de distribuição restrita. Padrões semelhantes foram encontrados por Oliveira-Filho et al. (2005) ao comparar a flora arbórea de 16 áreas de floresta semidecídua do domínio Atlântico distribuídas a leste do Espinhaço. Do total de 1.016 espécies, 529 (52,0%) apresentaram distribuição restrita (uma ou duas áreas) e 39 (3,8%) ampla distribuição (12 ou mais áreas).

Análise florística

A Figura 2 apresenta o dendrograma de similaridade florística obtido pela análise de agrupamento (UPGMA) tendo como referência o coeficiente de similaridade de Sorensen. Formaram-se quatro grupos que correspondem às seguintes regiões: (a) Quadrilátero Ferrífero, MG (Santa Bárbara, Belo Horizonte, Catas Altas da Noruega, Congonhas do Campo, Nova Lima, Mariana e Ouro Preto); (b) Chapada de São Domingos (Chapada de São Domingos e Leme do Prado), MG; (c) Espinhaço Central, em Minas Gerais (Serra do Cipó, Diamantina e Grão Mogol) e Bahia (Catolés, Palmeiras, Mucugê); e (d) Disjunções Setentrionais da Chapada Diamantina (Gentio do Ouro, Jacobina e Morro do Chapéu). O dendrograma revela ainda que os grupos correspondentes aos extremos sul e norte apresentaram as diferenças florísticas mais pronunciadas. No entanto, os outros dois grupos, localizados na porção mediana da mesma, apresentaram baixa similaridade entre si (índice de Sorensen < 30%).

O Quadrilátero Ferrífero (MG), grupo localizado no extremo sul da Cadeia do Espinhaço, é dominado por montanhas com topografia que varia de suaves colinas, associadas às formações graníticas e gnáissicas, a trechos bastante acidentados, associados aos afloramentos quartzíticos e a cangas hematíticas (Herz, 1978; Vincent, 2004). Nas regiões mais altas (> 1.000m),

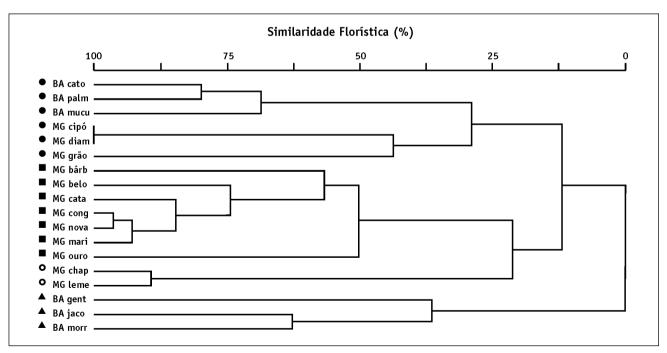


FIGURA 2 - Dendrograma de similaridade florística obtido por uma matriz de presença / ausência, de todas espécies arbóreas presentes em 18 áreas de fitofisionomia florestais da Serra do Espinhaço, utilizando o método de médias ponderadas por grupo (UPGMA) e o coeficiente de Sørensen. As áreas estão classificadas em quatro grupos conforme diagrama gerado pela Análise de Correspondência Canônica (CCA): (■) Quadrilátero Ferrífero; (•) Chapada de São Domingos; (•) Espinhaço Central em Minas Gerais e Bahia; e (A) Disjunções Setentrionais da Chapada Diamantina.

existem campos com florestas ocorrendo nas áreas de drenagem e que preenchem os vales e as encostas erodidas, além de incluir enclaves de cerrado (Fundacão Biodiversitas, 1993; Muzzi & Stehmann, 2005). É a região que apresenta maior número de estudos, possivelmente por situar-se próximo dos principais centros de pesquisa do Estado. Ressalta-se a importância da região como manancial aquífero junto às regiões urbanas e por atuar como um divisor de águas das bacias hidrográficas do Rio São Francisco (sub-bacias Rio das Velhas e Rio Paraopeba), a oeste, e Rio Doce, a leste. Cabe destacar a baixa similaridade florística entre Ouro Preto e as demais áreas desse grupo, o que é provavelmente influenciado pela sua maior altitude e temperaturas mais baixas. Spósito & Stehmann (2006) não encontraram correlações significativas entre distância geográfica e similaridade florística entre oito áreas florestais do Quadrilátero Ferrífero. Os autores afirmam que as variações na temperatura, precipitação, altitude, e principalmente o histórico de perturbação são provavelmente os fatores que mais influenciaram as variações florísticas. Dentre estes fatores, merece destaque o histórico de perturbação na região desde o ciclo da mineração no século XVII. O quadro agravou-se a partir da década de 40, com a adoção do corte raso de florestas nativas visando à produção do carvão vegetal para as usinas siderúrgicas instaladas junto às reservas de minério de ferro (Cetec, 1989). Atualmente, as áreas florestais estão sujeitas a fortes pressões de desmatamento, incêndios, expansão urbana, mineração e turismo (Costa et al., 1998; Spósito & Stehmann, 2006).

O segundo grupo constitui a região da Chapada de São Domingos, localizada entre os vales dos Rios Araçuaí e Jequitinhonha, cuja vegetação predominante está sob domínio da Mata Atlântica, entremeada por pequenas manchas de cerrado. Essa região corresponde a extensões orientais isoladas da Cadeia do Espinhaço. Nesta região, Vasconcelos & D'Angelo Neto (2007) descrevem relictos de uma densa floresta semidecídua que abrigam espécies endêmicas da avifauna da Mata Atlântica. Os autores salientam que, no entanto, a vegetação vem sofrendo diversas alterações advindas de atividades humanas, como a pecuária, plantação de monoculturas de Eucalyptus e Pinus.

As florestas semidecíduas do terceiro grupo, o Espinhaço Central, distribuem-se por uma grande extensão geográfica, entre o norte de Minas Gerais e a Chapada Diamantina, na Bahia. Observando o grupo com mais detalhe, é possível verificar que as regiões da Bahia apresentaram apenas 30% de similaridade florística com as de Minas Gerais. Essa baixa similaridade pode ser resultante das influências que os biomas exercem sobre a região: o Cerrado sobre as áreas mineiras e a Caatinga sobre as baianas. Em Minas Gerais, as encostas dessas serras apresentam predominância da vegetação típica dos cerrados, que ocupam quase todas as encostas mais baixas e muitas vezes sobem as vertentes, formando transições que mesclam as floras do cerrado e campos rupestres. Em contraste, a Chapada Diamantina sofre influência de longos períodos de seca e a vegetação circundante é constituída de caatinga (Andrade-Lima, 1981), caracterizada por diversas unidades de vegetação com muitas plantas espinescentes, especialmente de Fabaceae (subfamília Mimosoideae, gênero Mimosa e Acacia), suculentas e urticantes. A caatinga circunda e, às vezes, reveste as vertentes das montanhas, chegando extraordinariamente a 1.000m (Harley, 1995; Zappi et al., 2003). Nas regiões acima de 1.000m de altitude, prevalecem formações campestres crescendo em solos arenosos, pobres em nutrientes e, em sua maioria, de fácil drenagem (Zappi et al., 2003).

Outro fator que pode contribuir para a dissimilaridade florística é a existência de terras mais baixas entre a Chapada Diamantina e o norte do Espinhaço mineiro, com aproximadamente de 300km de extensão e altitudes ao redor de 500m, cortada pelos vales dos Rios de Contas, Pardo e Jequitinhonha. Essa região provavelmente incrementa o grau de isolamento ao atuar como barreira migratória para espécies da flora dos campos rupestres (Harley, 1995). Da mesma forma, a barreira poderia estar atuando sobre as espécies florestais. Para a região situada entre Catité, na Chapada Diamantina, e Grão Mogol, em Minas Gerais, há uma grande lacuna de estudos sobre a composição da flora das áreas de florestas.

Observa-se a grande similaridade florística entre a flora arbórea de Diamantina e a da Serra do Cipó. É importante ressaltar que a distância da escala do dendrograma é uma função (Wishart, 1969), e não, uma medida de distância simples. A função é uma medida que reflete a perda da informação no procedimento aglomerativo. Em outras palavras, a medida da escala representa a distância entre dois pontos, indicando que quanto menor for esse valor, maior será o nível de similaridade. Conforme dito, há uma grande similaridade entre as duas áreas, entretanto estas podem sofrer influências das variáveis ambientais em diferentes intensidades.

O quarto grupo, compreendendo as Disjunções Setentrionais da Chapada Diamantina, apresenta baixa similaridade florística (< 5%) quando comparado com os demais agrupamentos. Essa dissimilaridade pode ser atribuída principalmente à influência da caatinga, que praticamente circunda montanhas muito menores e mais isoladas que o restante da Chapada Diamantina.

Correlações entre espécies e variáveis ambientais

A CCA produziu autovalores intermediários, respectivamente 0,481 e 0,256 para os eixos de ordenação 1 e 2, indicando a existência de gradientes moderados, ou seja, parte das espécies distribui-se por todo o gradiente, e parte é exclusiva de segmentos particulares (ter Braak, 1995). Os dois eixos explicaram apenas 16,5% e 8,8% da variância global (total acumulado de 25,2%). indicado muita variância remanescente não explicada (ruído elevado na estrutura dos dados). No entanto, tal situação é comum em dados de vegetação e não prejudica a significância das relações espécie-ambiente (ter Braak, 1988). Com efeito, a CCA produziu valores muito altos para as correlações espécie-ambiente nos dois eixos (r = 0.988 e r = 0.985). Além disso, os testes de permutação de Monte Carlo indicaram gradientes significativos nos dois primeiros eixos de ordenação (p = 0.01 para os autovalores) e correlações significativas com as variáveis ambientais fornecidas (p = 0.01para as correlações espécie-ambiente). As variáveis ambientais com correlações internas mais fortes (r >0,7) com o primeiro eixo foram, em ordem decrescente, latitude (r = -0.992), distribuição da precipitação (r = 0.843) e diferença térmica entre as médias de julho e janeiro (r = -0.836). Para o segundo eixo, as variáveis mais fortemente correlacionadas foram altitude (r = 0.867) e temperatura média anual (r = -0.858). Tais correlações indicam que a distância geográfica, vista como variável espacial, e as condições climáticas, notadamente o regime de precipitação e a temperatura, vinculada à altitude, provavelmente exercem uma forte influência no padrão de distribuição das espécies. Por exemplo, espécies como Drimys brasiliensis, Hedyosmum brasiliense, Podocarpus sellowii e Weinmannia paulliniifolia são encontradas por toda a extensão da Cadeia do Espinhaço certamente favorecidas pelas condições particulares de maior umidade e altitude (Harley, 1995; Funch et al., 2005).

A relação entre as variáveis geo-climáticas e a composição de espécies das 18 áreas estão apresentadas na Figura 3. De modo a auxiliar na visualização do diagrama gerado pela CCA, resolveu-se aplicar símbolos diferentes aos quatro grupos gerados pela análise de agrupamentos (Figura 2). A distinção entre as áreas de florestas fica evidente no diagrama, bem como a forte vinculação com a latitude e, secundariamente, com a distribuição da precipitação. Entretanto, a distinção entre grupos não se apresenta concentrada, mas ordenada em gradientes, no sentido sul-norte, isto é, as florestas do sul do Espinhaço estão mais próximas de suas vizinhas do centro e essas estão mais próximas das do norte. Observa-se ainda que ordenação no eixo dois sofre

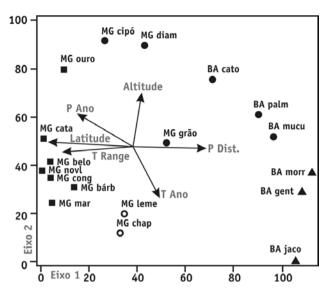


FIGURA 3 - Diagrama gerado pela análise de correspondência canônica (CCA) da presença de 767 espécies arbóreas em 18 áreas de fitofisionomias florestais na Cadeia do Espinhaço e sua correlação com variáveis geoclimáticas (setas). As áreas de Mata Atlântica estão identificadas por seus códigos na Tabela 1. São fornecidos os códigos de identificação de cada área, a latitude, a altitude mediana, as temperaturas médias no ano (T ANO), a diferença térmica entre as médias de julho e de janeiro (T RANGE), as precipitações médias no ano (P ANO) e a distribuição da precipitação (P DIST).

influência significativa da altitude e da temperatura anual. Os padrões gerados pela CCA reforçam a coerência dos quatro grupos florísticos acrescentando a significância das correlações entre estes padrões e variáveis espaciais (geográficas) e ambientais (climáticas).

Em suma, observou-se uma considerável riqueza de espécies arbóreas ao longo da Cadeia do Espinhaço e uma distinção florística em quatro regiões dentro de um gradiente latitudinal. A região sul é a mais rica, provavelmente por estar inserida na matriz florestal atlântica. Já a região do extremo norte possui elementos muito distintos das demais regiões, como possível reflexo de sua localização junto à caatinga. A carência de informações para algumas regiões, especialmente aquela situada entre o norte de Minas Gerais e o centro-sul da Bahia, limita um melhor entendimento das relações florísticas sobre as florestas da Cadeia do Espinhaço. Diante do exposto, fica evidente a grande necessidade de se realizarem estudos florísticos na região.

Harley (1995) comenta que a história de exploração e formação de assentamentos urbanos foi responsável pela devastação da floresta, cuja madeira foi intensamente utilizada nas construções ou como lenha e a terra para agricultura, enquanto as pastagens avançaram nas margens das florestas. Os poucos remanescentes dessa vegetação são geralmente fragmentados e explorados, a tal ponto que fica difícil imaginar o que ali se encontrava, com exceção dos locais muitos remotos, que geralmente ficam situados em grandes altitudes. Este contexto reforça a urgência de expandir o conhecimento sobre a flora dos remanescentes florestais do Espinhaço como base ao fortalecimento das iniciativas voltadas à sua conservação.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Cinthia Tamara, à Teresa Spósito e ao Márcio de Souza Werneck pelas sugestões e ajuda nas análises dos dados; ao Cássio Soares Martins (Fundação Biodiversitas), pelos auxílios cartográficos, ao revisor anônimo pelas valiosas sugestões.

Referências bibliográficas

- Andrade-Lima, D. 1981. The caatinga dominium. Revista Brasileira de Botânica 4: 149-153.
- APG II Angiosperm Phylogeny Group II. 2003. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Annals of the Botanical Journal of the Linnean Society 141(4): 399-436.
- Brina, A.E. & W. A.C. Carvalho. 2003. Estudos florísticos, vegetacionais e estimativa de biomassa lenhosa florestal do EIA-RIMA da SAMITRI. Mineração da Trindade S.A., Belo Horizonte.
- Campos, M.T.V.A. 1995. Composição florística e aspectos da estrutura e da dinâmica de três capões na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Costa, C.M.R., G. Herrmann, C.S. Martins, L.V. Lins & I. Lamas (orgs.). 1998. Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- CETEC Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais. 1989. Composição florística e tipos vegetacionais da Estação de Proteção e Desenvolvimento Ambiental de Peti / Cemig, MG. Relatório final. CETEC, Belo Horizonte.
- DNMET Departamento Nacional de Meteorologia do Ministério de Agricultura. 1992. Normais climatológicas (1961-1990). Ministério da Agricultura, Departamento Nacional de Meteorologia, Brasília.
- Ferraz, E.M.N., E.L. Araújo & S.I. Silva. 2004. Floristic similarities between lowland and montane areas of Atlantic Coastal Forest in Northeastern Brazil. Plant Ecology 174: 59-70.
- Ferreira, M.B. & G.M. Magalhães. 1977. Contribuição para o conhecimento da vegetação da Serra do Espinhaço em Minas Gerais (Serras do Grão Mogol e da Ibitipoca). Anais do XXVI Congresso Nacional de Botânica (M. B. Ferreira coord.). Rio de Janeiro.
- Funch, L.S., R.R. Funch, R.M. Harley, A.M. Giulietti, L.P. Queiroz, F. França, E. Melo, C.N. Gonçalves & T. Santos. 2005.

- Florestas Estacionais Semideciduais. In: F.A. Juncá, L. Funch & W. Rocha (orgs.). Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Fundação Biodiversitas, 1993, Elaboração de um modelo de ordenamento territorial para a conservação da biodiversidade e uso racional dos recursos naturais da área proposta para a APA SUL (Quadrilátero Ferrífero, MG) - Fase I. vol. 2. Belo Horizonte.
- Galvão, M.V. & E. Nimer. 1965. Clima. Geografia do Brasil Grande Região Leste, IBGE, Rio de Janeiro 5 (19): 91-139.
- Giulietti, A.M. & J.R. Pirani. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brasil. In: W. R. Heyer & P. E. Vanzolini (eds). Proceedings of a workshop on Neotropical Distribution Patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Giulietti, A.M., N.L. Menezes, J.R. Pirani, M. Meguro & M.G.L. Wanderley. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista das espécies. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 9: 1-151.
- Guedes, M.L.S. & M.D.R. Orge (eds.). 1998. Checklist das espécies vasculares do Morro do Pai Inácio (Palmeiras) e Serra da Chapadinha (Lençóis) Chapada Diamantina, Bahia - Brasil. UFBA, Royal Botanic Gardens, Kew, Salvador.
- Harley, R.M. 1995. Introdução. In: B.L. Stannard (ed.). Flora of the Pico das Almas Chapada Diamantina - Bahia, Brazil. Royal Botanic Gardens Kew.
- Harley, R.M. & N.A. Simmons. 1986. Florula of Mucugê, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Herz, N. 1978. Metamorphic rocks of the Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brazil. United States Geological Survey Professional Paper, 641-C: 1-81.
- Magalhães, G.M. 1954. Contribuição para o conhecimento da flora dos campos alpinos de Minas Gerais. Anais do V Congresso Nacional de Botânica. Porto Alegre.
- McCune, B. & M.J. Mefford, 1999. PC-ORD version 4.0, multivariate analysis of ecological data, Users guide. MjM Software Design, Glaneden Beach.
- Meguro, M., J.R. Pirani, R. Mello-Silva & A.M. Giulietti. 1996a. Estabelecimento de matas ripárias e capões nos ecossistemas campestres da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 15: 1-11.
- Meguro, M., J. R. Pirani, R. Mello-Silva & A.M. Giulietti. 1996b. Caracterização florística e estrutural de matas ripárias e capões de altitude na Serra do Cipó, Minas Gerais. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 5: 13-29.
- Meyer, S. T. 1999. Florística e estrutura fitossociológica de um trecho de floresta de galeria do Parque Estadual do Rola-Moça na região metropolitana de Belo Horizonte - MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Meyer, S.T., A.F. Silva, P. Marco-Júnior & J.A. Meira-Neto. 2004. Composição florística da vegetação arbórea de um trecho de floresta de galeria do Parque Estadual do Rola-Moça na região metropolitana de Belo Horizonte, MG, Brasil. Acta Botânica Brasilica 18(4): 701-709.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York, New York.
- Muzzi, M.R.S. & J.R. Stehmann. 2005. A diversidade da vegetação. In: E.M.A. Goulart (org.). Navegando o Rio das Velhas das Minas aos Gerais v. 2. Instituto Guaicuy-SOS Rio das Velhas/Projeto Manuelzão/UFMG, Belo Horizonte.

- Oliveira-Filho, A.T. 2006. Catálogo das Árvores Nativas de Minas Gerais: mapeamento e Inventário da Flora Nativa e dos Reflorestamentos de Minas Gerais, UFLA, Lavras,
- Oliveira-Filho, A.T., J.A. Jarenkow & M.J.N. Rodal. 2006. Floristic Relationships of Seasonally Dry Forests of Eastern South America Based on Tree Species Distribution Patterns. In: R. T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter (Org.). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant diversity, Biogeography, and Conservation. Systematics Association Special volume no. 69. CRC Preess. Boca Raton.
- Oliveira-Filho, A.T., E. Tameirão-Neto, W.A.C. Carvalho, A.E. Brina, M.S. Werneck, C.V. Vidal, S.C. Rezende & J.A.A. Pereira, 2005. Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de Floresta Atlântica sensu lato na região das Bacias do Leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). Rodriguésia 56 (87): 185-235.
- Oliveira-Filho, A.T. & M.A.L. Fontes. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in South-eastern Brazil, and the influence of climate. Biotropica 32: 793-810.
- Oliveira-Filho, A.T. & M. Fluminhan-Filho. 1999. Ecologia da vegetação do Parque Florestal Quedas do Rio Bonito. Cerne 5(2): 50-63.
- Pedralli, G. & M.C.B. Teixeira. 1997. Levantamento florístico e principais fisionomias da Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Peti, Santa Bárbara, estado de Minas Gerais, Brasil. Iheringia, Série Botânica, 48: 15-40.
- Pedralli, G., V.L.O. Freitas, S.T. Meyer, M.C.B. Teixeira & A.P.S. Gonçalves. 1997. Levantamento florístico na Estação Ecológica do Tripuí, Ouro Preto, Minas Gerais. Acta Botanica Brasilica 11: 191-213.
- Pirani, J.R., A.M. Giulietti, R. Mello-Silva & M. Meguro. 1994. Checklist and patterns of geographic distribution of the vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. Revista Brasileira de Botânica 17(2): 133-147.
- Pirani, J.R., R. Mello-Silva & A.M. Giulietti. (Orgs.) 2003. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais, Parte I, Pteridófitas, Podocarpaceae, Angiospermas A-D. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo, 21 (1): 1-249.
- Pirani, J.R., R. Mello-Silva & A.M. Giulietti (Orgs.). 2004. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais, Parte II, Angiospermas E-O. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 22 (2): 1-387.
- Rede Nacional de Agrometeorologia. 2004. Normais climatológicas e balanços hídricos (http://masrv54.agricultura. gov. br/rna).
- Rizzini, C.T. 1979. Tratado de Fitogeografia do Brasil. Aspectos sociológicos e florísticos. v 2. HUCITEC, EDUSP, São Paulo.
- Salis, S.M., G.J. Shepherd & C.A. Joly. 1995. Floristic comparison of mesophytic semi-deciduous forests of the interior of the state of São Paulo, southeast Brazil. Vegetatio 119: 155-164.

- Scudeller V.V., F.R. Martins & G.J. Shepherd. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. Plant Ecology 152: 185-
- Spósito, T.C. & J.R. Stehmann. 2006. Heterogeneidade florística e estrutural de remanescentes florestais da Área de Proteção Ambiental ao Sul da Região Metropolitana de Belo Horizonte (APA Sul-RMBH). Acta Botanica Brasilica 20(2): 347-362.
- ter Braak, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation environment relationship by canonical correspondence analysis. Vegetatio 69: 69-77.
- ter Braak, C. J.F. 1988. Canoco a Fortran program for canonical community ordinatin by (Partial) (Detrended) (Canonical) correspondence analysis and redundancy analysis, version 2. 1. Wageningen, TNO, (Technical report LWA-88-2).
- 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. Cambridge University Press, Cambrigde.
- Thorntwaite, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. Geographical Review 38(1): 55-94.
- Vasconcelos, M.F. & S. D'Angelo Neto. (2007). Padrões de distribuição e conservação da avifauna na região central da Cadeia do Espinhaço e áreas adjacentes, Minas Gerais, Brasil. Cotinga, 28: 27-41.
- Vieira, F., G.B. Santos & C.B.M. Alves, 2005, A ictiofauna do Parque Nacional da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil) e áreas adjacentes. Lundiana 6 (supplement): 77-87.
- Vincent, R.C. 2004. Florística, fitossociologia e relações entre a vegetação e o solo em áreas de campos ferruginosos no Ouadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Walter, H. 1985. Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere. 3rd. ed. Springer-Verlag, Berlim,.
- Werneck, M.S. 2006. Conservação da flora e planejamento ambiental no contexto da expansão urbana da região metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais. Tese de doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Werneck, M.S., G. Pedralli, R. Koenig & L.F. Giseke. 2000. Florística e estrutura de três trecho de uma floresta semidecídua na Estação Ecológica do Tripuí, Ouro Preto, MG. Revista Brasileira de Botânica 23(1): 97-106.
- Wishart, D. 1969. An algorithm for hierarchical classifications. Biometrics 25: 165-170.
- Zappi, D.C, E. Lucas, B.L. Stannard, E.N. Lughada, J.R. Pirani, L.P. Queiroz, S. Atkins, D.J.N. Hind, A.M. Giulietti, R.M. Harley & A.M. Carvalho. 2003. Lista das plantas vasculares de Catolés, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 21(2): 345-398.