A descoberta da flora arbórea da Amazônia com uma lista atualizada de todos os *taxa* arbóreos conhecidos

The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa

Hans ter Steege[I, II], Rens W. Vaessen[I, III], Dairon Cárdenas-López[IV], Daniel Sabatier[V], Alexandre Antonelli[VI], Sylvia Mota de Oliveira[I], Nigel Pitman[VII, VIII], Peter Møller Jørgensen[IX], Rafael P. Salomão[II], Vitor H. F. Gomes[II]

[I]Naturalis Biodiversity Center. Leiden, The Netherlands | [II]Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém, Pará, Brasil

[III]Utrecht University. Utrecht, The Netherlands | [IV]Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas. Bogotá, Colômbia

[V]Institut de Recherche pour le Développement. Montpellier, França | [VI]University of Gothenburg. Göteborg, Suécia

[VII]The Field Museum. Chicago, USA | [VIII]Duke University. Durham, USA | [IX]Missouri Botanical Garden. St. Louis, USA

Resumo: A Amazônia é a floresta tropical de maior biodiversidade na Terra, entretanto o debate sobre o número de espécies arbóreas nela presentes permanece controverso. Neste estudo, oferecemos uma lista de todas as espécies arbóreas coletadas até o momento, bem como a descrição de tendências espaciais e temporais na acumulação dos dados. Relatamos 530.025 coletas na Amazônia, datadas entre 1707 e 2015, totalizando 11.676 espécies, distribuídas em 1.225 gêneros e 140 famílias. Estes números suportam estimativas recentes de um total de 16.000 espécies arbóreas na Amazônia. A coleção botânica na Amazônia é caracterizada por três picos principais, centrados nas décadas de 1840, 1920 e 1980, os quais estão associados a projetos de flora e também a estabelecimento de parcelas de inventários florísticos. A maioria das coletas foi realizada no século 20. O número de coletas teve um aumento exponencial até as últimas duas décadas deste século, quando, a partir daí, vem se reduzindo. Concluímos que a distribuição da espécie é um melhor preditor do número de vezes que ela foi coletada, em comparação com a estimativa de sua população ao longo da região. Encontrar, descrever e documentar a distribuição das espécies restantes exigirá esforços coordenados nas áreas com baixíssimas densidades de coletas.

Palavras-chave: Floresta amazônica. Coletas arbóreas. Distribuição de espécies.

Abstract: Amazonia is the most biodiverse rainforest on Earth, and the debate over how many tree species grow there remains contentious. Here we provide a checklist of all tree species collected to date, and describe spatial and temporal trends in data accumulation. We report 530,025 unique collections of trees in Amazonia, dating between 1707 and 2015, for a total of 11,676 species in 1,225 genera and 140 families. These figures support recent estimates of 16,000 total Amazonian tree species based on ecological plot data from the Amazonian Tree Diversity Network. Botanical collection in Amazonia is characterized by three major peaks, centred around 1840, 1920, and 1980, which are associated with flora projects and the establishment of inventory plots. Most collections were made in the 20th century. The number of collections has increased exponentially, but shows a slowdown in the last two decades. We find that a species' range size is a better predictor of the number of times it has been collected than the species' estimated basin-wide population size. Finding, describing, and documenting the distribution of the remaining species will require coordinated efforts at under-collected sites.

Keywords: Amazon rainforest. Tree collections. Species range.

TER STEEGE, H., R. W. VAESSEN, D. CÁRDENAS-LÓPEZ, D. SABATIER, A. ANTONELLI, S. M. OLIVEIRA, N. PITMAN, P. M. JØRGENSEN, V. H. F. GOMES & R. P. SALOMÃO, 2017. A descoberta da flora arbórea da Amazônia com uma lista atualizada de todos os *taxa* arbóreos conhecidos. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 11(2): 231-261.
Autor para correspondência: Hans ter Steege. Biodiversity Dynamics. Naturalis Biodiversity Center. Vondellaan 55, Postbus 9517, 2300 RA. Leiden, The Netherlands (hans.tersteege@naturalis.nl).
Recebido em 14/12/2016
Aprovado em 15/02/2017
Responsabilidade editorial: Fernando da Silva Carvalho Filho
Texto traduzido para o português por Vitor Hugo Freitas Gomes e Sylvia Mota de Oliveira.
Este artigo é uma tradução de TER STEEGE, H., R. W. VAESSEN, D. CARDENAS, D. SABATIER, A. ANTONELLI, S. M. OLIVEIRA, N. PITMAN, P. M. JØRGENSEN & R. P. SALOMÃO, 2016. The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. **Scientific Reports** 6: 29549. DOI: http://dx.doi.org/10.1038/srep29549, sob licença internacional *Creative Commons Attribution* 4.0.

INTRODUÇÃO

As florestas e savanas da bacia do rio Amazonas e do Escudo das Guianas (Bioma Amazônia) indiscutivelmente mantêm a maior biodiversidade na Terra: uma estimativa de 1.300 espécies de pássaros, 427 espécies de mamíferos e 50.000 espécies de plantas com sementes (Silva *et al*., 2005; Lewinsohn & Prado, 2005). Enquanto os registros de coletas de pássaros e de mamíferos podem estar relativamente completos e as estimativas para estes *taxa* possivelmente são relativamente precisas, as plantas na Amazônia permanecem imensamente subcoletadas (Sousa-Baena *et al*., 2014; Schulman *et al*., 2007). De fato, 300 anos de coletas de plantas na Amazônia resultaram em uma densidade atual de apenas dez coletas/100 km^2 (Feeley, 2015; Hopkins, 2007). Feeley & Silman (2011, p. 626) sugeriram que a falta de dados é tamanha que existe um "*gaping data void* [em português, um amplo vazio de dados], de tal modo que muitas espécies e muitos habitats permanecem [...] funcionalmente invisíveis para a maioria dos estudos", fazendo com que haja uma 'biodiversidade invisível'. Os dados não são somente escassos, mas também estão frequentemente indisponíveis (Sousa-Baena *et al*., 2014; Feeley, 2015), bem como são espacialmente e taxonomicamente enviesados (Maldonado *et al.*, 2015; Beck *et al*., 2014; Vale & Jenkins, 2012).

Como resultado, o número de espécies arbóreas na Amazônia permanece desconhecido. Nenhuma lista contendo todas as árvores amazônicas foi compilada até o momento, e estimativas do tamanho de sua flora arbórea são calorosamente contestadas, pois os dados são escassos e as técnicas de extrapolação, abundantes. Recentemente, ter Steege *et al*. (2013) estimaram em aproximadamente 16.000 o número de espécies de árvores amazônicas que excedem dez centímetros de diâmetro à altura do peito (DAP), ajustando a curva de uma série logarítmica a uma estimativa populacional de aproximadamente 5.000 espécies, identificadas em 1.170 parcelas de inventários ao longo de toda a região amazônica.

Para dar uma forte fundamentação empírica a este debate, oferecemos uma lista preliminar de todas as espécies arbóreas válidas atualmente na Amazônia. Em seguida, analisamos esta lista, a fim de explorar o porquê de algumas espécies serem mais frequentes do que outras em herbários e em outros conjuntos de dados. Poderia a frequência de uma espécie neste conjunto de dados refletir sua abundância, distribuição, data em que inicialmente foi descoberta na Amazônia, padrões espaciais de exploração amazônica ou alguma combinação destes fatores? A resposta a estas perguntas permitir-nos-á discutir as dinâmicas por trás da descoberta de novas espécies e, consequentemente, encontrar a melhor abordagem para completar o inventário de árvores da Amazônia.

MÉTODOS

CONJUNTOS DE DADOS

Todos os registros de coleta de plantas para os nove países amazônicos disponíveis no Global Biodiversity Information Facility (GBIF, s. d.) (1,5 milhões de registros) e em SpeciesLink (s. d.) (300.000 registros) foram obtidos em maio de 2014. Estes dois grandes conjuntos de dados foram complementados com todos os registros de coleta dos 2.015 bancos de dados institucionais dos três principais herbários da Amazônia (do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, do Museu Paraense Emílio Goeldi - MG e do Instituto Sinchi, Herbario Amazónico Colombiano - COAH; com 170.000, 180.000 e 28.000 registros, respectivamente). Também foi incluído um conjunto de dados compilados anteriormente a partir de coleções de plantas em todos os herbários da Guiana, de Suriname e da Guiana Francesa, que contém dados destes três países; no momento do estudo, estes registros não tinham sido adicionados ao GBIF (Haripersaud, 2009) (190.000 registos). Todas as famílias e gêneros que não contêm qualquer espécie arbórea foram removidas. Uma árvore foi definida como uma espécie com um tronco lenhoso de pelo menos 10 cm de diâmetro à altura do peito (DAP, onde altura do peito = 1,30 m). Foram removidas as espécies de árvores que podem ter um tronco, mas

que nem sempre são consideradas quando parcelas de inventário são estabelecidas (por exemplo, samambaias, *Montrichardia*, *Phenakospermum*, bambus, *Zamia*). A partir de agora, nos referimos a este primeiro banco de dados como o conjunto de dados de coletas.

A fim de determinar quais nomes no conjunto de dados de coletas são considerados espécies de árvores taxonomicamente válidas, foi produzida, de forma independente, uma lista com todas as espécies de árvores conhecidas (incluindo sinônimos) para a América do Sul, com base em três fontes de literatura (Grandtner & Chevrette, 2013; ter Steege *et al*., 2013; Oliveira Filho, 2014). Verificamos a ortografia e a sinonímia de todos os aproximadamente 56.000 nomes reunidos nesta lista preliminar, utilizando o Taxonomic Name Resolution Service (TNRS, s. d.) (em português, Serviço de Resolução de Nomenclatura Taxonômica), o The Plant List (2013) e a lista de verificação da flora brasileira (JBRJ, s. d.), para alcançar uma taxonomia padrão (por exemplo, famílias de plantas da APG3) e produzir uma lista de todas as árvores da América do Sul sincronizadas com o banco de dados da Amazonian Tree Diversity Network (ATDN, s. d.) (em português, Rede de Diversidade de Árvores Amazônicas) (ter Steege *et al*., 2013). Isto exigiu a fusão dos gêneros *Crepidospermum* e *Tetragastris* no gênero *Protium* (Fine *et al*., 2014). A partir de agora, referir-nos-emos a este segundo banco de dados como a lista de referência de árvores da América do Sul ou apenas lista de referência.

Todos os nomes do conjunto de dados de coletas foram comparados com os corrigidos na lista de referência de árvores da América do Sul. Espécies do conjunto de dados de coletas que combinavam com outras da lista de referência foram consideradas uma espécie de árvore com um nome válido ou um sinônimo adequado e adicionado a uma terceira base de dados, que é a lista de verificação preliminar das árvores amazônicas, apresentada no Apêndice 1 (em seguida à lista de verificação). Espécies no conjunto de dados de coletas não encontradas na lista de referência foram verificadas por meio do TNRS e, depois, recombinadas na lista de referência. Após esse procedimento automatizado, os problemas restantes foram avaliados um a um, e resolvidos por meio de pesquisa bibliográfica e do Plantminer (Carvalho *et al*., 2010), que acessa conteúdos de diversas fontes por meio do The Plant List. Após a inspeção, alguns dos nomes de espécies de árvore que ainda não possuíam combinação idêntica, e estavam corretos, foram adicionados à lista de referência e à lista de verificação. Todos os nomes duvidosos (não resolvido, ilegítimo, inválido) foram comparados com as fontes originais, sempre que possível, e adicionados à lista de verificação, em caso de terem sido publicados corretamente ou removidos, em situação contrária. Os nomes pertencentes à família Annonaceae foram padronizados segundo Maas *et al*. (2011), o estudo mais recente sobre esta família, e o gênero *Guatteria* foi padronizado com base na monografia mais recente do grupo (Maas *et al*., 2015).

A fim de manter apenas as coleções amazônicas no conjunto de dados da coleção, todas as coordenadas foram verificadas e corrigidas, sendo removidas, sempre que possível, as duvidosas. Foram aceitas como coleções amazônicas todas as que constam no interior da Amazônia (ter Steege *et al*., 2013), bem como aquelas que não apresentam coordenadas, mas que, sem dúvida alguma, foram feitas no interior da Amazônia, com base no país (Guiana, Suriname, Guiana Francesa – todas as coleções) ou em territórios totalmente ou majoritariamente localizados na Amazônia (por exemplo, no Pará, em Rondônia, em Roraima e no Amapá, no Brasil; em Amazonas, em todos os países).

Neste ponto, o novo conjunto de dados de coletas consiste em um agrupamento de todos os registros de herbários amazônicos que possuem um nome de espécie válido. No entanto, por um determinado registro de herbário poder ocorrer no GBIF, SpeciesLink e/ou nos bancos de dados de herbários, o conjunto de dados de coletas continha grande número de registros duplicados. Para selecionar coleções exclusivas, foram escolhidas todas as combinações únicas de espécies, número de coleção, ano, país e província. Embora isso possa ter omitido

algumas coleções que não apresentam número de coleta, acreditamos que este número é relativamente pequeno. É importante ressaltar que, após este procedimento, todos os nomes de espécies inicialmente registrados foram mantidos.

Durante as análises, foi possível notar que várias espécies de árvores presentes em listas recentes (Haripersaud, 2009; Oliveira Filho, 2014) e em catálogos do Equador, de Peru e da Bolívia (Missouri Botanical Garden, s. d.) não apareceram na lista de referência de árvores da América do Sul. Estas espécies foram adicionadas após serem verificados nomes e localizações, como ora descrito. Finalmente, foi consultado o International Plant Name Index (IPNI, 2015) (em português, Índice Internacional de Nome de Planta) para todas as espécies recentemente adicionadas a este index, entre 1990 e 2015, nos nove países amazônicos (9.998 espécies), e também foram acrescentadas as espécies de árvores que seguramente poderiam ser atribuídas à Amazônia. As listas de verificação e de novas espécies do IPNI acrescentaram espécies sem registros de ocorrência na lista de verificação. Para estas, e outras com poucos registros (aproximadamente 1.000 espécies ao todo), o GBIF foi consultado mais uma vez, espécie por espécie, acrescentando as que apresentam registros únicos dentro da Amazônia. Espécies para as quais não encontramos dados de coleta, ou de inventário, foram adicionadas à lista de verificação, mas não foram incluídas nas análises numéricas, com exceção da análise de comparação entre a distribuição e o número de coleções.

ANÁLISE DE DADOS

Para as espécies com ocorrência confirmada nas 1.170 parcelas de árvores da ATDN, estabelecidas por toda a Amazônia, foram incluídos, na lista de verificação, o número de parcelas em que ocorrem, a quantidade de indivíduos nas parcelas e o tamanho populacional estimado (ter Steege *et al*., 2013) (ver Apêndice 1). Foi utilizada uma regressão simples para testar o efeito do tamanho populacional estimado e da extensão da distribuição (aqui definida como o número de parcelas de árvores da ATDN nas quais uma espécie foi encontrada) em relação ao número de vezes em que a espécie foi coletada, e também em relação à sua primeira coleta na Amazônia, esta última com a finalidade de testar a hipótese de que espécies mais abundantes e distribuídas são coletadas com mais frequência e mais cedo do que as mais raras. Finalmente, foi elaborada uma lista de todas as coleções exclusivas por país, para servir como lista de verificação do país. Para estas listas, foram apenas utilizados os dados das coletas. Todos os testes e gráficos dos dados foram produzidos com rotinas personalizadas em R (R Development Core Team, 2011).

MAPAS

Todos os mapas foram criados com rotinas personalizadas em R (R Development Core Team, 2011). As informações geográficas (country.shp e river.shp) são arquivos *shapes* da ESRI (s. d.) (©ESRI, DeLorme Publishing Company).

RESULTADOS

DIVERSIDADE E DENSIDADE DE COLETA

O número total de espécies listadas para a Amazônia foi de 11.676 (Apêndice 1). Esta relação de espécies contém 11.187 nomes válidos, de um total de 530.025 coletas únicas, realizadas na Amazônia ao longo de três séculos – de 1707 a 2015 –, além de outros 489 nomes válidos de espécies conhecidas por ocorrerem na Amazônia, mas deficientes em dados de registros de ocorrência.

A densidade média de coletas (530.025 espécimes em uma área de 5,6 milhões de km^2) é de pouco menos de dez coletas por 100 km^2. Elas estão espalhadas ao longo da Amazônia, mas concentrações de esforço de coleta são claramente visíveis nas Guianas, em torno de grandes cidades (por exemplo, Belém e Manaus) e ao longo dos principais rios e estradas (Figura 1). Assim, enquanto um mapa com células de um grau (111 x 111 km^2) contém uma média aproximada de 950 coletas, 31 células contêm mais de 2.500.

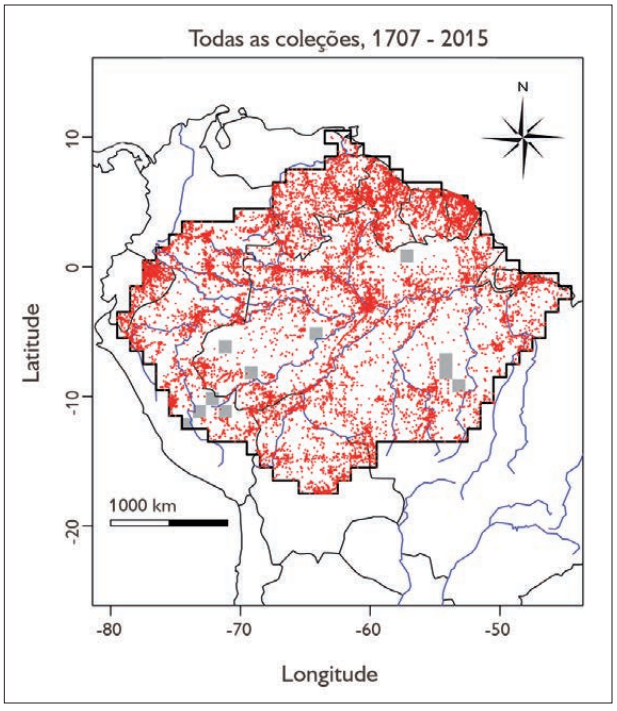

Figura 1. Locais de coleta dos espécimes de herbário das árvores amazônicas, coletadas entre 1707 e 2015, para os quais as coordenadas geográficas estavam disponíveis e foram consideradas confiáveis.

A célula na qual está localizada a cidade de Manaus tem 24.598 coletas (Figura 2). Na porção menos favorecida, ao final deste espectro, a metade de todas as células contém pouco menos de 200 coletas. Onze células não contêm coleta alguma e, juntas, representam uma área de 320.000 km^2.

A ampla maioria das espécies em nossa análise preliminar (96%) vem da nossa base de dados inicial (GBIF, SpeciesLink, INPA, MG e COAH). Não mais que 41% de todas as espécies (4.657) tinham sido anteriormente registrados pelas parcelas de inventário da ATDN até o momento deste estudo (Apêndice 1), sendo que 104 destas não foram encontradas nas bases de dados dos herbários examinados. Espécies adicionais (ausentes na base de dados inicial e na base de dados da ATDN) foram incluídas a partir do IPNI, além de outras listas e catálogos (385). Corrigindo todos os nomes da família Annonaceae (Maas *et al*., 2011), há 22 alterações nos 498 nomes de família (redução para 481). Cinco destas foram simples alterações de nomenclatura de espécies, enquanto 17 foram fusões de duas espécies em uma nova sinonímia. O último tratamento realizado sobre o gênero *Guatteria* teve maior impacto, resultando em uma fusão de 65 espécies em sinonímias de outras 15 (10 em *G. hirsuta* Ruiz & Pav. e 26 em *G. punctata* (Aubl.) R.A. Howard), e dez novas espécies amazônicas foram descritas (Maas *et al*., 2015).

TAXONOMIA

As 11.676 espécies listadas pertencem a 140 famílias e a 1.225 gêneros. A família Fabaceae foi, como esperado, a que apresentou o maior número de espécies aceitas (1.611), seguida pelas famílias Rubiaceae (1.058), Melastomataceae (624), Myrtaceae (606), Lauraceae (566), Annonaceae (480), Euphorbiaceae (351), Chrysobalanaceae (312), Malvaceae (304) e Sapotaceae (278). Estas dez famílias corresponderam a 53% de todas as espécies (Apêndice 3). Quinze famílias foram representadas por uma única espécie (Apêndice 3). Os dez gêneros com maior número de espécies foram *Miconia* (307 espécies), *Eugenia* (209), *Ocotea* (190), *Inga* (184), *Psychotria* (182), *Myrcia* (173), *Licania* (159), *Pouteria* (154), *Solanum* (147) e *Swartzia* (144), os quais, juntos, corresponderam a 16% de todas as espécies (Apêndice 3). Mais de um terço dos gêneros (451 em 1.225) foram considerados monótipo nas coletas de espécies amazônicas.

FREQUÊNCIA DE COLETA, POPULAÇÃO ESTIMADA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL

As três espécies com o maior número de coletas foram *Hirtella racemosa* Lam. (Chrysobalanaceae), com 1.623, seguida por *Tapirira guianensis* Aubl., *Eschweilera coriácea* (DC.) S.A. Mori, *Licania heteromorfa* Benth., *Siparuna guianensis* Aubl., *Cordia nodosa* Lam., *Virola elongata* (Benth.) Warb. e *Micropholis guyanensis* (A. DC.) Pierre. Quinze por cento de todas as coleções foram compostas pelas 745 espécies mais coletadas; estas representam 6,7% de todas as árvores no conjunto de coletas.

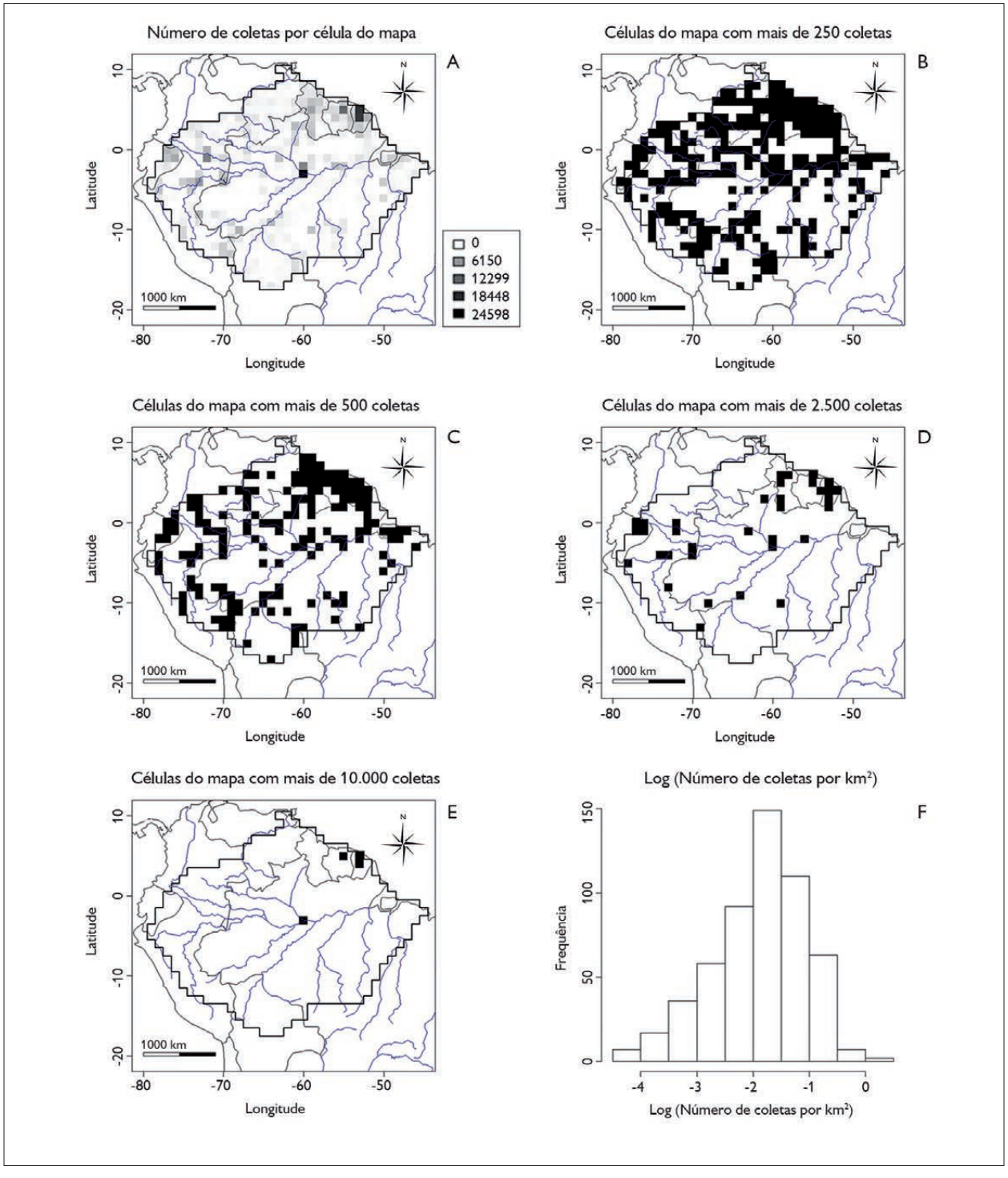

Figura 2. A) Média de coletas de árvores por célula - 1 grau (*degree grid cell* - DGC); B) DGC com mais de 250 coletas; C) DGC com mais de 500 coletas; D) DGC com mais de 2.500 coletas; E) DGC com mais de 10.000 coletas; F) histograma do log (número de coletas) por DGC. Mapas criados com rotinas em R. Fonte dos mapas-base (country.shp, rivers.shp): ESRI (s. d.) (©ESRI, DeLorme Publishing Company).

A população estimada teve um efeito moderado no número de coletas por espécies (Figura 3, regressão linear R^2 = 22%, p << 0.001). Apenas 139, das 227 espécies hiperdominantes (ter Steege *et al*., 2013), estiveram entre as mais frequentemente coletadas, as quais corresponderam a 50% de todas as coletas. Entre as espécies com tamanho populacional de 10^5 a 10^7 indivíduos, o número médio de coletas foi quase constante: 14 por espécie. Para espécies com população estimada entre 1 e 10^6 indivíduos (ter Steege *et al*., 2013), o número médio de coletas girou em torno de 14 (na Figura 3, ver pontos à esquerda, os quais foram dispostos em 10^3, por conveniência na representação gráfica). Entre as espécies com população estimada acima de 10^8, o número médio de coletas aumentou acentuadamente para 200 por espécie; e, para populações acima de 10^9 indivíduos, a média foi de aproximadamente 700 por espécie. Foi observado um efeito similar de classificação em relação ao tamanho populacional sobre o número de coletas (Figura 4): a classificação do tamanho da população explicou 35% da variação da classificação do número de coletas. Não foi observada qualquer correlação perceptível entre o tamanho da população e a data da primeira coleta das espécies (Figura 5).

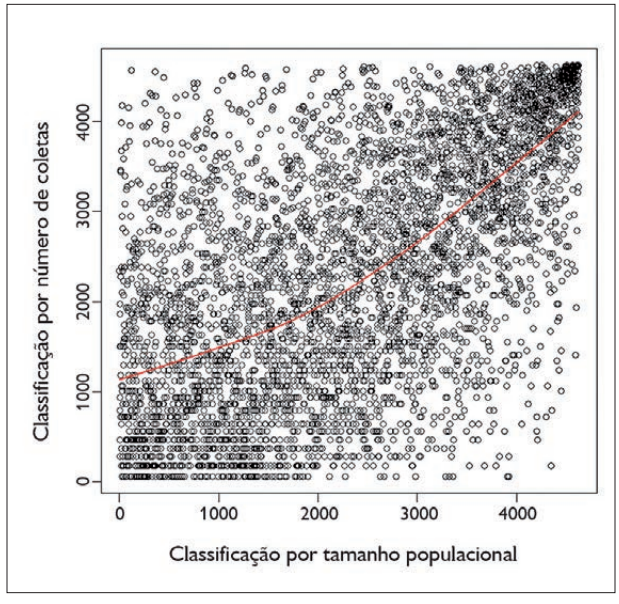

Figura 4. Classificação feita pelo número de coletas em função da classificação pelo tamanho populacional ao longo da bacia, para 4.523 espécies de árvores amazônicas.

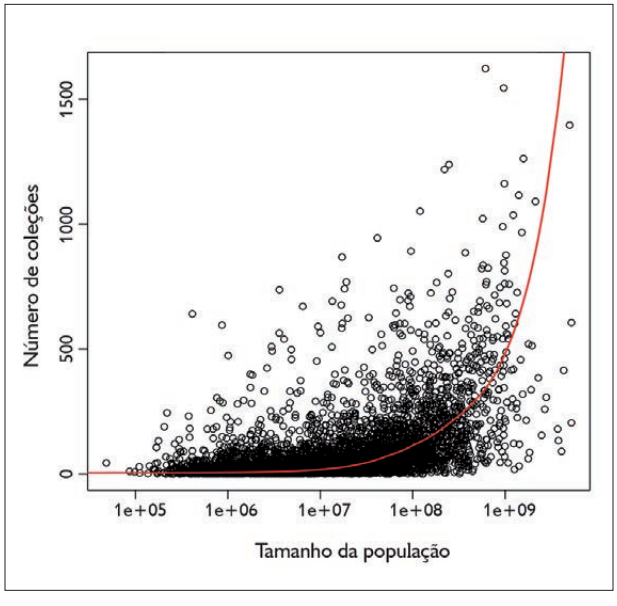

Figura 3. Efeito do tamanho da população estimada ao longo da bacia sobre o número de espécimes nas base de dados de herbários, para 11.187 espécies de árvores amazônicas.

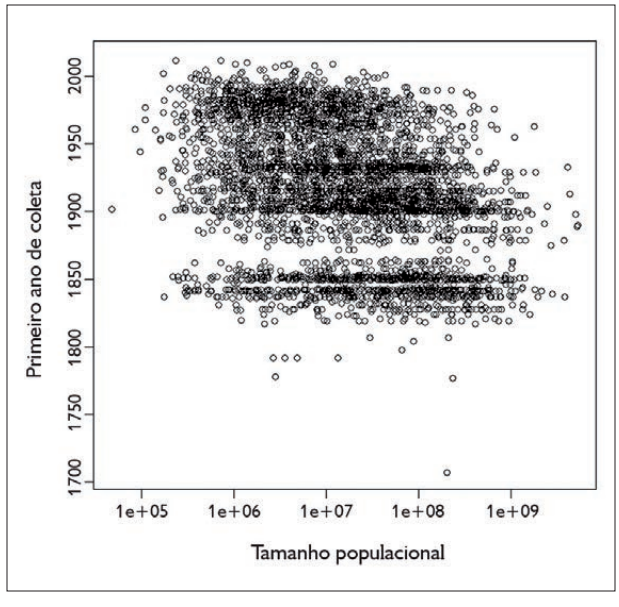

Figura 5. Ano no qual as espécies foram coletadas pela primeira vez na Amazônia em função do tamanho populacional estimado ao longo da bacia.

A partir de 1800, a descoberta de novas espécies foi aumentando ao longo dos anos, tendo apresentado picos centrados em torno de 1820-1850, 1900-1920 e um grande pico em torno de 1975-1985 (Figura 6).

A distribuição espacial, representada pelo número de parcelas nas quais uma espécie foi encontrada, teve um efeito moderadamente forte sobre o número de coletas (Figura 7A, regressão linear: R^2 = 44%, p << 0.001). Espécies que foram encontradas em mais de 100 parcelas tiveram, em média, dez vezes mais coletas do que as observadas em menos de dez parcelas. Todavia, algumas espécies observadas entre 1-5 parcelas tiveram aproximadamente 500 coletas. O número de células do mapa nas quais uma espécie foi observada, outra medida para a distribuição (Figura 7B), é fortemente correlacionado ao número de coletas (R^2 = 88%, p << 0.001).

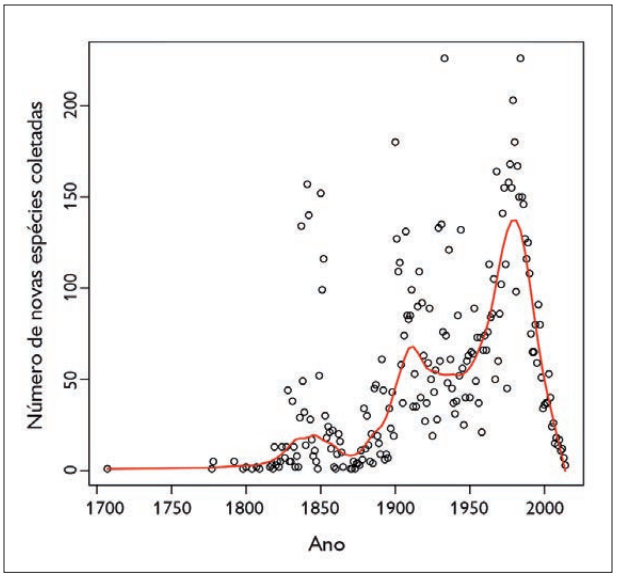

Figura 6. Número de coletas de espécies de árvores amazônicas realizadas pela primeira vez em cada ano, entre 1707 e 2015.

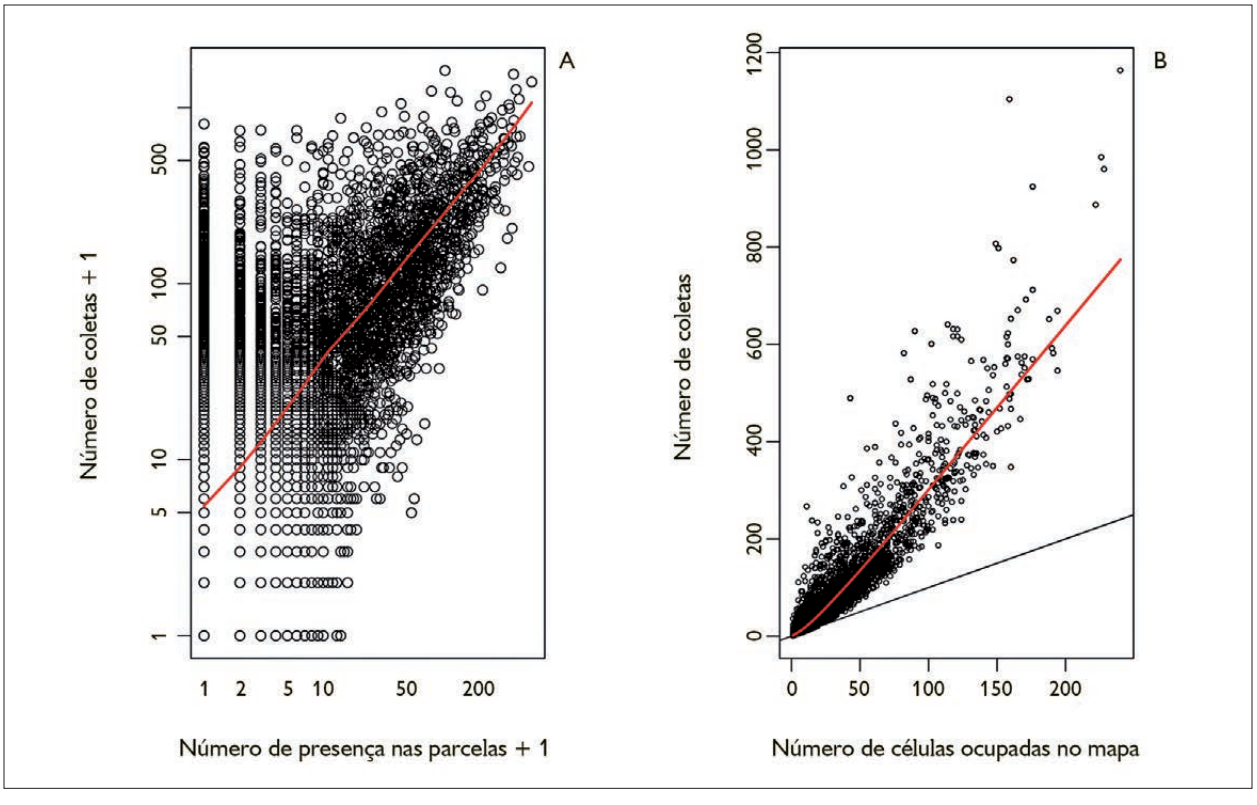

Figura 7. A) Número de parcelas da ATDN nas quais uma espécie está presente (ter Steege *et al*., 2013), representação para a distribuição das espécies ao longo da Amazônia, funcionando como um preditor para o número de coletas; B) número de células com as quais uma espécie tem sido coletada, representação não independente para a distribuição da espécie, funcionando como um preditor para o número de coletas.

Com *slope* (em português, inclinação) de 3, em média, as espécies são coletadas três vezes a cada célula na qual estão presentes. Após contabilizar o número de células nas quais uma espécie ocorre, nem o número de parcelas, nem mesmo o tamanho da população da espécie adiciona mais do que 1% de explicação à variação do número de coletas.

Foram encontrados apenas alguns poucos milhares de registros (5.696) no período anterior a 1900, enquanto que, posteriormente, a taxa média de coleta aumentou para 839 espécimes/ano. Após 1960, a taxa de coleta aumentou novamente de maneira acentuada para 10.380 coletas/ano, mas decresceu nos últimos dez anos (4.727, para os anos de 2000 a 2010, e 2.636/ano nos últimos cinco anos) (Figura 8). A taxa de espécies arbóreas descobertas na Amazônia tem crescido mais rápido do que a de coletas (Figura 8), correspondendo a 35 novas espécies coletadas por ano, entre 1820 e 1850. Esta taxa reduziu consideravelmente entre 1850 e 1875 (13 novas espécies por ano) e, em seguida, aumentou para uma média de 84 novas espécies coletadas por ano, entre 1900 a 2000, atingindo o auge entre os anos de 1975 a 1985, com uma média de 164 novas espécies coletadas ao ano. A curva do coletor (Figura 9) sugere que mais espécies serão encontradas na Amazônia, se esforços de coleta substanciais tiverem continuidade (ver a seção Discussão). Entretanto, o número de coletas necessárias para encontrar uma nova espécie tem aumentado substancialmente ao longo dos últimos 300 anos, de algumas poucas, em 1800, para aproximadamente 300 coletas até o presente estudo (Figura 10).

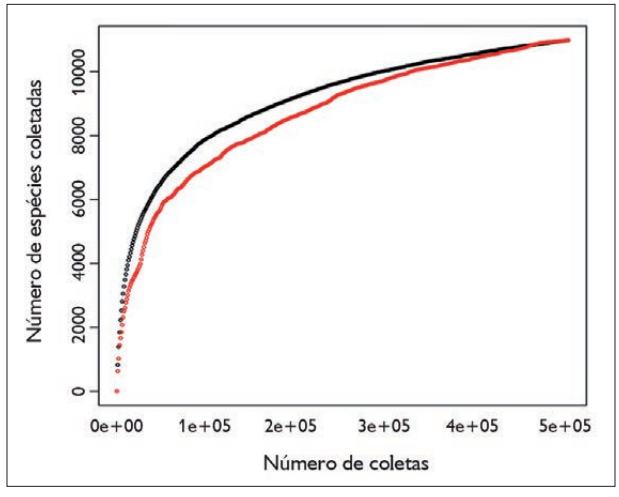

Figura 9. Número de espécies em função do número de coletas.

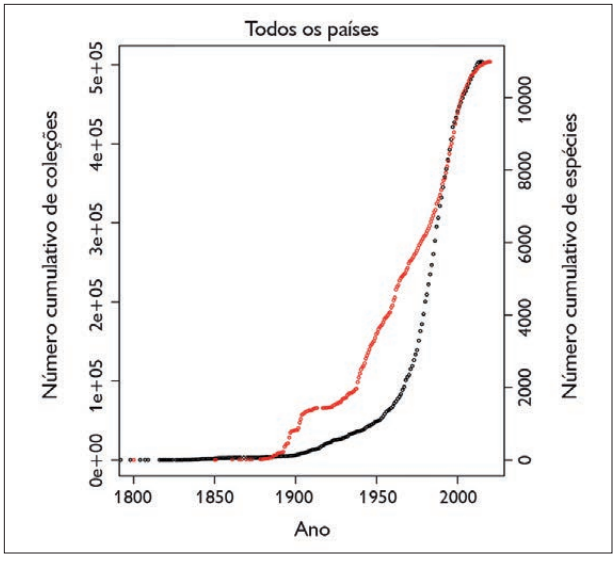

Figura 8. Número cumulativo de espécimes de espécies arbóreas coletadas na Amazônia, de 1800 a 2015 (linha preta, eixo y, à esquerda).

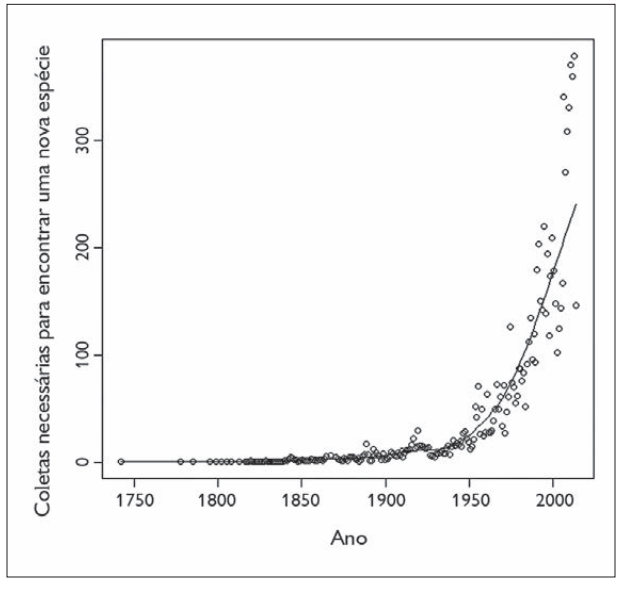

Figura 10. Número de coletas de árvores amazônicas necessárias para descobrir uma espécie nova a cada ano, de 1707 a 2015.

UMA PERSPECTIVA HISTÓRICA SOBRE A DESCOBERTA DA FLORA ARBÓREA AMAZÔNICA

Século 18

Nossos dados sugerem que as primeiras coletas de árvores amazônicas foram feitas nas três Guianas (Figuras 11 e 12) a partir de 1700. Mais da metade das coletas (3.562) anteriores a 1900 vieram desta área. Considerando a área, as Guianas ainda são de longe os países mais bem coletados na Amazônia (Tabela 1). Jean Baptiste Christian Fuseé Aublet foi provavelmente, entre os principais coletores na região, o responsável pela primeira coleta de 211 espécies de árvore (Apêndice 1), incluindo muitos holótipos da Guiana Francesa (1762-1764). Com base em suas coletas, publicou "Histoire des plantes de la Guiane Françoise" (Aublet, 1775).

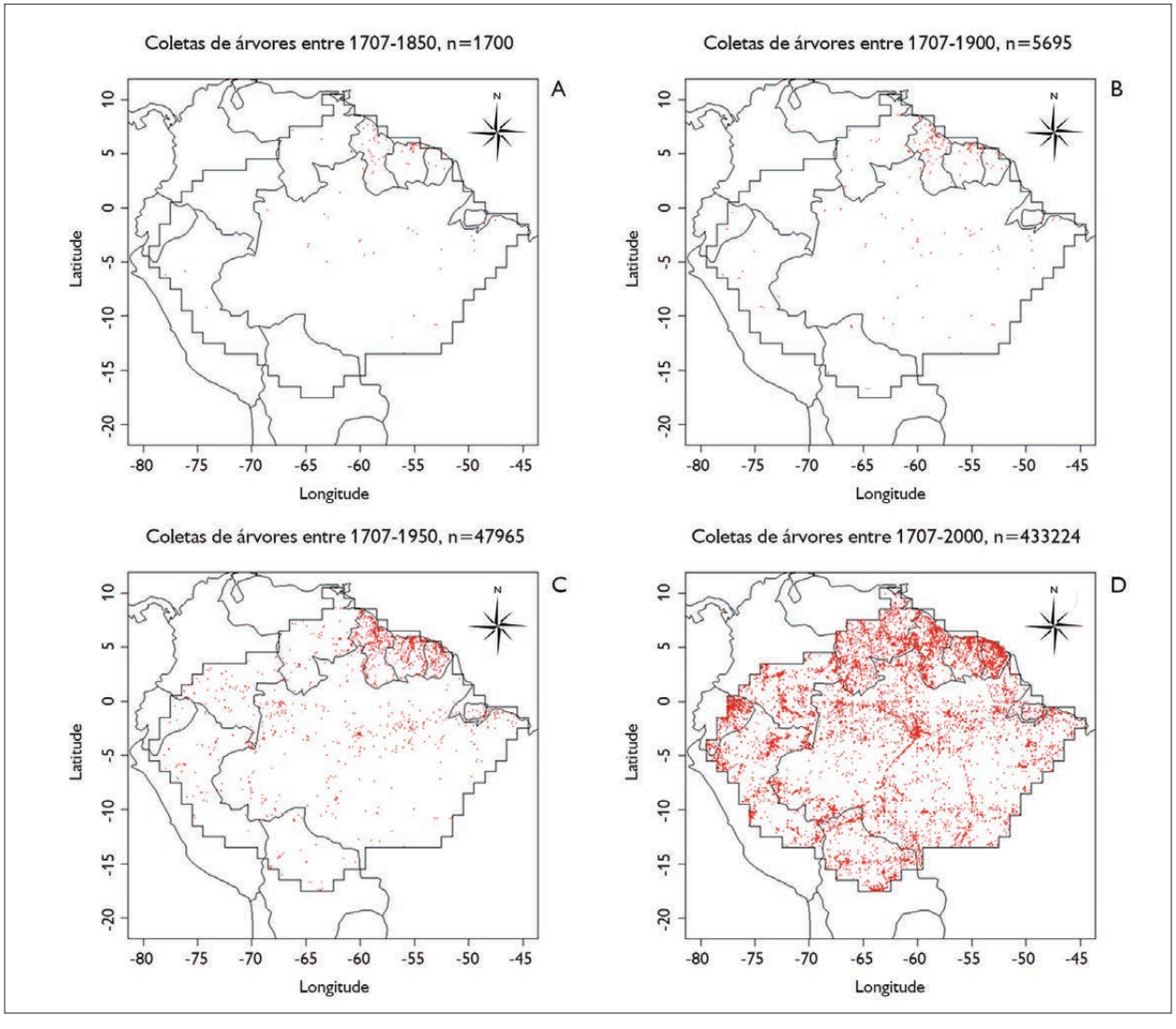

Figura 11. Locais de coleta de todos os espécimes de árvores amazônicas presentes nas bases de dados de herbários, para os quais as coordenadas geográficas estavam disponíveis e eram consideradas como confiáveis: A) período 1707-1850; B) período 1707-1900; C) período 1707-1950; D) período 1707-2000. Mapas elaborados com rotinas personalizadas em R. Fonte do mapa base (country.shp, rivers.shp): ESRI (s. d.) (©ESRI, DeLorme Publishing Company).

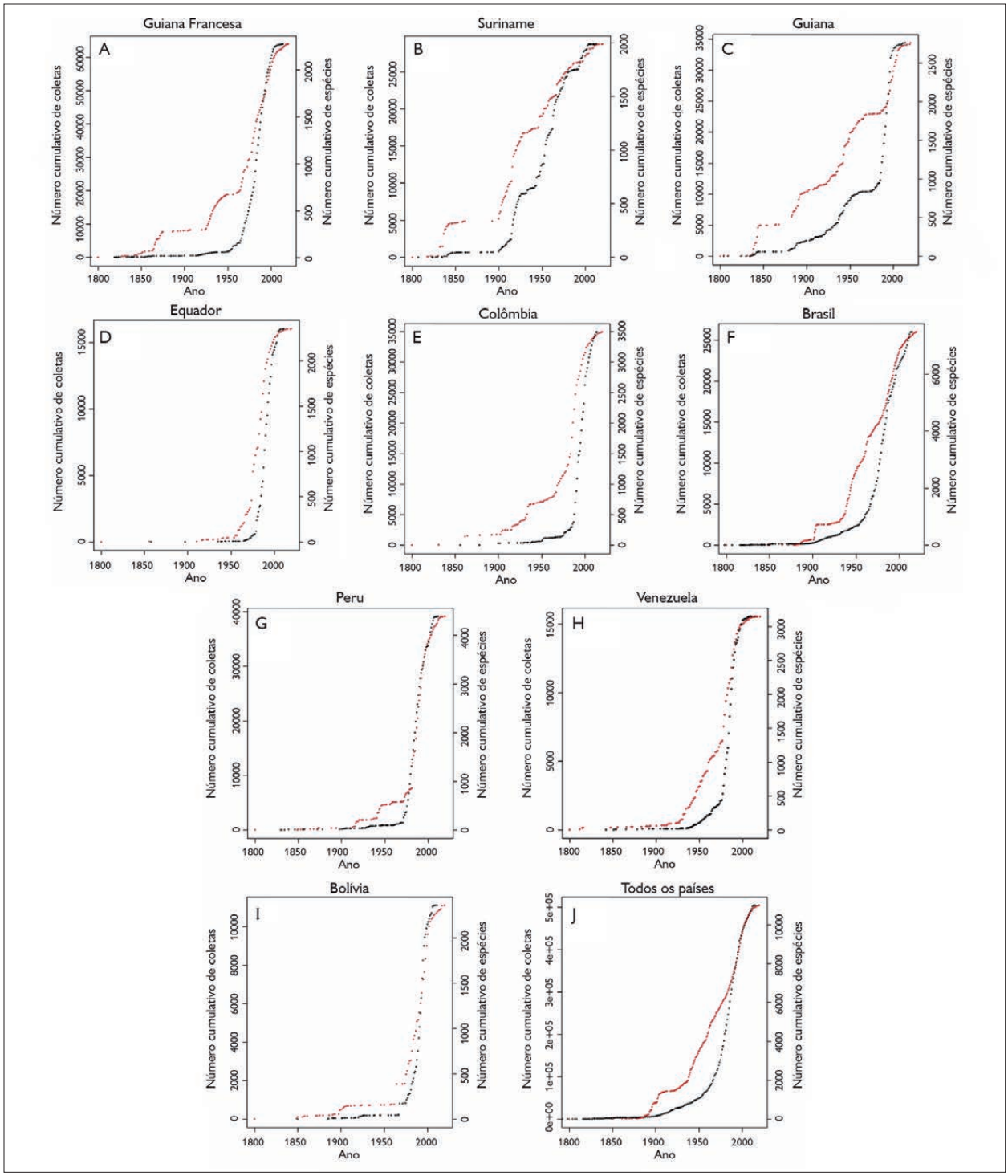

Figura 12. Número acumulado de espécies coletadas na Amazônia de 1800 a 2015 (linha preta, à esquerda, eixo-y) e número acumulado de espécies de 1800 a 2015 (linha vermelha, à direita, eixo-y): A) Guiana Francesa; B) Suriname; C) Guiana; D) Equador; E) Colômbia; F) Brasil; G) Peru; H) Venezuela; I) Bolívia; J) todos os países.

Tabela 1. Número de espécimes arbóreos amazônicos em herbário, densidade de coleta e os mais produtivos coletores para os nove países Amazônicos, ordenados segundo registros/100 km^2.

País	Número de registros	Densidade de coletas (número de registros/100 km^2)	Principais coletores no século 20
Guiana Francesa	64.762	75	D. Sabatier, J.-J. de Granville, R.A.A. Oldeman, S.A. Mori, M.F. Prévost, G. Cremers, D. Loubry, P. Grenand, J.F. Molino, J.F. Villiers, C.H.L Sastre, B.M. Boom, C. Feuillet
Suriname	31.246	23	J.C. Lindeman, J. Lanjouw, J. Van Donselaar, B. Maguire, G. Stahel, R. Evans
Guiana	36.445	20	H.D. Clarke, M. Jansen-Jacobs, D.B. Fanshawe, G.S. Jenman, J. Pipoly, T. Henkel, B. Hoffman, T. McDowell, L.J. Gillespie, T.R. van Andel, P.J.M. Maas
Equador	16.202	15	C.A. Cerón, A. Dik, D. Neill, H. Balslev, W. Palacios, B. Øllgaard, A.H. Gentry, J. Brandbyge, E. Gudiño
Colômbia	35.227	7	D. Cardenas, A. Rudas, M. Sánchez, R. López, H. Mendoza, A. Eusse, L.E. Urrego, M.P. Cordoba, A. Duque, Julio Betancur, Nicolas Castaño
Brasil	278.165	6,8	G.T. Prance, C.F. da Silva, W.A. Rodrigues, C.I.D. Ferreira, A.W. Ducke, D. Daly, J. Murça Pires, B.A. Krukoff, R. Souza
Peru	39.851	5,2	A.H. Gentry, R. Vásquez, R. Foster
Venezuela	16.356	3,5	M. Angel, J.A. Steyermark, O. Huber, B. Maguire, B.M. Boom, A.H. Gentry, R.L. Liesner, G.A. Aymard
Bolívia	11.721	2,4	M. Nee, J. Guillen, T. Killeen, A. Jardim, G. James, G.T. Prance

No mesmo período, praticamente todos os outros países amazônicos foram botanicamente explorados durante as expedições de Joseph Jussieu (1704-1779). Apesar de ter feito várias outras coleções científicas, além de botânicas, Jussieu foi o primeiro naturalista a coletar espécimes de plantas no Equador, em Peru e na Bolívia, como um dos participantes da Expedição Geodésica Francesa, de 1735 a 1743 (Jørgensen & León-Yánez, 1999), em companhia do geógrafo e naturalista Charles Marie de La Condamine. Após a expedição, La Condamine, junto a Louis Godin, Pierre Bouguer e aos espanhóis Jorge Juan e Antonio de Ulloa, conduziu uma expedição ao Quito pelo oceano Atlântico, passando por Colômbia, Equador e Brasil (e de lá para a França). Isto foi considerado como o início das grandes viagens de cientistas europeus à Amazônia, e levou à descrição da quina (*Cinchona officinalis* L.) e da árvore de borracha (*Hevea* spp.).

Apesar de ter sido visitada por Jussieu, a Bolívia foi, e ainda é, um dos países menos explorados do oeste amazônico (Jørgensen *et al*., 2006) (Tabela 2). Uma outra exploração pioneira de menor impacto em território boliviano incluiu o botânico francês Louis Feuillée (1660-1732) e o naturalista e explorador austro-húngaro Thaddaus Peregrinus Xaverius Haenke (1761-1816). Outra expedição pioneira relevante, apesar de não centrada na Amazônia, foi a de Hipólito Ruiz, o qual viajou para o Peru entre 1777-1784 e depois para o Chile, escrevendo "Florae Peruvianae et Chilensis prodromus" (Ruiz, 1797).

O único país que não foi visitado pelos dois principais esforços de coleta do século 18 (de Aublet e de Jussieu) foi a Venezuela. A primeira expedição documentada no país foi a "Comision de Limites", em 1755. O principal botânico na viagem, Pehr Loefling, um estudante de Linnaeus, adoeceu severamente, vindo a falecer, e suas plantas foram perdidas (Huber, 1995). Mais tarde, Alexander von Humboldt e Aimé Bonpland coletaram espécies na Guiana venezuelana, em 1800; suas excelentes coletas foram a base para os

Tabela 2. Dados de coleta por país. Número de coletas; número de células; área do país baseada nas células (km²); densidade de coletas (coletas/100 km²); número de espécies coletadas; número de espécies coletadas baseado em referência (ter Steege *et al*., 2013); todas as coletas como percentual de espécies coletadas em relação à quantidade esperada. O dois últimos dados estão combinados para as três Guianas, onde as espécies foram estimadas em separado (ter Steege *et al*., 2013).

País	Coletas	Células	Área (km²)	#Coletas/100 km²	#Espécies coletadas	#Espécies estimadas	Espécies coletadas (%)
Bolívia	11.721	40	492.840	2,38	2.404	6.060	40
Brasil	278.165	333	4.102.893	6,78	7.694	12.655	61
Colômbia	35.277	41	505.161	6,98	3.511	10.073	35
Equador	16.202	9	110.889	14,61	2.366	6.827	35
Guiana Francesa	64.762	7	86.247	75,09	2.303	*	*
Guiana	36.445	15	184.815	19,72	2.820	*	*
Peru	39.851	62	763.902	5,22	4.422	9.336	47
Suriname	31.246	11	135.531	23,05	2.030	*	*
Venezuela	16.356	38	468.198	3,49	3.189	6.563	49
Total	530.025	556	6.850.476	7,74	11.194	16.000	70
*Guianas	132.453	33	406.593	32,58	3.744	4.581	82

estudos que se seguiram na área. Eles viajaram ao Orinoco e ao rio Negro, fazendo importantes coletas botânicas na Venezula, no Brasil e na Colômbia.

Século 19

Após 1800, muitos outros naturalistas estiveram ativos na Amazônia. Nas Guianas, houve dois picos de coleta, entre 1804 e 1853 (Figuras 12B e 12C). O primeiro pico ocorreu em 1837, devido ao esforço de coleta de Frederick Louis Splitberger, no Suriname, e o segundo corresponde às coletas de Robert e Richard Schomburgk, que viajaram extensivamente entre a Guiana e a Venezuela, de 1835 a 1844, e publicaram dados em quantidade considerável (Haripersaud, 2009; Haripersaud *et al*., 2010).

Richard Spruce (1817-1893) passou quase sete anos no Equador, de 1857 a 1863, mas coletou principalmente nas terras altas, e partiu para o Peru em 1863 (Jørgensen & León-Yánez, 1999). A obra mais representativa de Spruce para a flora amazônica é o resultado de suas coletas na Venezuela e no Brasil. Ele fez mais de 800 coletas botânicas, muitas das quais eram novas para a ciência (Huber, 1995). Além destas, seu estudo sobre briófitas da Amazônia é uma referência no neotrópico, com a descrição de centenas de novas espécies. Também na primeira metade do século 19, Juan Isern Batlló y Carrera (1825-1866) e companheiros da Expedição Real Espanhola do Pacífico partiram do Equador, através das planícies amazônicas, viajando pelo Amazonas até Manaus, Belém e, finalmente, Pernambuco (Jørgensen & León-Yánez, 1999).

A expedição que teve o maior impacto, no entanto, sobre o conhecimento da flora arbórea amazônica no século 19 foi, provavelmente, a de Carl Friedrich Philipp von Martius (1794-1868). Com o zoólogo Johann Baptist von Spix, Martius viajou por quatro anos (1817-1821), a partir do Rio de Janeiro foi até São Paulo (no sudeste do Brasil), indo de lá a Belém, e posteriormente subiu o rio Amazonas de canoa. Ele e sua equipe viajaram 10.000 km e fizeram 3.541 coletas de aves, insetos e outros animais, realizando entre 25.000-30.000 coletas de herbários (Anônimo, 1994; Förther, 1994), as quais contêm cerca de 7.300 espécies de plantas e estão armazenadas no Botanische Staatssammlung München. Von Martius iniciou o projeto "Flora Brasiliensis", uma iniciativa talvez ainda mais importante, contendo tratamentos taxonômicos de

22.767 espécies, a maioria composta por angiospermas brasileiras. Ele completou 46 dos 130 volumes antes de sua morte, em 1868, sendo a monografia concluída em 1906 (CRIA, 2005).

Século 20

A partir de 1900, o número de espécimes de árvores coletadas e o número de espécies registradas para a Amazônia aumentaram em duas ordens de grandeza (Figura 8). O esforço de coleta também variou entre os países (Figura 12), porque os esforços tornaram-se muito mais divididos. Enquanto esforços anteriores concentraram-se em grandes expedições que cruzaram as fronteiras dos países, o aumento da soberania dos países após a independência do domínio colonial levou a programas locais e nacionais de exploração botânica. Além disso, o início de vários projetos de flora intensificou o estudo da região.

A seguir, é feito um breve relato da história de coleta no século 20 para cada um dos nove países amazônicos, em ordem de intensidade de coleta. A Tabela 1 lista os coletores mais importantes neste período por país.

Guiana Francesa

A Guiana Francesa é o país mais bem coletado em termos de área na Amazônia, com uma densidade de coletas de 75 coleções/100 km^2 (Tabela 2). O número acumulado de coleções aumentou acentuadamente na segunda metade do século 20 (Figura 12A), estando relacionado à criação do herbário, em Caiena, por Roelof Oldeman, e aos consecutivos esforços de coleta da equipe de Oldeman e Jean-Jaques de Granville, amplamente espalhados pela Guiana Francesa, e de Scott Mori, em Saul (Haripersaud *et al*., 2010). A maioria dos botânicos estava envolvida tanto em inventários de parcelas quanto em coleta tradicional, tornando-se difícil separar suas relativas contribuições. Aproximadamente 265 hectares de inventários botânicos florestais foram realizados na Guiana Francesa desde 1980, sendo que estes adicionaram 350 novas espécies de árvores à coleção do país. Durante o mesmo período, apenas 60 novas espécies de árvores, aproximadamente, foram coletadas fora das parcelas na Guiana Francesa.

Suriname

Até 1953, o trabalho de campo de botânicos coletando sob o número de série de "Boschwezen", majoritariamente nas áreas Zanderij, Sectie O e Brownsberg, e ao longo do rio Nickerie, acrescentou bastante ao número de coletas no Suriname (Figura 12B). No mesmo período, as coletas intensificaram-se, com o início da "Flora of Suriname" (Haripersaud *et al*., 2010). Jan Lindeman contribuiu de forma acentuada para as coleções de árvores neste país e produziu um dos primeiros guias de árvores da região (Lindeman & Mennega, 1963).

Guiana

Na primeira metade do século, as coletas de espécies arbóreas aumentaram com as grandes contribuições de Noel Yvri Sandwith, em torno da Estação Mazaruni, e de Albert Charles Smith, ao redor das terras Cuyuwini e na Savana Rupununi (Figura 12C). A contínua viagem de campo e as coletas do Departamento Florestal levaram a um grande aumento no conhecimento dos tipos de florestas e de espécies de árvores dominantes (Fanshawe, 1952). Um segundo aumento, após a década de 1980, refletiu mudança na estratégia de coleta, com grandes expedições destinadas a áreas geográficas específicas no âmbito de projetos como o "Flora of the Guianas" (em português, "Flora das Guianas"), iniciado em 1984 (Haripersaud *et al*., 2010).

Até o momento, 3.744 espécies de árvores foram coletadas na Guiana (Apêndice 2, Tabela 2). Utilizando-se as estimativas de riqueza de espécies, estima-se um total de 4.581 espécies para o país (ter Steege *et al*., 2013), com 82% das espécies já coletadas localmente.

Equador

O número de espécies registradas para o país aumentou acentuadamente na década de 1950, sendo as coletas intensificadas na década de 1970 (Figura 12D), com o início do projeto Flora do Equador, em 1973 (Renner, 1993).

Jørgensen & León-Yánez (1999) estimaram que 50.000 coletas de plantas foram feitas no Equador antes de 1900, enquanto que um número dez vezes maior foi observado no século 20. As coletas no Equador inicialmente focaram as terras baixas do Pacífico; as terras baixas amazônicas foram exploradas muito depois, e de forma mais acentuada, por um grupo de botânicos do Herbário Nacional (David Neill, Walter Palacios, Carlos Cerón, Alberto Dik). Em 1993, o número total de coletas de plantas na Amazônia equatoriana foi estimado em 61.000 (Renner, 1993). Em nosso conjunto de dados, o número total de coletas de árvores para a Amazônia equatoriana é de 16.202 (Apêndice 2, Tabela 1). Estes números tornam a região a quarta mais bem coletada na Amazônia (Figura 8, Tabela 2) e nossos dados sugerem que muito mais coletas serão necessárias para registrar o valor total da flora arbórea. Com 2.366 espécies de árvores coletadas até o presente, apenas 35% do número total estimado de árvores na Amazônia equatoriana foram registrados.

Colômbia

Entre 1940 e 1950, as coletas botânicas aumentaram vigorosamente (Figura 12E). Richard Evans Schultes fez importantes coletas no departamento de Vaupés, adicionando grande número de novas espécies e novos registros para a flora colombiana. José Cuatrecasas visitou as florestas do rio Orteguaza (Caquetá), do rio Vaupés, da Serranía de la Macarena (Meta) e da Serranía de la Lindosa (Guaviare), onde coletou material botânico valioso. Entre 1972 e 1979, o Projeto Radargramétrico del Amazonas (PRORADAM) produziu importantes coleções de espécies madeireiras na Amazônia colombiana. Na década de 1990, foram feitas muitas coleções para estudos ecológicos das florestas amazônicas. O Herbário Amazónico Colombiano (COAH), do Instituto SINCHI, foi criado em 1983 para se concentrar na flora amazônica do país, passando a manter aproximadamente 95.000 espécimes e 7.700 espécies de plantas vasculares. Um novo catálogo de todas as plantas da Colômbia foi publicado em 2015 (Bernal *et al*., 2005). Em nosso conjunto de dados, o número total de coletas de árvores para Amazônia colombiana é de 35.277 (Apêndice 2, Tabela 2). Com 3.511 espécies de árvores coletadas, 35% do número estimado de espécies de árvores já foram coletadas na Amazônia colombiana.

Brasil

O Brasil é o país com o maior número de coleções (278.165) e com uma densidade média de 6,8 coletas/100 km^2. O primeiro pico de coleções ocorreu logo no início do século (Figura 12F), quando o Herbário do Museu Paraense Emílio Goeldi (MG), em Belém, foi criado. Mais tarde, muitas expedições amazônicas organizadas pelo Jardim Botânico do Rio de Janeiro contribuíram para o aumento de coleções, graças a Jacques Huber (1867-1914), a João Geraldo Kuhlmann (1882-1958) e, especialmente, a Adolpho Ducke (1876-1959) (Hopkins, 2005). Nelson A. Rosa (1947, ainda em atividade) registrou mais de 6.000 coletas na Amazônia e João Murça Pires (1917-1994) registrou, no estado do Amazonas e na Amazônia oriental, aproximadamente 5.000 coletas (dados utilizados neste estudo) e também estabeleceu as primeiras parcelas permanentes em florestas de terra firme da Amazônia (Pires & Salomão, 2000). George Alexander Black (1910-1957) coletou em toda a Amazônia (Prance, 1971). Black *et al*. (1950, p. 413) também estabeleceram parcelas e fizeram "tentativas para estimar a diversidade de espécies e densidade populacional de árvores em florestas amazônicas". Ghillean Prance é, sem dúvida, o coletor que fez o maior número de coletas de árvores na Amazônia (mais de 20.000, nos dados aqui apresentados). Um grande número de coletas foi realizado durante o "Projeto Flora Amazônica", que aumentou o número das coleções nos herbários da Amazônia em cerca de 50% (Prance *et al*., 1984). Além disso, o início da obra "Flora Neotropica", em 1967, ajudou a impulsionar um aumento nas coletas e descobertas de novas espécies na Amazônia brasileira, como foi o caso das monografias sobre as famílias Chrysobalanaceae e Lecythidaceae, feitas por Prance (Hopkins, 2007). Em nosso conjunto de dados, o número

total de coletas de árvores para Amazônia brasileira é de 278.165 (Apêndice 2, Tabela 2). Com 7.696 espécies de árvores coletadas, 61% do número estimado de espécies de árvores já foram coletados na Amazônia brasileira.

Peru

A botânica do século XX no Peru foi iniciada pelos trabalhos de Augusto Weberbauer e de Ignatz Urban, que levaram a um aumento imediato do número de espécies registradas no país (Figura 12G). O "Projeto Flora do Peru" foi iniciado em 1922 por Francis Macbride, o qual contribuiu intensamente para as coletas peruanas e atraiu muitos outros coletores. Os espécimes obtidos por meio deste projeto proveram ao Herbário do Museu Field (F) coleções de plantas peruanas que estão entre as melhores do mundo; todavia, a maioria das coletas ainda não foi digitalizada. Botânicos do Jardim Botânico de Missouri, especialmente Alwyn Gentry e Rodolfo Vásquez, também contribuíram com um grande número de coletas de árvores amazônicas no período entre 1970 e 2000. Em 1993, outro grande passo foi dado com o "Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú" (Brako & Zarruchi, 1993). Em nosso conjunto de dados, o número total de coletas de árvores amazônicas no Peru é de 39.851 (Apêndices 1 e 2). Com 4.422 espécies de árvores coletadas, 47% do número estimado de espécies de árvores foram coletados na Amazônia peruana.

Venezuela

As coletas botânicas dispararam na década de 1940 e, em seguida, aumentaram acentuadamente na década de 1970 (Figura 12H). Huber (1995) ainda considera as planícies da Venezuela muito pouco amostradas. A "Flora da Guiana venezuelana", iniciada por Julian Steyermark, no começo da década de 1980, e concluída sob a orientação de Paul Berry, Kay Yatskievych e Bruce Holst, tem ajudado no mais recente aumento do número cumulativo de espécies. Em nosso conjunto de dados, o número total de coletas de árvores para a Amazônia venezuelana é de 16.356 (Apêndices 1 e 2). Com 3.189 espécies de árvores coletadas, 49% do número estimado de espécies arbóreas foram coletados na Amazônia venezuelana.

Bolívia

Com apenas 2,4 coletas de árvores por 100 km^2, a Bolívia é de longe o país mais subcoletado da Amazônia (Tabela 2). Notavelmente, para cada um espécime de árvore coletado por unidade de área na Bolívia, 31 espécimes de árvores foram coletados na Guiana Francesa (país mais bem coletado). Isso reflete, em parte, o início tardio da exploração botânica. No início do século 20, quatro projetos independentes foram realizados, mas a flora da Bolívia não recebeu praticamente estudo algum entre os anos de 1920 e 1946 (Funk & Mori, 1989). Em nosso conjunto de dados, o número total de coletas de árvores para Amazônia da Bolívia é de 11.721 (Apêndices 1 e 2). Com 2.404 espécies de árvores coletadas, 40% do número estimado de espécies arbóreas já foram coletados na Amazônia boliviana.

DISCUSSÃO

Cerca de 12.000 espécies de árvores foram coletadas ou observadas na Amazônia até a presente data. Isso faz com que a estimativa de 16.000 espécies de árvores totais para a Amazônia (ter Steege *et al*., 2013) pareça inteiramente plausível, e também apoia a conclusão de que métodos de extrapolação não paramétricos não sejam muito apropriados para áreas extensas e com intensidades amostrais baixas (ver também Brose *et al*., 2003; Wang & Lindsay, 2005; Xu *et al*., 2012). Reconhecemos que a estimativa de 16.000 espécies permanece especulativa e baseia-se em uma já debatida teoria de amostragem (Fisher *et al*., 1943), mas a série logarítmica não apenas foi demonstrada empiricamente em um conjunto de estudos, como também é derivada de enquadramentos teóricos (em teorias mecanicistas), tais como a Teoria Neutra (Hubbell, 2001), a aplicação da Teoria Quântica para o campo da Biogeografia (O'Dwyer & Green, 2010) e a Teoria da Máxima Entropia em Ecologia (Harte, 2011).

As árvores não foram coletadas aleatoriamente em toda a Amazônia, em relação ao tempo, ao espaço ou

à identidade da espécie (Figura 1). Este é um viés bem conhecido, adotado por reduzir o valor das bases de dados de coleta para a descrição de padrões de diversidade e planos de conservação (Nelson *et al*., 1990; Hopkins, 2007; Tobler *et al*., 2007; ter Steege *et al*., 2011). Um achado surpreendente foi o fato de que o tamanho da população estimada de uma espécie na Amazônia é um preditor pouco eficaz do número de vezes que a espécie foi coletada, e de quando o foi pela primeira vez na Amazônia (Figuras 3 e 5). Este aspecto parece ser resultante da forma como as espécies foram coletadas. As coletas iniciaram a partir de um número limitado de pontos, sendo que muitas espécies foram coletadas, ou talvez a maioria delas, tanto comuns quanto raras. O fato de muitos coletores buscarem maximizar o número de espécies em um determinado número de coletas (ter Steege *et al*., 2011) provoca uma forte desconexão entre a abundância local e o número de coleções locais de uma determinada espécie (Figura 3). Quando novas áreas são visitadas, o mesmo padrão se repete. Os dados de um dos primeiros coletores da Amazônia, Aublet, são bons exemplos da eficiência dos coletores. Aublet coletou 211 espécies de árvores na Guiana Francesa (Apêndice 1). Estas espécies diferem em tamanho populacional, estimado em cinco ordens de magnitude, sendo que 12 delas não foram nem mesmo encontradas nas parcelas de inventário de árvores na Guiana Francesa. Isto se dá porque, na maioria das áreas dominadas por espécies comuns, as espécies raras também são coletadas. A distribuição afeta o número de coletas muito mais do que a abundância, pois as espécies mais distribuídas são suscetíveis a coletas em muitos inventários locais. Este efeito é tão forte que, após a contabilização da distribuição das espécies em nossas análises, o tamanho da população não foi capaz de adicionar uma quantidade significativa de explicação extra à variância.

Os coletores de plantas têm registrado cerca de 12.000 espécies, com um esforço conjunto de busca de pelo menos dez coleções por 100 km^2, refletindo também uma alta eficiência na captura de *taxa* raros (ter Steege *et al*., 2011). Ter Steege *et al*. (2013) estimaram que 11.000 espécies de árvores amazônicas têm populações de $\leq$ 1 milhão de indivíduos, e que as 5.000 espécies mais raras têm população inferior a 1.000 indivíduos. A chance de coletar aleatoriamente uma árvore pertencente a uma espécie com menos de 1 milhão de indivíduos é de $10^6/\sim 4*10^{11} = 2.5 * 10^{-6}$. Para as espécies com populações inferiores a 1.000 indivíduos, a probabilidade cai para $2.5 * 10^{-9}$. Estas probabilidades muito baixas ainda superestimam significativamente a probabilidade de um coletor não somente encontrar a árvore, mas também de coletá-la, uma vez que a maioria dos coletores só irá coletar espécimes que têm flores ou frutos (ver a seguir). Parece que encontrar uma agulha em um palheiro pode ser mais fácil. No entanto, cerca de 7.000 destas 11.000 espécies raras foram registradas até o momento e encontram-se depositadas em herbários.

A curva de acumulação de espécies por coleções (Figura 9) deixa claro que mais espécies serão encontradas com esforço de coleta adicional. Também é de se esperar que novas espécies surjam a partir de uma inspeção cuidadosa em materiais de herbários (Bebber *et al*., 2010; Fontaine *et al*., 2012; Maas *et al*., 2015), especialmente à medida em que sejam disponibilizados *on-line* por meio de plataformas como GBIF e SpeciesLink.

Nossa lista de espécies contém muitas que raramente ultrapassam 10 cm de DAP, as quais são particularmente raras em inventários florísticos (onde árvores com menos de 10 cm são eliminadas da amostragem), mas não são necessariamente raras na Amazônia. Um bom exemplo é a espécie *Hirtella racemosa*, uma pequena árvore classificada na categoria de número 1 em número de coletas (Apêndice 1), mas que aparece apenas na posição 133 em tamanho de população estimada com base nas parcelas da ATDN (ter Steege *et al*., 2013, Apêndice 1). A espécie *Tococa guianensis* é outro exemplo: classificada na posição 25 em número de coletas e, ocasionalmente, atingindo 8 metros de altura na Amazônia (por exemplo, Douglas C. Daly 7148), mas, normalmente, apresentando menor porte, nunca foi observada nas parcelas da ATDN. O oposto

também é verdadeiro. As palmeiras são extremamente abundantes nas parcelas da ATDN, respondendo por seis entre as dez espécies de árvores com as maiores populações estimadas (ter Steege *et al*., 2013), mas são muito menos coletadas, devido ao tamanho dos espécimes que geram e ao esforço necessário para coletá-las. Outros fatores que podem influenciar a frequência de coleta estão relacionados à fenologia das espécies, no que diz respeito ao calendário de viagens de coleta, que são, na maioria das vezes, feitas em períodos de seca (Haripersaud, 2009; Haripersaud *et al*., 2010); floração e frutificação irregular, o que significa que algumas espécies não são encontradas em estado fértil nas parcelas, mesmo com visitas frequentes sendo realizadas ao longo de dez anos consecutivos (D. Sabatier, observação pessoal); a facilidade da coleta de árvores de sub-bosque em relação às árvores do dossel; e a variação da in(visibilidade) de estruturas reprodutivas em diferentes *taxa* (ter Steege & Persaud, 1991). Há ainda fatores que podem incluir flutuações temporais no financiamento de pesquisas taxonômicas, campanhas de inventários ligadas às novas áreas protegidas, avaliações ambientais e projetos florísticos.

Finalmente, espécies muito raras podem, na verdade, ser comuns em outros lugares. Espécies de Mata Atlântica, Caatinga e Andes foram todas raramente coletadas na Amazônia (Figura 13). Isto poderia sugerir que os *singletons* (em português, espécies únicas, coletadas apenas uma vez dentro das parcelas de inventário) seriam encontrados principalmente nas bordas da Amazônia. No entanto, não é este o caso – eles são mais frequentemente encontrados em áreas de grande riqueza, com alta intensidade de coleta – por exemplo, das áreas ao redor de Manaus e da Guiana Francesa (Figura 14).

Dados de repositórios públicos contêm muitos erros (Maldonado *et al*., 2015). Nos dados aqui utilizados, pelo menos cinco tipos de erros podem ser encontrados: taxonomia, formas de vida, identificação, localização e digitalização incompleta. O terceiro e o quarto ocorrem na primeira fase de coleta de dados (ou seja, em nível individual de cada espécime) e são muito difíceis de serem encontrados e corrigidos depois que os dados foram agrupados.

1) Taxonomia: este erro é independente da coleta de dados. Novos tratamentos taxonômicos de famílias e de gêneros moveram espécies desta lista para suas sinonímias. O impacto nesta lista foi relativamente pequeno, no caso do tratamento da nomenclatura de toda a família Annonaceae (aproximadamente 3%, ver em parágrafos anteriores), mas muito maior no tratamento completo do gênero *Guatteria*, da mesma família (Maas *et al*., 2015). Estudos adicionais de espécimes irão acrescentar novos elementos a esta lista, por meio da descrição formal de novas espécies, tais como as adicionadas ao IPNI, mas que ainda não estão presentes nas bases de dados de herbários e, em

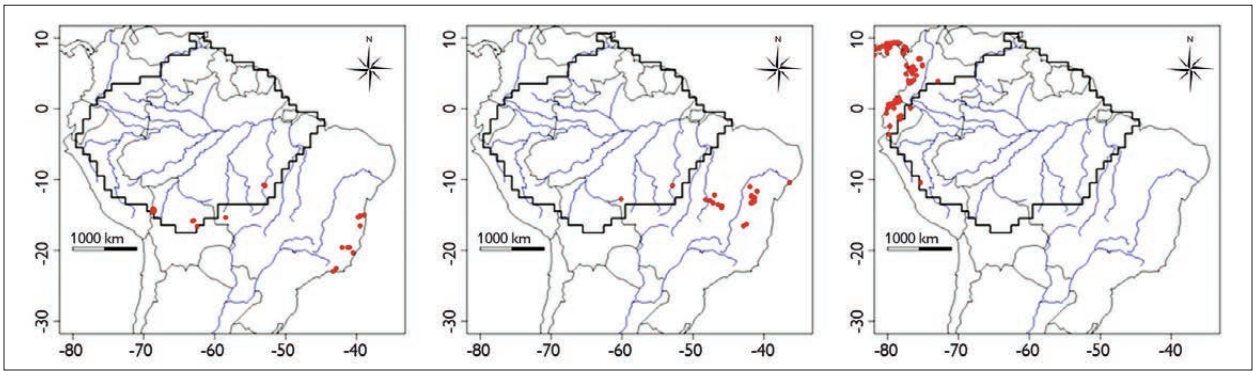

Figura 13. Exemplo de espécies de árvores não Amazônicas com alguns poucos registros dentro da Amazônia. Mapas com registros do GBIF de *Cariniana ianeirensis* R. Knuth (espécie da Mata Atlântica), *Exellodendron gardneri* (Hook. f.) Prance (espécie da Caatinga) e *Conostegia montana* (Sw.) D. Don ex DC. Mapas elaborados com rotinas personalizadas em R. Fonte do mapa-base (country.shp, rivers.shp): ESRI (s. d.) (©ESRI, DeLorme Publishing Company).

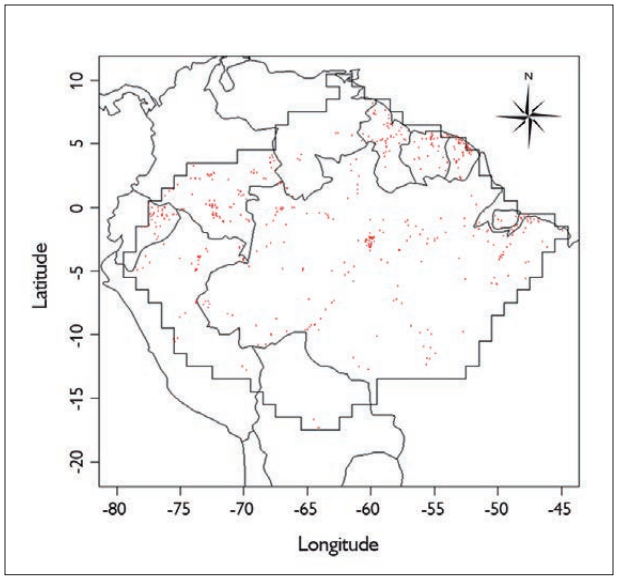

Figura 14. Locais de coleta de espécies com indivíduos únicos nos dados de coleta. A maioria dos indivíduos únicos é encontrada em áreas que são bem coletadas. Mapas elaborados com rotinas personalizadas em R. Fonte do mapa-base (country.shp, rivers.shp): ESRI (s. d.) (©ESRI, DeLorme Publishing Company).

específico, as dez espécies novas do gênero *Guatteria*, descritas por Maas *et al*. (2015). A taxonomia de famílias e de gêneros de árvores amazônicas está em um estado de fluxo contínuo; as melhorias nas técnicas moleculares podem causar grandes mudanças na classificação atual e, consequentemente, no número de espécies, de gêneros e de famílias. Análises filogenéticas recentes da família Chrysobalanaceae (Bardon *et al*., 2013), Protieae (Burseraceae) (Fine *et al*., 2014) e Lecythidaceae (Huang *et al*., 2015; Mori *et al*., 2015) mostram que a nossa visão sobre os grandes gêneros e as famílias de árvores amazônicas vai mudar drasticamente em um futuro próximo. Os trabalhos sobre outras famílias grandes, também em curso (por exemplo, Annonaceae - Paul Maas, comunicação pessoal; Sapotaceae, Lauraceae - Jerome Chave, comunicação pessoal), irão demonstrar brevemente estes avanços.

2) Forma de vida: incertezas sobre a classificação das espécies quanto à forma de vida tiveram como referência de comparação a lista recente de árvores da América do Sul (Grandtner & Chevrette, 2013) e a lista de espécies da ATDN (ter Steege *et al*., 2013). Outras fontes incluíram Oliveira Filho (2014), listas de árvores do Missouri Botanical Garden (s. d.). Algumas espécies foram checadas, ainda, em seu protólogo e nas etiquetas de herbário quanto aos seus hábitos. Já que a forma de vida pode variar dentro de uma espécie, é possível que a lista compreenda um pequeno número de exemplares, principalmente de arbustos ou de lianas. Acreditamos que a quantidade de espécies não arbóreas presente nesta lista seja muito pequena.

3) Identificação das espécies: neste conjunto de dados, um número desconhecido, mas significativo de espécimes, apresenta identificação incorreta (Dexter *et al*., 2010; Goodwin *et al*., 2015). Identificações incorretas em herbários tendem a se comportar como uma bola de neve, uma vez que botânicos comparam espécimes não identificados com materiais identificados de maneira incorreta. Em alguns casos, duplicatas da mesma coleção podem receber nomes diferentes em herbários diferentes. Em dados de repositórios públicos, tais erros são difíceis de ser verificados e podem ter aumentado levemente a estimativa na presente lista de espécies.

4) Localização: muitas coleções digitalizadas contêm erros de localização, grande parte dos quais fomos capazes de corrigir. Erros em dados de localização levam a problemas na estimativa de riqueza de espécies, e tendem a superestimar a riqueza local, ao passo que espécies são erroneamente posicionadas fora de seu alcance real. Trabalhando com muitas espécies, estes erros acumulam-se (Maldonado *et al*., 2015). A presente lista foi substancialmente verificada em relação a erros de geografia, contando com a remoção de dados com localização duvidosa. Portanto, acreditamos que localização não é um grande problema desta lista.

5) Digitalização incompleta: alguns herbários importantes ainda não digitalizaram suas coleções, nem depositaram os dados em repositórios públicos, como o GBIF. Desse modo, suas coleções estão apenas parcialmente representadas nesta lista de espécies. Por exemplo, a maioria das coleções das principais expedições fora das Guianas antes de 1900 foi depositada em Paris e München (P e M), herbários cujos espécimes não estavam disponíveis no momento em que adquirimos os dados do presente trabalho. Enquanto esse viés poderia ser a causa do padrão inicial de coleta focada nas três Guianas (Figuras 11 e 12), os padrões e as contagens de espécies aqui relatadas para o período anterior a 1900 são relativamente robustos, uma vez que a maioria dos coletores históricos fez inúmeras duplicatas, amplamente distribuídas ou vendidas para herbários e colecionadores particulares. Coletas do século 20 são provavelmente menos vulneráveis a este tipo de viés, uma vez que possuem dados de etiqueta mais completos, em inglês, e foram coletados sob práticas de herbário mais bem estabelecidas, tornando a digitalização mais fácil e mais provável (incluindo a partilha de duplicatas com múltiplos herbários).

De acordo com ter Steege *et al*. (2011), a coleta de árvores na Amazônia não é aleatória. A natureza não aleatória das coleções tem fortes implicações para a modelagem de distribuição de espécies, onde as coleções são consideradas uma amostra aleatória de uma (desconhecida) distribuição de probabilidade. A estratégia de coleta muito eficaz dos coletores botânicos, estratificada por acesso geográfico, viola esta premissa. Isto sugere que os modelos de distribuição de espécies para regiões pouco amostradas, como a Amazônia, podem ser comprometidos não somente pelo baixo número de observações das espécies (Hopkins, 2007), mas também pela fraca representatividade total de suas distribuições (Loiselle *et al*., 2007; Feeley, 2015).

O acúmulo dos números de coleções e espécies tem diminuído nas últimas duas décadas. Isto pode refletir uma série de fatores. Em primeiro lugar, pode ser, em grande parte, um artefato: resultado do intervalo de tempo entre a coleta de uma amostra e a disponibilização de seus dados (Fontaine *et al.*, 2012). As amostras têm de ser identificadas, inseridas em herbários, em banco de dados e, em alguns casos, devem ser descritas como novas espécies; somente então os dados poderão ser transferidos para um agregador *on-line* (como SpeciesLink ou GBIF). Este último é feito regularmente pela maioria dos grandes herbários, mas não em intervalos de tempo curtos, também não sendo feito por muitos herbários menores. Muitas espécies não descritas também podem ser encontradas em coleções recentes (Fontaine *et al*., 2012) ou mais antigas (Bebber *et al*., 2010). Como exemplo, dez espécies do gênero *Guatteria*, recentemente descrito por Maas *et al*. (2015), foram coletadas pela primeira vez na Amazônia entre 1943 e 1991 (Apêndice 1). Em segundo lugar, o declínio pode refletir uma mudança da coleção em geral e uma redução dos trabalhos de coleta, em detrimento do aumento de pesquisas voltadas para a filogenética, que tem grupos específicos como alvo. Em terceiro lugar, pode refletir uma diminuição nas expedições de coleta, devido ao aumento das dificuldades na obtenção de licenças e de financiamento. Sugerimos que a primeira opção é a mais provável, pois o tempo de retardo é algo bem conhecido, enquanto que a segunda e a terceira opções são mais especulativas. O estabelecimento de parcelas na Amazônia não parece mostrar essa diminuição (Hans ter Steege, observação pessoal) e a coleta de plantas é feita principalmente por pesquisadores nacionais, que, na grande maioria dos casos, têm licenças ligadas aos seus institutos ou a projetos de pesquisa.

Quais são as estratégias mais eficientes para completar a documentação da flora arbórea da Amazônia? Onde, como e quão rapidamente podemos coletar as espécies de árvores amazônicas que permanecem sem descrição? Uma simples extrapolação da curva de coleta de espécies (Figura 15) indica que, se a relação logarítmica atual entre o número de espécies e de coletas permanecer sólida, pelo menos 4,5 milhões de novas coleções únicas serão necessárias

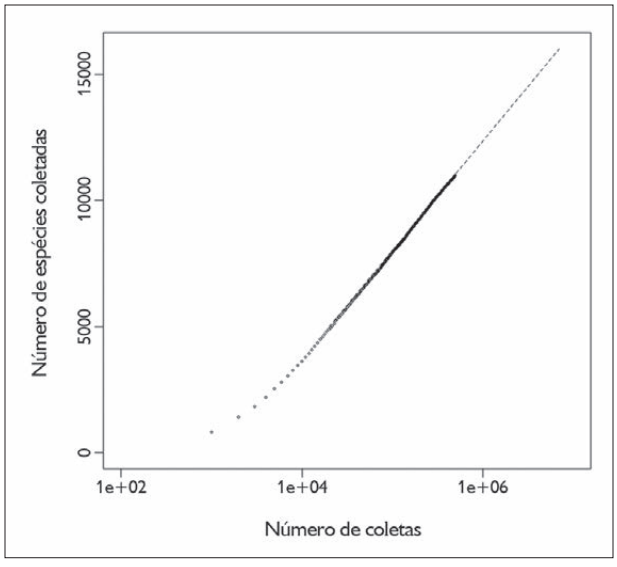

Figura 15. Número acumulado de espécies amazônicas em função do número de coletas (eixo logarítmico). Uma extrapolação log-normal prediz que aproximadamente 5.000.000 de coletas serão necessárias para atingir o número de 16.000 espécies.

para descobrir todas as 16.000 espécies preditas que devem ocorrer na Amazônia. No ritmo atual de coleções por ano (13.500), serão necessários mais de 300 anos. Embora o desmatamento seja atualmente mais baixo (ter Steege *et al*., 2015) do que o anteriormente previsto (Soares-Filho *et al*., 2006), uma perda maior de floresta conduzirá, inevitavelmente, à perda de espécies raras, com distribuição restrita, antes mesmo que elas possam ser descobertas. Se o desmatamento aumentasse, de acordo com os níveis dos anos 2000, a maioria das espécies raras – e possivelmente desconhecidas – da Amazônia Oriental e Austral iria enfrentar ameaça de extinção (ter Steege *et al*., 2015).

Não há dúvida de que a intensificação dos esforços de coleta, em geral, resultaria em novas espécies para a ciência ou novos registros de espécies para a Amazônia. A probabilidade de um botânico, no entanto, coletar uma espécie arbórea ainda não listada neste estudo é pequena e vai continuar a diminuir (ver em parágrafos anteriores). Intensificar o esforço de coleta, portanto, não deve ser algo que se restrinja à coleta de mais espécimes. Recomendamos o foco na troca de dados e na curadoria, na digitalização de espécimes, no suporte às descrições taxonômicas e nas monografias de famílias, além de coletas de campo que tenham como alvo áreas ou *taxa* específicos. Estes tópicos serão melhor esmiuçados adiante.

DIGITALIZAR TODOS OS ESPÉCIMES DE HERBÁRIOS AMAZÔNICOS

Estima-se que, possivelmente, 50% de todas as espécies não descritas já estão presentes em coleções de história natural (Bebber *et al*., 2010). Se isso for verdade, então, várias centenas de espécies de árvores amazônicas foram coletadas e depositadas em herbários, mas ainda não foram 'descobertas' ou descritas, como apresentado no recente exemplo do gênero *Guatteria* (Maas *et al*., 2015). Descobrir essas novas espécies em herbários é um processo lento, porque grande número de espécimes permanece ignorado pelos taxonomistas. Esforços de digitalização, combinados com motores de busca rápida, trarão informações aos taxonomistas sobre os espécimes do táxon de interesse disponíveis nos diferentes herbários, ajudando na escolha do material a ser estudado e facilitando o foco em possíveis novas espécies que devem ser pesquisadas com mais cuidado.

Para resolver esses problemas, recomendamos a digitalização massiva de herbários, combinada com a curadoria de dados feita por especialistas, tais como propostas apresentadas pelo Projeto Reflora (JBRJ, s. d.). Os recentes avanços obtidos pelo Naturalis Biodiversity Center, na Holanda, podem servir como modelo (Wen *et al*., 2015). Com um subsídio de €13 milhões, e durante um período de dois anos e meio, 4,4 milhões de espécimes de herbário (e 4,11 outros espécimes) foram digitalizados a um preço médio de €1,52 por espécime (Heerlien *et al*., 2015). Em três herbários "*digistreets*" automatizados, por dia foram fotografadas entre 22.000 e 24.000 folhas de herbário, com um recorde de 35.000 em um único dia. Os rótulos de dados foram, em seguida, adicionados a uma base de dados, utilizando-se as imagens digitais. O material digital está disponível no Bioportal Naturalis

(Naturalis Biodiversity Center, s. d.). Um esforço similar envolvendo o Museu Nacional de História Natural (MNHN), de Paris, e o Instituto de Pesquisa para o Desenvolvimento (IRD), de Cayenne, está sendo realizado na França como parte do projeto e-ReColNat (s. d.), e em breve dará maior visibilidade às coleções históricas brasileiras. Esta digitalização massiva deve ser conjugada à verificação igualmente intensiva da qualidade dos dados das etiquetas digitais, garantindo qualidade para as localizações geográficas, exatidão tipológica dos nomes das espécies e coletores etc.

APOIAR E DESENVOLVER COMPETÊNCIAS TAXONÔMICAS E FLORÍSTICAS

A taxonomia parece uma ciência do passado. Universidades abandonaram as coleções de história natural, que foram deixadas em conjunto com o campo da taxonomia (Raven, 2004; Wheeler, 2004). Em alguns casos, isso levou a uma concentração de todas as coleções de história natural em um único instituto, a exemplo do Naturalis Biodiversity Center. No entanto, museus de história natural estão, infelizmente, concentrando-se cada vez mais em pesquisa não sistemática (Funk, 2014). Segundo May (2004, p. 733), "Taxonomia e Sistemática não são coleção de selos", no entanto, "a taxonomia pode ser chamada, de forma justa, de a exploração pioneira da vida em um planeta pouco conhecido" (Wilson, 2004, p. 739). A taxonomia é um campo de pesquisa orientado a uma hipótese não linear (Wheeler, 2004; Sluys, 2013), e as hipóteses de delimitações de espécies devem ser feitas apenas por taxonomistas que passaram muito tempo estudando um grupo particular. A inclusão de novas técnicas e o aumento de espécies conhecidas têm retardado esse processo, ao invés de o acelerar assim que mais material seja consultado e mais testes, realizados (Sluys, 2013). À medida que novas espécies são encontradas entre as coleções, principalmente durante revisões de família, gênero ou monografias, e uma vez que estas só podem ser confiantemente avaliadas por especialistas, precisamos manter e ampliar conhecimentos taxonômicos, além de treinar e apoiar os jovens taxonomistas para que eles possam trabalhar durante anos em grupos grandes e complexos. Se novas identificações puderem ser facilmente transferidas para os grandes repositórios de dados (Maldonado *et al*., 2015), isso também irá melhorar a qualidade da informação digital. A importância dos projetos de flora neste processo não pode ser superestimada.

ACELERAR E FACILITAR A TROCA DE INFORMAÇÕES SOBRE AS ÁRVORES AMAZÔNICAS

Toda a literatura taxonômica sobre as árvores da Amazônia (e em geral) deve estar disponível *on-line*. Idealmente, todas as floras, revisões e monografias devem ser produzidas em formato eletrônico padrão, para que possam ser atualizadas facilmente. Alternativas existentes são, por exemplo, as páginas sobre a família Lecythidaceae, de S. A. Mori (Mori & Prance, 2006), ou as páginas sobre a família Lauraceae, baseadas em *Scratchpad* (Rohwer, s. d.). Todas as novas descrições devem ser disponibilizadas *on-line* o mais rápido possível, e incorporadas em monografias e floras sob formatos eletrônicos, ou devem ser publicadas em periódicos eletrônicos que também ofereçam troca de dados, como o IPNI (Penev *et al*., 2010). Wen *et al*. (2015) fornecem um esboço para o desenvolvimento de e-monografias. Seria muito valioso para a flora arbórea amazônica se a "Flora do Equador", a "Flora das Guianas", a "Flora Neotropica" e semelhantes obras estivessem disponíveis *on-line*, com chaves eletrônicas, conectadas a coleções e bancos de dados de imagem. Tais floras democratizam as informações florísticas e taxonômicas, sendo atualizáveis de forma dinâmica. Deve-se notar que, apesar de as floras e monografias eletrônicas acelerarem o acesso à informação florística e sistemática, não tornarão o trabalho taxonômico tão mais rápido (ver tópico intitulado "Apoiar e desenvolver competências taxonômicas e florísticas").

A partir deste estudo, e com base na lista de verificação deste artigo, criamos uma plataforma (Amazonian Tree

Flora, s. d.), na qual descrições, imagens e códigos de barras de DNA (GenBank, BOLD, novas sequências de DNA) podem ser adicionados por uma comunidade crescente e aberta de especialistas em árvores amazônicas. Idealmente, vamos reunir todas as espécies coletadas, os espécimes únicos em herbário, as espécies de parcelas, com o intuito de os ter sequenciados (ferramenta de identificação, dados adicionais, para base completa sobre diversidade filogenética, e filogenias, para a história da evolução das espécies de árvores amazônicas).

Para auxiliar na identificação de indivíduos desconhecidos nas parcelas de inventário, alguns membros deste grupo (Daniel Sabatier e Julien Engel) estão desenvolvendo uma plataforma (ATDN tree morphospecies website, s. d.) para compartilhar e gerenciar imagens e informações sobre 'morfoespécies', ou seja, espécies numeradas, as quais são compostas por espécimes que provavelmente pertencem a uma das espécies válidas, mas são localmente desconhecidas e, às vezes, não estão descritas. O *site* foi desenvolvido pela primeira vez com o foco para a Guiana Francesa, a fim de compartilhar informações entre as equipes que trabalham nas mesmas áreas, mas será modificado, a fim de tornar a plataforma útil a qualquer contribuinte de parcelas de árvores, e para qualquer parte da Amazônia.

MAIS FOCO EM PESQUISA NA AMAZÔNIA

A Amazônia ainda é muito subamostrada (Hopkins, 2007; Schulman *et al*., 2007; Sousa-Baena *et al*., 2014), exceto, talvez, a área das Guianas (Tabelas 1 e 2). No Brasil, a maioria das pesquisas está concentrada no Sudeste e no Sul, áreas que possuem 59 dos 92 herbários brasileiros e 67% de todas as coleções do país. A Amazônia brasileira, cobrindo metade do Brasil, possui apenas cinco herbários registrados, contendo apenas 11% das coleções botânicas (Sobral & Stehmann, 2009). Além disso, atualmente, há também na Amazônia pesquisas sistemáticas concentradas em áreas não amazônicas. Das 2.875 novas espécies de angiospermas brasileiras descritas entre 1990 e 2006, apenas 20% eram amazônicas. Enquanto cerca de 50% das novas espécies que ocorrem fora da Amazônia foram descritas por pesquisadores brasileiros, o total para espécies amazônicas foi de apenas 20%. Apenas 0,9% dos financiamentos de pesquisa do governo brasileiro, entre 1997 e 2002, foi dedicado à Amazônia (Sobral & Stehmann, 2009).

FOCO EM ÁREAS GEOGRÁFICAS ONDE OS ESFORÇOS DE COLETA SÃO BAIXOS E A EXPECTATIVA DE DIVERSIDADE É ALTA

Embora muitas novas espécies possam ser encontradas em herbários (tópico "Digitalizar todos os espécimes de herbário amazônicos"), a coleta ainda é necessária e pode ser um fator limitante, como também o é para outros grupos (May, 2004). Onde os botânicos devem concentrar seus esforços, a fim de evitar a coleta de 4.500.000 espécimes? Provavelmente, em áreas com uma alta diversidade e com baixa densidade de coleta. Hopkins (2007) sugeriu quatro principais regiões onde o conhecimento botânico é especialmente limitado na Amazônia, mas onde se espera que a biodiversidade seja elevada: 1) planícies colombianas, com foco na área que compreende parte dos territórios de Vichada, Meta, Guainia, Guaviare e Vaupés; 2) Amazônia brasileira ocidental, no estado do Amazonas, aproximadamente entre as cidades de Tefé e Envira, compreendendo a região de interflúvio entre os rios Purus e Juruá, e estendendo-se ao norte do rio Amazonas até o Parque Nacional do Jaú; 3) norte da Amazônia brasileira, que se estende do nordeste do estado do Amazonas até o sul de Roraima, passando por parte do estado do Pará, cerca de 300 km ao norte do rio Amazonas, incluindo a extremidade sul da Guiana; 4) sudeste da Amazônia brasileira, que se estende do canto sudeste do estado do Amazonas (cabeceiras do rio Sucunduri e curso médio do rio Aripuanã), e sul do estado do Pará, especialmente os cursos superiores dos rios Iriri e Curuá.

Baseada na diversidade (Figura 16B), na densidade de coleta (Figura 16A, Tabela 2), no nível de conhecimento

botânico (Figura 16C) e no levantamento botânico total (Tabela 1), sugerimos que a coleta deva se concentrar em três áreas: 1) na zona fronteiriça entre o Brasil e as Guianas; 2) nos grandes interflúvios do sudoeste da Amazônia brasileira; 3) nas encostas orientais e sopé dos Andes (Equador, Peru e Bolívia), onde muitas novas espécies são coletadas em quase todas as expedições botânicas (Robin Foster, comunicação pessoal). Além da definição de áreas específicas, a localização de demais espécies poderia ser mais eficiente se os esforços de coleta forem segmentados por táxon. Concentrar os esforços de coleta especificamente sobre as espécies não identificáveis no campo, ignorando as comuns, aumentaria a probabilidade de encontrar as ainda desconhecidas. Seria também necessário manter a coleta de espécies mais comuns, a fim de ampliar a extensão geográfica das coleções dos herbários, pois, ao contrário de observações publicadas, estes são os únicos dados primários que podem ser utilizados para verificação quanto à precisão das identificações (Schilthuizen *et al*., 2015). As espécies raras continuarão a ser difíceis de ser encontradas. Hopkins (2007) sugere que os projetos de flórula bem executados (Hopkins, 2005), acompanhados de coleta consistente a longo prazo, resultarão na descoberta de muitas espécies raras. No entanto, mesmo para a Reserva Ducke, estima-se que mais de 2.600 espécies de árvores serão encontradas, enquanto que menos de 2.000 foram coletadas até o momento (ter Steege *et al*., 2017).

ADOTAR NOVAS TECNOLOGIAS

Aublet estaria surpreso ao saber que a maioria dos botânicos ainda procura novas espécies de plantas da mesma maneira que ele fazia em 1762. Para localizar as espécies mais raras de árvores da Amazônia, antes de elas serem extintas, precisamos incorporar novas tecnologias, experimentações e outros métodos emergentes, que permitam pesquisar áreas maiores, com maior precisão. Botânicos podem vir a passar mais tempo no ar, ou no dossel, do que no chão durante o trabalho de campo. Um exemplo de um método emergente

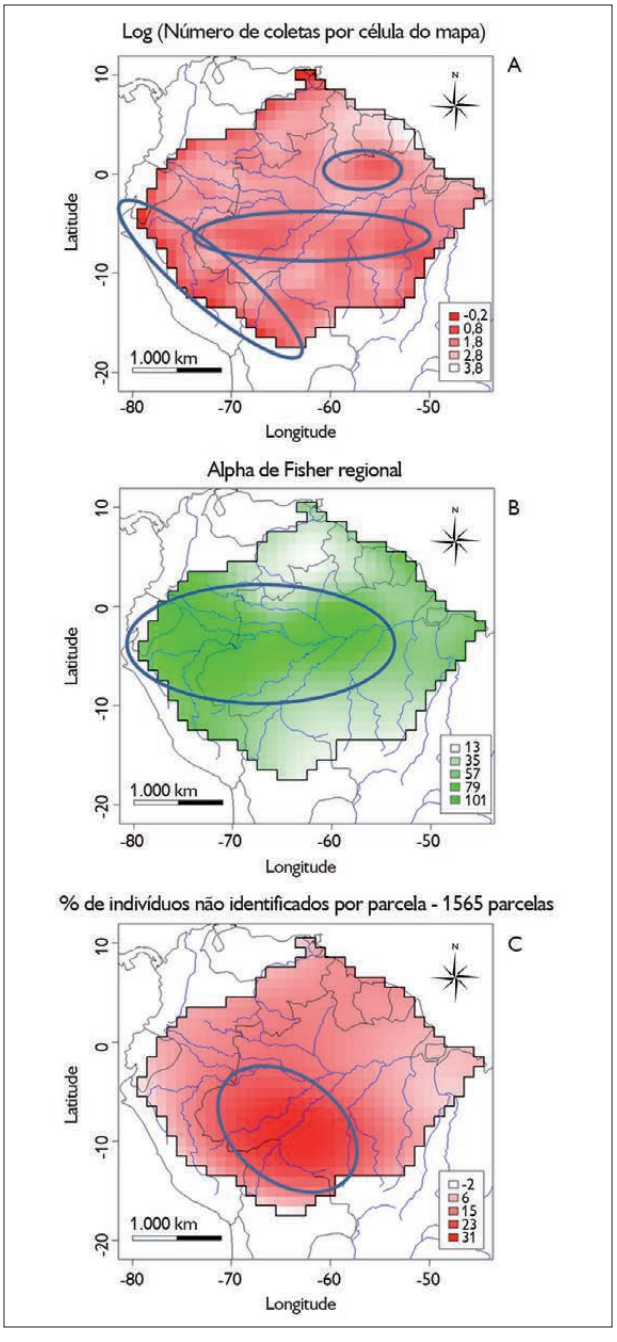

Figura 16. A) Mapa com a média logarítmica do número de coletas de árvores por célula do mapa; B) mapa com a média do Alpha de Fisher por célula (cortesia da Amazon Tree Diversity Network - ATDN); C) mapa com a porcentagem interpolada dos *taxa* em nível de espécies não identificadas nas parcelas de inventários de árvore na Amazônia (ter Steege *et al*., 2015). Mapas elaborados com rotinas personalizadas em R. Fonte do mapa base (country.shp, rivers.shp): ESRI (s. d.) (©ESRI, DeLorme Publishing Company).

para identificação de plantas em larga escala é a espectroscopia (Asner *et al*., 2014), que foi capaz de identificar 85% das 1.449 espécies em um estudo no Peru, com base em uma assinatura espectroscópica de 20 características de refletância foliar. Se os autores puderem dar o próximo passo, e recolher essas assinaturas a partir de plataformas de *near-remote-sensing* (em português, sensoriamento remoto de aproximação), talvez venha a ser possível o mapeamento de um grande número de indivíduos de árvores e a identificação de árvores não descritas, com assinaturas desconhecidas. O código de barras de DNA (DNA *barcoding*), a pesquisa filogenética e a espectroscopia de infravermelho-próximo (Durgante *et al*., 2013; Lang *et al*., 2015), entre outras técnicas, também ajudarão a identificar espécies, ou a descobrir outras novas por meio de uma forma alternativa, que não seja a produção de monografias, mas combinados com especialização taxonômica. Muitas dessas técnicas exigem novos métodos de coleta, razão pela qual cada espécime de árvore amazônica coletado a partir deste ponto deve ser acompanhado por amostras de folhas seca em sílica gel.

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Foi demonstrado que estimativas recentes sobre a diversidade de árvores da Amazônia, baseada em extrapolação estatística de uma série logarítmica (ter Steege *et al*., 2013), são totalmente plausíveis: praticamente 12.000, das aproximadamente 16.000 espécies estimadas para ocorrer na região, foram registradas até o momento. A grande maioria desta descoberta ocorreu no século passado, graças ao esforço de milhares de botânicos de todo o mundo, aos projetos de flora, às expedições de coleta e ao estabelecimento de parcelas de inventários florísticos. Encontrar as demais espécies e documentar melhor a distribuição de todas elas são grandes desafios científicos para a botânica amazônica. Argumentamos que uma estratégia relacionada ao tempo e ao custo-benefício, voltada para a resolução deste problema, seria expandir o esforço de coleta para locais pouco estudados, seguida por campanhas de coleta focadas em táxon e em aplicação de novas tecnologias. O trabalho restante de descoberta da diversidade de árvores da Amazônia terá efeitos de longo alcance em ecologia, sistemática, biologia da conservação e evolução. Este programa de pesquisa será oneroso, mas precisa ser colocado em perspectiva, como proposto por Hubbell (2015, p. 7344):

> [...] precisamos de uma grande quantidade de bons dados sobre os limites geográficos e a abundância de espécies arbóreas tropicais para finalmente responder a pergunta "quantas espécies?". Parece-me que as nossas prioridades estão equivocadas. Nós gastamos muitos bilhões de dólares para procurar vida extraterrestre, mas muito menos para entender a vida e sua distribuição no nosso próprio planeta.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos naturalistas, botânicos, ecologistas e todos que coletaram milhares de amostras de árvores, bem como as centenas de herbários que disponibilizaram seus dados, por meio de GBIF e SpeciesLink. Agradecemos especialmente a Mike Hopkins, que tornou disponível a última versão da base de dados de coletas do INPA. Hans ter Steege, Vitor H. F. Gomes e Rafael P. Salomão recebem apoio do Projeto 407232/2013-3 - PVE - MEC/MCTIC/CAPES/CNPq/FAPs; Alexandre Antonelli tem apoio do Conselho de Pesquisa Sueco, o Conselho de Pesquisa Europeu, sob o Programa "European Union's Seventh Framework" (FP/2007-2013, ERC Financiamento nº 331024), e recebe uma bolsa Wallenberg Academy Fellowship. Agradecemos a Miles Silman e a um revisor anônimo, por seus comentários muito construtivos, que contribuíram para uma versão melhorada deste trabalho.

REFERÊNCIAS

AMAZON TREE DIVERSITY NETWORK (ATDN), [s. d.]. Disponível em: <http://atdn.myspecies.info/>. Acesso em: 1 novembro 2015.

AMAZONIAN TREE FLORA, [s. d.]. **A database for identification and mapping of tree species in the Amazon**. Disponível em: <http://amazoniantreeflora.myspecies.info/>. Acesso em: 3 novembro 2015.

ANÔNIMO, 1994. **Brasilianische Reise 1817-1820**: Carl Friedrich Philipp von Martius zum 200er Geburtstag herausgegeben von Jörg Helbig. Hirmer Verlag, Munique.

ASNER, G. P., R. E. MARTIN, L. CARRANZA-JIMÉNEZ, F. SINCA, R. TUPAYACHI, C. B. ANDERSON & P. MARTINEZ, 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. **New Phytologist** 204(1): 127-139. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/nph.12895.

ATDN tree morphospecies website, [s. d.]. **A collaborative platform for tree morphospecies identification & standardization**. Disponível em: <http://atdnmorphospecies.myspecies.info/>. Acesso em: 12 novembro 2015.

AUBLET, J. B. C. F., 1775. **Histoire des plantes de la Guiane Françoise**: rangées suivant la méthode sexuelle, avec plusieurs mémoires sur différens objects intéressans, relatifs à la culture & au commerce de la Guiane Françoise, & une notice des plantes de l'Isle-de-France... P. F. Didot jeune, Paris.

BARDON, L., J. CHAMAGNE, K. G. DEXTER, C. A. SOTHERS, G. T. PRANCE & J. CHAVE, 2013. Origin and evolution of Chrysobalanaceae: insights into the evolution of plants in the Neotropics. **Botanical Journal of the Linnean Society** 171(1): 19-37. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01289.x.

BEBBER, D. P., M. A. CARINE, J. R. I. WOOD, A. H. WORTLEY, D. J. HARRIS, G. T. PRANCE, G. DAVIDSE, J. PAIGE, T. D. PENNINGTON, N. K. B. ROBSON & R. W. SCOTLAND, 2010. Herbaria are a major frontier for species discovery. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 107(51): 22169-22171. DOI: http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1011841108.

BECK, J., M. BOLLER, A. ERHARDT & W. SCHWANGHART, 2014. Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. **Ecological Informatics** 19: 10-15. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.11.002.

BERNAL, R., S. R. GRADSTEIN & M. CELIS, 2015. **Catálogo de plantas y líquenes de Colombia**. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

BLACK, G. A., T. DOBZHANSKY & C. PAVAN, 1950. Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. **Botanical Gazette** 111(4): 413-425. DOI: http://dx.doi.org/10.1086/335612.

BRAKO, L. & J. L. ZARRUCHI, 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Perú. **Monographs in Systematric Botany** 45: 1-1286.

BROSE, U., N. D. MARTINEZ & R. J. WILLIAMS, 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. **Ecology** 84(9): 2364-2377. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/02-0558.

CARVALHO, G. H., M. V. CIANCIARUSO & M. A. BATALHA, 2010. Plantminer: a web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. **Environmental Modelling & Software** 25(6): 815-816. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.envsoft.2009.11.014.

CENTRO DE REFERÊNCIA EM INFORMAÇÃO AMBIENTAL (CRIA), 2005. **Flora Brasiliensis**. Disponível em: <http://florabrasiliensis.cria.org.br/>. Acesso em: 23 outubro 2015.

DEXTER, K. G., T. D. PENNINGTON & C. W. CUNNINGHAM, 2010. Using DNA to assess errors in tropical tree identifications: how often are ecologists wrong and when does it matter? **Ecological Monographs** 80(2): 267-286. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/09-0267.1.

DURGANTE, F. M., N. HIGUCHI, A. ALMEIDA & A. VICENTINI, 2013. Species spectral signature: discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared Leaf-Spectroscopy. **Forest Ecology and Management** 291: 240-248. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.045.

ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE (ESRI), [s. d.]. Disponível em: <http://www.esri.com/data/basemaps>. Acesso em: 7 setembro 2015.

E-RECOLNAT, [s. d.]. Disponível em: <https://recolnat.org/>. Acesso em: 9 agosto 2015.

FANSHAWE, D. B., 1952. **The vegetation of British Guyana**. A preliminary review. Imperial Forestry Institute, Oxford.

FEELEY, K., 2015. Are we filling the data void? An assessment of the amount and extent of plant collection records and census data available for tropical South America. **PLoS One** 10(4): e0125629. DOI: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0125629.

FEELEY, K. J. & M. R. SILMAN, 2011. The data void in modeling current and future distributions of tropical species. **Global Change Biology** 17(1): 626-630. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02239.x.

FINE, P. V., F. ZAPATA & D. C. DALY, 2014. Investigating processes of neotropical rain forest tree diversification by examining the evolution and historical biogeography of the Protieae (Burseraceae). **Evolution** 68(7): 1988-2004. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/evo.12414.

FISHER, R. A., A. S. CORBET & C. B. WILLIAMS, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. **Journal of Animal Ecology** 12(1): 42-58. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1411.

FONTAINE, B., A. PERRARD & P. BOUCHET, 2012. 21 years of shelf life between discovery and description of new species. **Current Biology** 22(22): R943-R944. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2012.10.029.

FÖRTHER, H., 1994. Die Geschichte des Martius-Herbariums: seine Brasilienkollektion und Empfehlungen zur Typuswahl. **Sendtnera** 2: 5-24.

FUNK, V. A., 2014. The erosion of collections-based science: alarming trend or coincidence? **Plant Press** 17(4): 13-14.

FUNK, V. A. & S. A. MORI, 1989. **A bibliography of plant collectors in Bolivia**. Smithsonian Institution Press (Smithsonian Contributions to Botany, n. 70), Washington.

GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY (GBIF), [s. d.]. Disponível em: <http://www.gbif.org/>. Acesso em: 13 novembro 2015.

GOODWIN, Z. A., D. J. HARRIS, D. FILER, J. R. WOOD & R. W. SCOTLAND, 2015. Widespread mistaken identity in tropical plant collections. **Current Biology** 25(22): R1066-R1067. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.002.

GRANDTNER, M. M. & J. CHEVRETTE, 2013. **Dictionary of trees**: v. 2: South America. Nomenclature, Taxonomy and Ecology. Academic Press, Amsterdam.

HARIPERSAUD, P. H., 2009. **Botanical collecting in the Guianas**. PhD Thesis (Doutorado em Biologia Ambiental) – Utrecht University, Utrecht.

HARIPERSAUD, P., H. TER STEEGE, J. J. DE GRANVILLE, H. CHEVILLOTTE & M. HOFF, 2010. Species abundance, distribution and diversity in time and space after centuries of botanical collecting in the Guianas. **Taxon** 59(2): 592-597.

HARTE, J., 2011. **Maximum entropy and ecology**: a theory of abundance, distribution, and energetics. Oxford University Press (Oxford Series in Ecology and Evolution), Oxford.

HEERLIEN, M., J. VAN LEUSEN, S. SCHNÖRR, S. DE JONG-KOLE, N. RAES & K. VAN HULSEN, 2015. The natural history production line: an industrial approach to the digitization of scientific collections. **Journal on Computing and Cultural Heritage** 8(1): 1-11. DOI: http://dx.doi.org/10.1145/2644822.

HOPKINS, M. J. G., 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. **Rodriguésia** 56(86): 9-25.

HOPKINS, M. J. G., 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. **Journal of Biogeography** 34(8): 1400-1411. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01737.x.

HUANG, Y. Y., S. A. MORI & L. M. KELLY, 2015. Toward a phylogenetic-based generic classification of Neotropical Lecythidaceae-I. Status of *Bertholletia*, *Corythophora*, *Eschweilera* and *Lecythis*. **Phytotaxa** 203(2): 85-121. DOI: http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.203.2.1.

HUBBELL, S. P., 2001. **The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, Princeton.

HUBBELL, S. P., 2015. Estimating the global number of tropical tree species, and Fisher's paradox. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 112(24): 7343-7344. DOI: http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1507730112.

HUBER, O., 1995. History of botanical exploration. In: P. E. BERRY, B. K. HOLST & K. YATSKIEVYCH (Ed.): **Flora of the Venezuelan Guayana**: v. 1: Introduction: 63-95. Smithsonian Institution Press, Portland.

JARDIM BOTÂNICO DO RIO DE JANEIRO (JBRJ), [s. d.]. **REFLORA - Plantas do Brasil**: resgate histórico e herbário virtual para o conhecimento e conservação da flora brasileira. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/PrincipalUC/PrincipalUC.do;jsessionid=99F2FC28FCE65F50A74ACC8728B4B849>. Acesso em: 15 agosto 2015.

JØRGENSEN, P. M. & S. LEÓN-YÁNEZ, 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden** 75: 1-1181.

JØRGENSEN, P. M., C. ULLOA & C. MALDONADO, 2006. Riqueza de plantas vasculares. In: M. R. MORAES, B. ØLLGAARD, L. P. KVIST, F. BORCHSENIUS & H. BALSLEV (Ed.): **Botánica económica de los Andes Centrales**: 37-50. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

LANG, C., F. R. COSTA, J. L. CAMARGO, F. M. DURGANTE & A. VICENTINI, 2015. Near infrared spectroscopy facilitates rapid identification of both young and mature Amazonian tree species. **PLoS One** 10(8): e0134521. DOI: http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0134521.

LEWINSOHN, T. M. & P. I. PRADO, 2005. How many species are there in Brazil? **Conservation Biology** 19(3): 619-624. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00680.x.

LINDEMAN, J. C. & A. M. W. MENNEGA, 1963. **Bomenboek voor Suriname**: herkenning van Surinaamse houtsoorten aan hout en vegetatieve kenmerken. Utrecht University, Landsbosbeheer.

LOISELLE, B. A., P. M. JØRGENSEN, T. CONSIGLIO, I. JIMÉNEZ, J. G. BLAKE, L. G. LOHMANN & O. M. MONTIEL, 2007. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? **Journal of Biogeography** 35(1): 105-116. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01779.x.

MAAS, P. J. M., L. Y. T. WESTRA, H. RAINER, A. Q. LOBÃO & R. H. J. ERKENS, 2011. An updated index to genera, species, and infraspecific taxa of Neotropical Annonaceae. **Nordic Journal of Botany** 29(3): 257-356. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.01092.x.

MAAS, P. J. M., L. Y. T. WESTRA, S. ARIAS GUERRERO, A. Q. LOBÃO, U. SCHARF, N. A. ZAMORA & R. H. J. ERKENS, 2015. Confronting a morphological nightmare: revision of the Neotropical genus Guatteria (Annonaceae). **Blumea** 60(1-3): 1-219. DOI: http://dx.doi.org/10.3767/000651915X690341.

MALDONADO, C., C. I. MOLINA, A. ZIZKA, C. PERSSON, C. M. TAYLOR, J. ALBÁN, E. CHILQUILLO, N. RØNSTED & A. ANTONELLI, 2015. Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: to what extent can we trust public databases? **Global Ecology and Biogeography** 24(8): 973-984. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/geb.12326.

MAY, R. M., 2004. Tomorrow's taxonomy: collecting new species in the field will remain the rate-limiting step. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences** 359(1444): 733-734. DOI: http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2003.1455.

MISSOURI BOTANICAL GARDEN, [s. d.]. **Tropicos.org**. Disponível em: <http://www.tropicos.org>. Acesso em: 20 agosto 2015.

MORI, S. A. & G. T. PRANCE, 2006. **The Lecythidaceae pages**. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/lp/index.html>. Acesso em: 21 agosto 2015.

MORI, S. A., N. P. SMITH, Y.-Y. HUANG, G. T. PRANCE, L. M. KELLY & C. C. MATOS, 2015. Toward a phylogenetic-based generic classification of Neotropical Lecythidaceae-II. Status of Allantoma, Cariniana, Couratari, Couroupita, Grias and Gustavia. **Phytotaxa** 203(2): 122-137. DOI: http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.203.2.2.

NATURALIS BIODIVERSITY CENTER, [s. d.]. **BioPortal**: Blader door Nederlandse natuurhistorische collecties. Disponível em: <http://bioportal.naturalis.nl/>. Acesso em: 2 fevereiro 2016.

NELSON, B. W., C. A. C. FERREIRA, M. F. DA SILVA & M. L. KAWASAKI, 1990. Endemism centers, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. **Nature** 345: 714-716. DOI: http://dx.doi.org/10.1038/345714a0.

O'DWYER, J. P. & J. L. GREEN, 2010. Field theory for biogeography: a spatially explicit model for predicting patterns of biodiversity. **Ecology Letters** 13(1): 87-95. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01404.x.

OLIVEIRA FILHO, A. T., 2014. **NeoTropTree**: tree flora of the Neotropical Region: a database involving biogeography, diversity and conservation. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. Disponível em: <http://www.icb.ufmg.br/treeatlan/>. Acesso em: 23 setembro 2015.

PENEV, L., W. J. KRESS, S. KNAPP, D. Z. LI & S. RENNER, 2010. Fast, linked, and open - the future of taxonomic publishing for plants: launching the journal PhytoKeys. **PhytoKeys** 1: 1-14. DOI: http://dx.doi.org/10.3897/phytokeys.1.642.

PIRES, J. M. & R. P. SALOMÃO, 2000. Dinâmica da diversidade arbórea de um fragmento de floresta tropical primária na Amazônia Oriental - 1. Período: 1956 a 1992. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica** 16(1): 63-110.

PRANCE, G. T., 1971. An index of plant collectors in Brazilian Amazonia. **Acta Amazonica** 1(1): 25-65.

PRANCE, G. T., B. W. NELSON, M. F. D. SILVA & D. C. DALY, 1984. Projeto Flora Amazônica: eight years of binational botanical expeditions. **Acta Amazonica** 14(supl.): 5-30. DOI: http://dx.doi.org/10.1590/1809-43921984145029.

RAVEN, P. H., 2004. Taxonomy: where are we now? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences** 359(1444): 729-730. DOI: http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2004.1462.

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011. **R**: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

RENNER, S. S., 1993. **A history of botanical exploration in Amazonian Ecuador, 1739-1988**: v. 82. Smithsonian Institution Press, Washington.

ROHWER, J. G., [s. d.]. **Lauraceae**. Disponível em: <http://lauraceae.myspecies.info/>. Acesso em: 3 agosto 2015.

RUIZ, Hipólito, 1797. **Florae Peruvianae et Chilensis prodromus, sive, Novorum generum plantarum Peruvianarum et Chilensium descriptiones, et icons**. Paleariniano, Roma.

SCHILTHUIZEN, M., C. S. VAIRAPPAN, E. M. SLADE, D. J. MANN & J. A. MILLER, 2015. Specimens as primary data: museums and 'open science'. **Trends in Ecology and Evolution** 30(5): 237-238. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.03.002.

SCHULMAN, L., T. TOIVONEN & K. RUOKOLAINEN, 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. **Journal of Biogeography** 34(8): 1388-1399. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01716.x.

SILVA, J. M. C., A. B. RYLANDS & G. A. B. FONSECA, 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. **Conservation Biology** 19(3): 689-694. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00705.x.

SLUYS, R., 2013. The unappreciated, fundamentally analytical nature of taxonomy and the implications for the inventory of biodiversity. **Biodiversity and Conservation** 22(4): 1095-1105. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s10531-013-0472-x.

SOARES-FILHO, B. S., D. C. NEPSTAD, L. M. CURRAN, G. C. CERQUEIRA, R. A. GARCIA, C. A. RAMOS, E. VOLL, A. MCDONALD, P. LEFEBVRE & P. SCHLESINGER, 2006. Modelling conservation in the Amazon basin. **Nature** 440: 520-523. DOI: http://dx.doi.org/10.1038/nature04389.

SOBRAL, M. & J. R. STEHMANN, 2009. An analysis of new angiosperm species discoveries in Brazil (1990-2006). **Taxon** 58: 227-232.

SOUSA-BAENA, M. S., L. C. GARCIA & A. T. PETERSON, 2014. Completeness of digital accessible knowledge of the plants of Brazil and priorities for survey and inventory. **Diversity and Distributions** 20(4): 369-381. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12136.

SPECIESLINK, [s. d.]. Disponível em: <http://splink.cria.org.br/>. Acesso em: 13 fevereiro 2016.

TER STEEGE, H. & C. A. PERSAUD, 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. **Vegetatio** 95(2): 177-198.

TER STEEGE, H., P. P. HARIPERSAUD, O. S. BANKI & F. SCHIEVING, 2011. A model of botanical collectors' behavior in the field: never the same species twice. **American Journal of Botany** 98(1): 31-37. DOI: http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1000215.

TER STEEGE, H., N. C. A. PITMAN, D. SABATIER, C. BARALOTO, R. P. SALOMÃO, J. E. GUEVARA, O. L. PHILLIPS, C. V. CASTILHO, W. E. MAGNUSSON, J.-F. MOLINO, A. MONTEAGUDO, P. N. VARGAS, J. C. MONTERO, T. R. FELDPAUSCH, E. N. HONORIO CORONADO, T. J. KILLEEN, B. MOSTACEDO, R. VASQUEZ, R. L. ASSIS, J. TERBORGH, F. WITTMANN, A. ANDRADE, W. F. LAURANCE, S. G. W. LAURANCE, B. S. MARIMON, B.-H. MARIMON JR., I. C. G. VIEIRA, I. L. AMARAL, R. BRIENEN, H. CASTELLANOS, D. CÁRDENAS LÓPEZ, J. F. DUIVENVOORDEN, H. F. MOGOLLÓN, F. D. A. MATOS, N. DÁVILA, R. GARCÍA-VILLACORTA, P. R. S. DIAZ, F. COSTA, T. EMILIO, C. LEVIS, J. SCHIETTI, P. SOUZA, A. ALONSO, F. DALLMEIER, A. J. D. MONTOYA, M. T. F. PIEDADE, A. ARAUJO-MURAKAMI, L. ARROYO, R. GRIBEL, P. V. A. FINE, C. A. PERES, M. TOLEDO, G. A. AYMARD C., T. R. BAKER, C. CERÓN, J. ENGEL, T. W. HENKEL, P. MAAS, P. PETRONELLI, J. STROPP, C. E. ZARTMAN, D. DALY, D. NEILL, M. SILVEIRA, M. RÍOS PAREDES, J. CHAVE, D. A. LIMA FILHO, P. M. JØRGENSEN, A. FUENTES, J. SCHÖNGART, F. C. VALVERDE, A. DI FIORE, E. M. JIMENEZ, M. C. P. MORA, J. F. PHILLIPS, G. RIVAS, T. R. VAN ANDEL, P. VON HILDEBRAND, B. HOFFMAN, E. L. ZENT, Y. MALHI, A. PRIETO, A. RUDAS, A. R. RUSCHELL, N. SILVA, V. VOS, S. ZENT, A. A. OLIVEIRA, A. C. SCHUTZ, T. GONZALES, M. T. NASCIMENTO, H. RAMIREZ-ANGULO, R. SIERRA, M. TIRADO, M. N. U. MEDINA, G. VAN DER HEIJDEN, C. I. A. VELA, E. V. TORRE, C. VRIESENDORP, O. WANG, K. R. YOUNG, C. BAIDER, H. BALSLEV, C. FERREIRA, I. MESONES, A. TORRES-LEZAMA, L. E. U. GIRALDO, R. ZAGT, M. N. ALEXIADES, L. HERNANDEZ, I. HUAMANTUPA-CHUQUIMACO, W. MILLIKEN, W. P. CUENCA, D. PAULETTO, E. V. SANDOVAL, L. V. GAMARRA, K. G. DEXTER, K. FEELEY, G. LOPEZ-GONZALEZ & M. R. SILMAN, 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science** 342(6156): 1243092. DOI: http://dx.doi.org/10.1126/science.1243092.

TER STEEGE, H., N. C. A. PITMAN, T. J. KILLEEN, W. F. LAURANCE, C. A. PERES, J. E. GUEVARA, R. P. SALOMÃO, C. V. CASTILHO, I. L. AMARAL, F. D. A. MATOS, L. S. COELHO, W. E. MAGNUSSON, O. L. PHILLIPS, D. A. LIMA FILHO, M. J. V. CARIM, M. V. IRUME, M. P. MARTINS, J.-F. MOLINO, D. SABATIER, F. WITTMANN, D. CÁRDENAS LÓPEZ, J. R. S. GUIMARÃES, A. M. MENDOZA, P. N. VARGAS, A. G. MANZATTO, N. F. C. REIS, J. TERBORGH, K. R. CASULA, J. C. MONTERO, T. R. FELDPAUSCH, E. N. H. CORONADO, A. J. D. MONTOYA, C. E. ZARTMAN, B. MOSTACEDO, R. VASQUEZ, R. L. ASSIS, M. B. MEDEIROS, M. F. SIMON, A. ANDRADE, J. L. CAMARGO, S. G. W. LAURANCE, H. E. M. NASCIMENTO, B. S. MARIMON, B.-H. MARIMON JR., F. COSTA, N. TARGHETTA, I. C. G. VIEIRA, R. BRIENEN, H. CASTELLANOS, J. F. DUIVENVOORDEN, H. F. MOGOLLÓN, M. T. F. PIEDADE, G. A. AYMARD C., J. A. COMISKEY, G. DAMASCO, N. DÁVILA, R. GARCÍA-VILLACORTA, P. R. S. DIAZ, A. VINCENTINI, T. EMILIO, C. LEVIS, J. SCHIETTI, P. SOUZA, A. ALONSO, F. DALLMEIER, L. V. FERREIRA, D. NEILL, A. ARAUJO-MURAKAMI, L. ARROYO, F. A. CARVALHO, F. C. SOUZA, D. D. AMARAL, R. GRIBEL, B. G. LUIZE, M. P. PANSONATO, E. VENTICINQUE, P. FINE, M. TOLEDO, C. BARALOTO, C. CERÓN, J. ENGEL, T. W. HENKEL, E. M. JIMENEZ, P. MAAS, M. C. P. MORA, P. PETRONELLI, J. D. C. REVILLA, M. SILVEIRA, J. STROPP, R. THOMAS-CAESAR, T. R. BAKER, D. DALY, M. R. PAREDES, N. F. SILVA, A. FUENTES, P. M. JØRGENSEN, J. SCHÖNGART, M. R. SILMAN, N. C. ARBOLEDA, B. B. L. CINTRA, F. C. VALVERDE, A. DI FIORE, J. F. PHILLIPS, T. R. VAN ANDEL, P. VON HILDEBRAND, E. M. BARBOSA, L. C. M. BONATES, D. CASTRO, E. S. FARIAS, T. GONZALES, J.-L. GUILLAUMET, B. HOFFMAN, Y. MALHI, I. P. A. MIRANDA, A. PRIETO, A. RUDAS, A. R. RUSCHELL, N. SILVA, C. I. A. VELA, V. A. VOS, E. L. ZENT, S. ZENT, A. CANO, M. T. NASCIMENTO, A. A. OLIVEIRA, H. RAMIREZ-ANGULO, J. F. RAMOS, R. SIERRA, M. TIRADO, M. N. U. MEDINA, G. VAN DER HEIJDEN, E. V. TORRE, C. VRIESENDORP, O. WANG, K. R. YOUNG, C. BAIDER, H. BALSLEV, N. CASTRO, W. FARFAN-RIOS, C. FERREIRA, C. MENDOZA, I. MESONES, A. TORRES-LEZAMA, L. E. U. GIRALDO, D. VILLARROEL, R. ZAGT, M. N. ALEXIADES, K. GARCIA-CABRERA, L. HERNANDEZ, I. HUAMANTUPA-CHUQUIMACO, W. MILLIKEN, W. P. CUENCA, S. PANSINI, D. PAULETTO, F. R. AREVALO, A. F. SAMPAIO, E. H. V. SANDOVAL & L. V. GAMARRA, 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. **Science Advances** 1(10): e1500936. DOI: http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.1500936.

TER STEEGE, H., D. SABATIER, S. M. DE OLIVEIRA, W. E. MAGNUSSEN, J. F. MOLINO, V. H. F. GOMES, E. POS, C. CASTILHO & R. P. SALOMÃO, 2017. Estimating species richness in hyper-diverse large tree communities. **Ecology** (no prelo).

THE INTERNATIONAL PLANT NAMES INDEX (IPNI), 2015. Disponível em: <http://www.ipni.org>. Acesso em: 15 fevereiro 2016.

THE PLANT LIST, 2013. Version 1.1. Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. Acesso em: 15 fevereiro 2016.

THE TAXONOMIC NAME RESOLUTION SERVICE (TNRS), [s. d.]. **iPlant Collaborative**. Version 4.0. Disponível em: <http://tnrs.iplantcollaborative.org>. Acesso em: 15 fevereiro 2016.

TOBLER, M., E. HONORIO, J. JANOVEC & C. REYNEL, 2007. Implications of collection patterns of botanical specimens on their usefulness for conservation planning: an example of two neotropical plant families (Moraceae and Myristicaceae) in Peru. **Biodiversity and Conservation** 16(3): 659-677. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s10531-005-3373-9.

VALE, M. M. & C. N. JENKINS, 2012. Across-taxa incongruence in patterns of collecting bias. **Journal of Biogeography** 39(9): 1744-1748. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02750.x.

WANG, J.-P. & B. G. LINDSAY, 2005. A penalized nonparametric maximum likelihood approach to species richness estimation. **Journal of the American Statistical Association** 100(471): 942-959.

WEN, J., S. M. ICKERT-BOND, M. S. APPELHANS, L. J. DORR & V. A. FUNK, 2015. Collections-based systematics: opportunities and outlook for 2050. **Journal of Systematics and Evolution** 53(6): 477-488. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/jse.12181.

WHEELER, Q. D., 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences** 359(1444): 571-583. DOI: http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2003.1452.

WILSON, E. O., 2004. Taxonomy as a fundamental discipline. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences** 359(1444): 739. DOI: http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2003.1440.

XU, H., S. R. LIU, Y. D. LI, R. G. ZANG & F. L. HE, 2012. Assessing non-parametric and area-based methods for estimating regional species richness. **Journal of Vegetation Science** 23(6): 1006-1012. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01423.x.

Apêndice 1. Nomes das 11.678 espécies arbóreas registradas na Amazônia. Species (Espécie), Author (Autor): nome da espécie e autoria como reportada pela fonte (ver campo Source Name – Nome da Fonte); collections (coletas): número de coletas encontradas nas fontes de herbário consultadas; n.dgc.coll: número de células de 1 grau do mapa para as quais as espécies possuam informações geográficas válidas; n.ind: número de indivíduos observados em 1.170 parcelas na Amazônia (ter Steege *et al*., 2013); n.plots: número de parcelas nas quais as espécies foram observadas em 1.170 parcelas na Amazônia (ter Steege *et al*., 2013); population.mean: população estimada na Amazônia (ter Steege *et al*., 2013); FirstCollyy: primeiro ano de coleta na Amazônia com base nos dados de herbários consultados; Family: família botânica da espécie (APG3); Source Name: fonte de dados do nome; url: url do nome aceito; TreeSource: fonte de dados das árvores (ATDN: espécies encontradas com mais de 10 cm de DAP nas parcelas da ATDN) (ter Steege *et al*., 2013); Aublet: se as espécies foram coletadas pot Aublet (211 espécies); note: notas adicionais.

O arquivo completo está disponível em:

http://www.nature.com/article-assets/npg/srep/2016/160713/srep29549/extref/srep29549-s2.xls

Apêndice 2. Lista de espécies por país. Número total de coletas únicas encontradas nas bases de dados primárias do GBIF, SpeciesLink, MG, INPA, COAH, por país. Último número de coluna para as três Guianas juntas.

O arquivo completo está disponível em:

http://www.nature.com/article-assets/npg/srep/2016/160713/srep29549/extref/srep29549-s2.xls

Apêndice 3. A) Número de espécies e gêneros por família; B) número de espécies por gênero.

Provedores de dados primários de árvores (número de coletas de árvores):
A (55), Acalypha (184), ALTA-VP (1), ALTA-VP COLLECTION (1), ARIZ (9), Aublet (17093), BOG (3), BOT (988), Botany (21413), BRIT (3209), BSM plantscoll (1), BW Suriname (58), Cenargen (2415), CITSF (7), CNPC (48), COAH (24986), COL (2846), CONN (43), CPAP (73), CPATSA (85), CPQBA (21), CVRD (84), DS (1), E (89), EBDA (30), ECON (5), ESALQ (2623), F (2666), FEMACT (2355), Field Museum (40), FMB (7916), FSL (1182), Fundacion Puerto Rastrojo (2233), FURB (101), FZB-BH (8), GBIF (133), GH (74), HERB (42), Herbario Nacional de Costa Rica (CR) (1), Herbarium (30141), Herbarium Berolinense (47), Herbarium Senckenbergianum (157), Herbarium University Ulm (117), Herbarium W (34), Herbarium WU (248), Herbier de la Guyane (96889), HPL (353), HUA (402), HUCO (13), IAC (956), IAvH-CT (194), IBt (2521), IECOS (1139), IF (171), IFAM - CMZL (714), IMA (320), INPA (145856), Institut de Recherche pour le Developpement (IRD) (23), Instituto de Botanica (1), IPA (1072), IPT (4105), Iwokrama (115), JBB (296), JBRJ (27377), Jenman Herbarium (65), Jonah Boyan Herbarium (638), KANU (2), L (11225), LBB (7), Lindeman (16074), Lynn Gillespie (52), MA (137), MADAM (4), MBM (2619), MBML (12), MCN/FZBRS (7), MCN-PUC-MINAS (2), MEXU (19), MG (27400), MN (1707), MO (722), MPEG (38906), MPU (3), Museu Botanico Municipal Curritiba, Brasilia (1), NA (22434), NCY (11), NSW (13), NYBG (68542), P (2602), PalmTransect (342320), PNFM (34), PUCRS (16), RB (9340), S-Vascular (222), THETIS-IBN (3), Tropicos (161993), U (42530), UBC (70), UDESC (4), UEFS (1728), UEL (191), UEM (12), UEMA (742), UEPA (2553), UESB (8), UFAC (135), UFBA (119), UFC (581), UFERSA (6), UFES (5), UFG (151), UFJF (73), UFMA (233), UFMG (384), UFMS (161), UFMT (530), UFOP (3), UFPA (164), UFPB (133), UFPE (64), UFPI (96), UFPR (700), UFRGS (175), UFRN (69), UFRPE (287), UFRR (433), UFS (24), UFSC (186), UFSCar (28), UFSJ (26), UFU (49), UFV (141), UFVJM (64), UNA (5), UnB (4622), UNEMAT (3913), UNESC (2), UNESPFCA (88), UNESPIBB (63), UNESPRC (322), UNESPSJRP (47), UNICAMP (2436), UNICAP (51), UNICENTRO (1), UNIR (4811), UNISANTA (4), UNITINS (78), UNIVASF (6), University of Suriname (1), UNIVILLE (4), URCA (47), URICER (3), US (7335), USC (19), USP (1157), UTC (1), UTFPR (65), Veth (4), ZMT (11), ZMT/UABCS (3).

O arquivo completo está disponível em:

http://www.nature.com/article-assets/npg/srep/2016/160713/srep29549/extref/srep29549-s2.xls