

DE VOLTA AO PASSADO: REVISITANDO A HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA DAS FLORESTAS NEOTROPICAIS ÚMIDAS

Thadeu Sobral-Souza^{1,2*} & Matheus Souza Lima-Ribeiro³

¹Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP), Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia Espacial e Conversação (LEEC). Avenida 24 A, 1515 - Bela Vista, Rio Claro, SP, Brasil. CEP: 13506-900

²Universidade Metropolitana de Santos (UNIMES), Curso de Ciências Biológicas, Departamento de Ensino a Distância. Avenida Conselheiro Nébias, 536, Encruzilhada, Santos, SP, Brasil. CEP: 11045-002

³Universidade Federal de Goiás (UFG), Instituto de Biologia, Laboratório de PaleoMACROecologia. Rua Riachuelo, 1530, Setor Samuel Graham, Jataí, GO, Brasil. CEP 75804-030

E-mails: thadeusobral@gmail.com, mslima.ribeiro@gmail.com

RESUMO

A alta diversidade biológica observada nas florestas tropicais úmidas é um fato que intriga pesquisadores ao redor de todo o mundo, principalmente em relação aos processos históricos responsáveis por sua origem e manutenção. Para as florestas úmidas neotropicais não é diferente. Aqui, nós revisitamos as principais hipóteses que explicam os processos responsáveis por gerar o padrão de diversidade atual, assim como aquelas que inferem possíveis modificações geográficas sofridas pelas florestas úmidas neotropicais ao longo do tempo. Nós consideramos diferentes fontes como estudos paleoclimáticos, de pólen fóssil, filogeográficos, modelos ecológicos e evolutivos, com o objetivo de sintetizar a história biogeográfica e avançar com o debate acerca de suas conexões e fragmentações pretéritas. As evidências apontam que não existe uma causa única que tenha sido capaz de moldar a biodiversidade desses ambientes. Na realidade, a complexidade parece ser a regra nessa região, com hipóteses contrastantes entre si em termos de mecanismos causais, ou mesmo duração no tempo geológico, enquanto outras hipóteses são exclusivas para explicar a diversificação de grupos taxonômicos restritos.

Palavras-chave: Amazônia; biodiversidade; biogeografia; Mata Atlântica; neotrópico.

ABSTRACT - BACK TO THE PAST: REVISITING THE BIOGEOGRAPHIC HISTORY OF NEOTROPICAL RAINFORESTS

The high biological diversity observed in the tropical rainforests is a fact that intrigues researchers around the world, especially regarding historical processes responsible for their origin and maintenance. For Neotropical rainforests is not different. Here, we revisited the main hypotheses about the origins and changes in Neotropical rainforests over time, based on different studies as paleoclimatic, fossil pollen, phylogeographic, ecological models and evolution, in order to synthesize its biogeographical history and advancing in debate about its connections and preterit fragmentations. Evidence suggests that there is no single cause shaping the biodiversity of these environments. In reality, the complexity seems to be the rule in this region, inferred by several hypotheses and many particularities for each studied taxonomic group.

Keywords: Amazon; Atlantic Forest; biodiversity; biogeography; Neotropic.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

A Amazônia e a Mata Atlântica são conhecidas globalmente pelos altos índices de diversidade. Para se ter dimensão da diversidade das florestas neotropicais, um acre (cerca de 4046 m²) possui aproximadamente 15 mil espécies de animais e plantas (Whitmore 1998). Cerca de 8711 espécies de angiospermas já foram catalogadas ao longo das florestas neotropicais (Thomas 1999). Além disso, a Mata Atlântica configura como um dos 34 *hotspots* globais de biodiversidade, sendo considerado um bioma prioritário para conservação

(Mittermeier *et al.* 2004). Contudo, embora sejam detentoras de uma importante parcela da biodiversidade global e estejam altamente ameaçadas pelos impactos antrópicos, ainda não se sabe as condições históricas reais em que a biodiversidade das florestas neotropicais evoluiu. Ao contrário, existem diferentes hipóteses debatidas na literatura capazes de explicar os possíveis processos responsáveis por gerar tal padrão de diversidade no passado geológico (Gaston & Blackburn 2000). Nesse sentido, nós revisitamos as hipóteses acerca da origem e manutenção da biodiversidade das florestas neotropicais, baseando em diferentes fontes

como estudos paleoclimáticos, de pólen fóssil, filogeográficos, biogeográficos.

AS FLORESTAS TROPICAIS: UM CINTURÃO VERDE AO REDOR DO MUNDO

Atualmente as florestas tropicais possuem clima quente e úmido e estão globalmente distribuídas ao longo da linha do Equador, entre os Trópicos de Câncer e Capricórnio (latitudes aproximadas de 25°N e 25°S, respectivamente; Figura 1). A umidade dessas florestas é controlada diretamente pelos movimentos sazonais da Zona de Convergência Intertropical (ITCZ) que, devido ao encontro dos ventos oriundos do hemisfério norte e sul, garantem a alta pluviosidade local (McGregor & Nieuwolt 1998). Por sua vez, a temperatura elevada das florestas tropicais é resultante da incidência perpendicular (90°) dos raios solares que ocasiona altas temperaturas sem sazonalidade marcada ao longo do ano (Walsh & Newbery 1999). Entretanto, outros fatores climáticos como correntes de vento, presença de maciços montanhosos (p.ex. cordilheira) e variação na superfície do mar fazem com que alguns locais englobados dentro dessa região não sejam classificados como florestas, como áreas da África oriental e da região central da América do Sul (Primack & Corlett 2005).

Nos dias atuais, as florestas tropicais são encontradas em três cinturões verdes desconectados entre si: Amazônia e Mata Atlântica, na América do Sul, bacia do Rio Congo, na África e, nas ilhas do sudeste asiático. Outras duas áreas florestais menores são encontradas também nas ilhas de Madagascar e Nova Guiné (Primack & Corlett 2005) (Figura 1a). Em área (km²), as florestas úmidas tropicais cobrem aproximadamente 7% da superfície terrestre e abarcam cerca de 50% da diversidade de espécies globalmente descritas (Myers *et al.* 2003).

Embora apresentem tais características atualmente, as florestas tropicais possuíam delimitações geográficas diferentes no passado. Estima-se que a origem das florestas tropicais esteja associada ao supercontinente Gondwana (400 milhões de anos atrás - Ma), em um período que se formava uma região florestal única e interconectada. Entre 400 e 180 Ma, com a fragmentação do Gondwana, deu-se início à

separação dos cinturões florestais e sucessivos processos vicariantes ocorreram ao longo do tempo. Entretanto, foi somente entre 160 e 50 Ma, ao longo do Jurássico, Cretáceo e Paleógeno, que a Austrália, a América do Sul, a Índia, Madagascar e a África se separaram totalmente, seguindo o processo de deriva continental, fazendo com que florestas tropicais ficassem desconectadas entre si com padrão de distribuição geográfica similar ao atual (Metcalf 1998). A América do Sul, por exemplo, ficou isolada dos demais continentes por mais de 50 Ma, conectando-se com a América do Norte somente há cerca de 3 milhões de anos atrás (mas veja Hoorn & Flatua 2015, Montes *et al.* 2015, que dizem que essa conexão aconteceu há 11 Ma), quando se deu o fechamento total do Istmo do Panamá. O estabelecimento dessa conexão finalizou o “isolamento esplêndido” do continente sul americano (Simpson 1980) e proporcionou um fenômeno biogeográfico conhecido como o Grande Intercâmbio Biótico Americano (Marshall *et al.* 1982, Webb 1991, 1997). Nesse contato, a fauna e a flora da América do Norte invadiram a região sul-americana e vice-versa, embora a dispersão no sentido inverso (América do Sul - América do Norte) tenha sido menos intensa (Leigh *et al.* 2014), e irradiaram-se rapidamente na nova região (Primack & Collet 2005).

A mudança mais drástica sofrida na distribuição geográfica das florestas tropicais ocorreu há aproximadamente 60 milhões de anos, durante o Eoceno. Como dito anteriormente, nessa época as florestas úmidas estavam conectadas até latitudes muito mais elevadas do que as que ocorrem hoje, em regiões onde atualmente situa-se a região temperada (Morley 2003, Kissling *et al.* 2012). A explicação mais plausível para essa mudança repentina na distribuição geográfica das florestas tropicais é remetida aos ciclos climáticos globais. Dados de reconstituição do nível do mar (Kominz *et al.* 2008), da concentração de CO₂ (Pagani *et al.* 2005) e da temperatura global (Zachos *et al.* 2010) no passado demonstram mudanças desses padrões ao longo do tempo. Segundo esses estudos, até o Eoceno as temperaturas globais eram altas, com concentração de CO₂ atmosférico elevada, fato que propiciava o predomínio de vegetação constituída por plantas C3 - encontradas na sua vasta maioria em

regiões com altas temperaturas e sem escassez de água - similar à vegetação florestal atual. A partir do Eoceno/Mioceno (aproximadamente 30-20 Ma) as temperaturas e concentração de CO₂ começaram a diminuir rapidamente propiciando a expansão de plantas C₄, encontradas hoje em regiões de savana (Beerling & Osborn 2006). Concidentemente, dados de pólen fóssil indicam que o início da expansão das vegetações savânicas ao redor do mundo ocorreu neste mesmo período geológico (Eoceno) (Behling & Hooghiemstra

2001, Keeley & Rundel 2005, Retallack 2005). Sendo assim, as mudanças climáticas globais foram capazes de causar ciclos de expansões e contrações das regiões florestais ao longo do tempo (Flenley 1998, Morley 2000). Atualmente, existem evidências de que as florestas se contraem durante períodos glaciais e se expandem nos períodos interglaciais, principalmente ao longo dos últimos 2 Ma, durante o Quaternário (Haffer 1969, Mayle *et al.* 2004; mas veja evidências contrárias em Colinvaux *et al.* 2000).

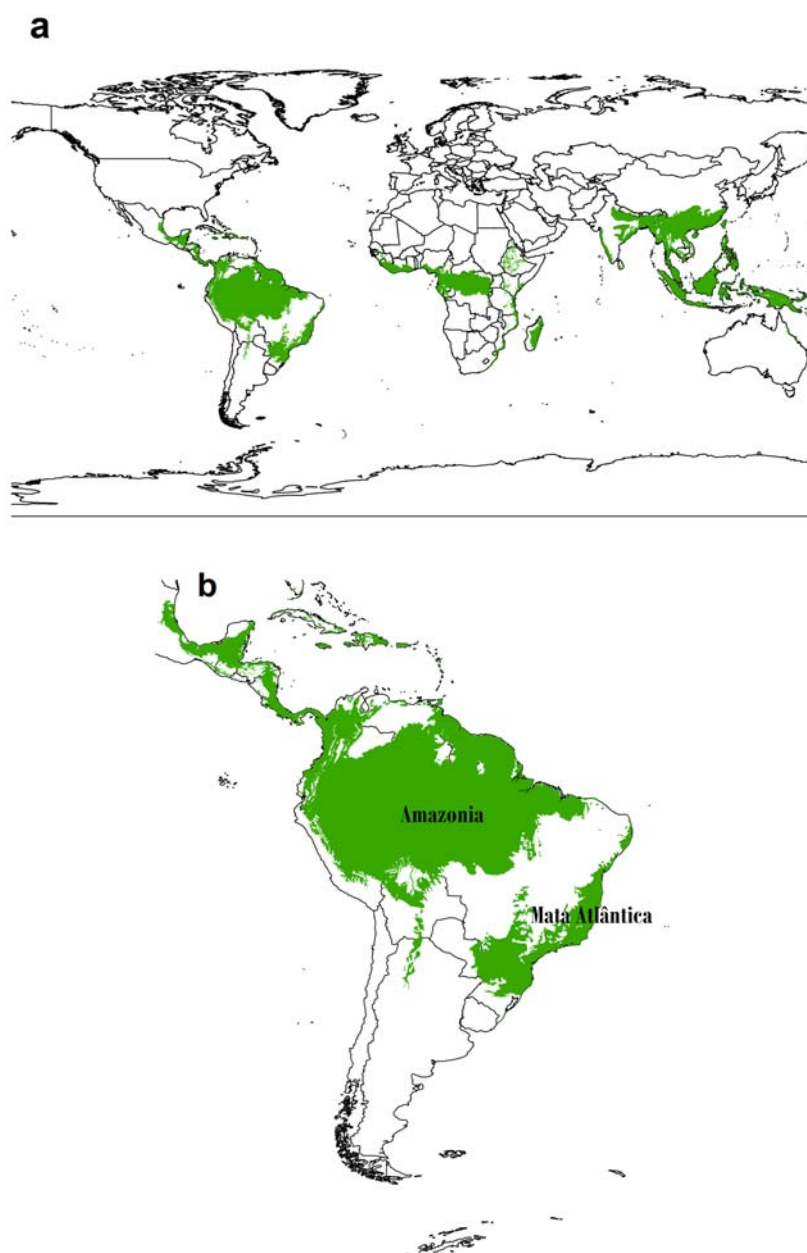


Figura 1. Distribuição das florestas tropicais úmidas, modificado de Olson *et al.* 2001. **a** - Distribuição geográfica global atual e **b** - distribuição das florestas úmidas na América do Sul.

Figure 1. Distribution of tropical rainforests, modified of Olson *et al.* 2001. **a** - Global current distribution and **b** - South American rainforest distribution.

Outro evento, também oriundo das mudanças climáticas globais, que causou contatos e desconexões entre as florestas tropicais, foi a alteração do nível do mar. Há 21 ka, no Último Máximo Glacial (LGM, sigla do inglês para *Last Glacial Maximum*), algumas ilhas do sudeste asiático, como Borneo, Sumatra e Java, que hoje são geograficamente separadas, foram ligadas como resultado da diminuição do nível do mar e formaram uma área florestal ampla, com fluxo livre entre áreas (Whitmore 1987). O mesmo fenômeno ocasionou também a ligação entre Austrália e Nova Guiné, entretanto a sugestão é de fluxo mais reduzido entre esses locais (Adam 1992). Sob esse olhar, mesmo separadas atualmente, os ciclos climáticos globais podem ter causado ligação das florestas neotropicais, tópico que será discutido adiante.

AS FLORESTAS NEOTROPICAIS

As florestas neotropicais são encontradas em três blocos florestais distintos: o da bacia do rio Amazonas, o da Mata Atlântica e o último que se estende na costa do Pacífico norte até o sul do México (Figura 1b). Como as florestas da costa do Pacífico e da América Central são geograficamente próximas e sempre estiveram conectadas com a Amazônia ao longo da história biogeográfica (Primack & Corlett 2005, Hoorn & Wesselingh 2010), independente dos ciclos glaciais (diferentemente da Mata Atlântica que une e se separa da Amazônia de tempos em tempos, tópico discutido adiante), nós iremos focar aqui na história da Amazônia e da Mata Atlântica.

Mata Atlântica

Ao longo da história, a Mata Atlântica recebeu diversas denominações tais como: Floresta Estacional Perenifólia Costeira (Andrade-Lima 1961); Floresta Litorânea (Foury 1968); Floresta Atlântica (Rizzini 1979), dentre outras. Atualmente, segundo o Manual Técnico de Vegetações Brasileira (IBGE 1992), a Mata Atlântica é caracterizada como um conjunto de diferentes fitofisionomias localizadas na região litorânea do Brasil e tem como limites norte e sul os estados do Rio Grande do Norte e Rio Grande do Sul, respectivamente. Contudo, duas fitofisionomias são as

mais predominantes nesse bioma: a Mata Atlântica Chuvosa, que se estende da planície litorânea do sul/sudeste até o nordeste brasileiro, e a Mata Atlântica Semi-decidual, que ocorre no planalto continental (Morellato & Haddad 2000). A Mata Atlântica Chuvosa possui um clima predominantemente quente e úmido, sem estação seca, enquanto na Mata Atlântica Semi-Decidual o clima é sazonal com ocorrência de estação seca (Morellato *et al.* 2000, Morellato & Haddad 2000, Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Segundo a classificação climática de Köppen, o clima atual da Mata Atlântica varia entre o *Aw* (tropical) em quase sua total extensão litorânea, *Cwa* (tropical de altitude) em ambientes de montanha ao longo da Serra do Mar e Mantiqueira e o *Cf* (subtropical) junto à Mata de Araucária no sul do Brasil. A temperatura média varia entre 14°C e 21°C, atingindo uma máxima absoluta de 35°C durante o verão. A pluviosidade anual oscila entre 1500 e 2000 mm. Todavia, com a grande gama de relevos existentes na Mata Atlântica, alguns locais possuem altos índices pluviométricos (de 3500 a 4000 mm anuais), como os ambientes de montanha do estado de São Paulo (Franke *et al.* 2005). Além dessas características, a Mata Atlântica é reconhecida também pela elevada taxa de endemismo, diversidade e impacto antrópico, características primordiais para listá-la como um dos *hotspots* mundiais para conservação (Myers *et al.* 2003).

Embora nos dias atuais apresente as características descritas, assim como as florestas tropicais, a Mata Atlântica também já desfrutou de diferentes conformidades ao longo da sua história evolutiva. Sua formação é datada de aproximadamente 150 milhões de anos atrás, entre os períodos Jurássico e Cretáceo (Salgado-Labouriau 1994), em um período que a América do Sul e a África estavam começando a se separar. Esse evento vicariante propiciou o surgimento de bacias sedimentares e de novas bacias hidrográficas que resultaram no surgimento de um ambiente florestal totalmente estabelecido já no início do Paleógeno (Andrade-Lima & Bigarella 1982). Segundo Por (1992), acredita-se que há aproximadamente 60 milhões de anos já existia, nessa localidade, uma área climaticamente adequada para a formação e expansão de uma floresta tropical.

Durante o Quaternário (últimos 2 Ma), a Mata

Atlântica sofreu intensas modificações geográficas como resultado de processos climáticos globais como a mudança no nível do mar e dos regimes de temperatura e pluviosidade (Martin *et al.* 1980). Acredita-se que tais mudanças foram desiguais entre as porções norte e sul do bioma e que, por isso, existem duas unidades biogeográficas distintas, que possuem histórias evolutivas e geológicas diferentes (Behling 1997, Ledru *et al.* 2005, Carnaval & Moritz 2008). Cheng *et al.* (2013) corroboram essa hipótese ao demonstrarem modificações paleoclimáticas desiguais no regime de precipitação e temperatura da porção sul e norte da Mata Atlântica ao longo do LGM. Da mesma forma, estudos filogeográficos e de história populacional de táxons de pequenos mamíferos (Costa 2003), lagartos (Pellegrino *et al.* 2005), aves (Cabanne *et al.* 2007), grandes mamíferos (Tchaicka *et al.* 2007) e anfíbios (Thomé *et al.* 2010, Carnaval *et al.* 2014) ressaltam diferenças populacionais, taxonômicas e de distribuição de espécies entre a porção norte-sul da Mata Atlântica, além de lançarem luz sobre as possíveis zonas de endemismo da Mata Atlântica (tópico discutido adiante). Vale ressaltar que tais quebras norte/sul, na maioria das vezes, são atribuídas à barreira geográfica do rio Doce (Carnaval & Moritz 2008, Carnaval *et al.* 2009, Carnaval *et al.* 2014).

Amazônia

A delimitação atual da Amazônia, enquanto bioma, é definida pela bacia do Rio Amazonas e engloba territorialmente quatro países da América do Sul: Brasil, Colômbia, Equador e Peru. Estima-se que sua área total seja próxima a 6,3 milhões de km², dos quais 5 milhões são pertencentes ao território brasileiro. A Amazônia é delimitada a oeste pelos Andes, ao norte pelo Planalto das Guianas, a sul e leste pelo Planalto Central (contato com o bioma Cerrado) e nordeste pelo Oceano Atlântico, onde se localiza a foz do Rio Amazonas (Fish *et al.* 1998). O clima é predominantemente quente e úmido com temperatura variando pouco ao longo do ano. A temperatura anual média oscila entre 24 e 26°C, dependendo do local. Já a precipitação média é de 2300 mm/ano, embora existam lugares que chovam mais, como a tríplice fronteira Brasil, Colômbia e Venezuela. A chuva é

distribuída ao longo do ano de forma quase igualitária, não existindo estação seca. Embora a precipitação seja constante ao longo do tempo, a origem da chuva na Amazônia varia geograficamente. Na região central, a precipitação é oriunda da penetração de frentes frias da região sul que ao se chocarem com a área úmida (evaporação da água dos rios e evapotranspiração das plantas) resultam em chuva. Já na porção próxima aos Andes, a precipitação é causada pela ascensão orográfica da umidade transportada pela Zona de Convergência Intertropical (Fish *et al.* 1998, Hoorn & Wesselingh 2010).

Atualmente, a Amazônia é considerada um dos biomas mais biodiversos do planeta (Cardoso *et al.* 2005), englobando aproximadamente um quarto da diversidade terrestre (Dirzo & Raven 2003). As maiores taxas de diversidade biológica são encontradas em localidades da região Andina, na parte oeste, onde são evidenciadas diversas zonas de endemismo para vários táxons diferentes, dado o efeito altitudinal (Lamas 1982, Fjeldsã, 1995, Rahbek & Graves 2001). Mas, ao olharmos para o padrão de diversidade da Amazônia surge uma pergunta. Quais foram os fatores responsáveis por gerar esses padrões de endemismo e diversidade? Para tentar responder essa pergunta, nós voltamos no tempo para entender o surgimento da Amazônia como bioma e quais foram suas conformidades no passado.

Como predito, a delimitação geográfica atual e o regime climático da Amazônia, em partes, são diretamente relacionados à bacia hidrográfica do rio Amazonas. Mas, como esses rios fluíam no passado? Segundo Hoorn *et al.* (2010), antigamente a Amazônia englobava uma região geograficamente mais ampla que se estendia até o norte do Paraná, em uma área conhecida como região “pan-Amazônica”. Segundo esses autores, essa região começou a se modificar lentamente a partir de 100 milhões de anos, quando América e África se separaram, e a costa oeste sofria eventos tectônicos. Nessa época, a Bacia Amazônica corria no sentido sul-norte e desembocava no lago de Maracaibo, atual Venezuela, tendo a nascente situada próximo de onde hoje encontra-se o Rio Xingú (Hoorn 1994). Durante o Paleógeno (65-34 Ma), a parte oeste e norte da “pan-Amazônia” era caracterizada por condições fluviais com alguns entroncamentos

marinhos (Roddaz *et al.* 2010). Já no Neógeno, mais especificamente no Mioceno (23 Ma), o choque entre a Placa de Nazca e a Placa Sul-americana culminou no soerguimento dos Andes ao longo de toda a costa oeste da América do Sul (Mora *et al.* 2010). A partir do Plioceno (aproximadamente 10 Ma), com os Andes já soerguidos ao nível altitudinal como conhecemos atualmente, houve uma mudança drástica no regime climático da região; as chuvas se intensificaram e iniciou-se um processo de orogênese e sedimentação da bacia Amazônica, a formação de um lago no centro da Amazônia e uma posterior mudança do fluxo da bacia para o lado leste (sentido Atlântico) como é conhecido atualmente (Strecker *et al.* 2009, Shepard *et al.* 2010).

PADRÕES DE DIVERSIDADE E ENDEMISMO NAS FLORESTAS NEOTROPICAIS. EXISTE UMA EXPLICAÇÃO ÚNICA?

Como citado previamente, a Amazônia e Mata Atlântica possuem histórias geológicas e evolutivas distintas, embora possuam padrões ecológicos atuais similares em relação às elevadas taxas de diversidade e endemismo. Entretanto, a causa histórica principal que ocasionou o aumento na taxa de diversidade e riqueza desses ambientes não é consenso entre ecólogos e biogeógrafos (Jaramillo & Cardenas 2013). Diferentes hipóteses têm sido debatidas na literatura como forma de explicar a elevada biodiversidade das florestas neotropicais. Atualmente são descritas algumas hipóteses como: a hipótese dos refúgios (*refuge hypothesis*), a hipótese dos rios como barreira à dispersão (*river-barrier hypothesis*), uma combinação entre ambas (*river-refuge hypothesis*), a hipótese paleogeográfica (*paleogeography hypothesis*), a hipótese da densidade do dossel (*canopy-density hypothesis*), a hipótese dos museus (*museum hypothesis*), sendo que ambas (hipótese da densidade do dossel e dos museus) assumem que não existiram mudanças vegetacionais importantes ao longo do tempo (em termos de bioma, contrastando com a hipótese dos refúgios), além da hipótese de vicariância por distúrbio (*disturbance-vicariance hypothesis*) (ver revisões em Simpson & Haffer 1978, Haffer 1997, 2008).

Algumas dessas explicações são contrastantes entre si em termos de mecanismos causais, ou mesmo duração no tempo geológico, enquanto outras hipóteses são exclusivas para explicar a diversificação de grupos taxonômicos restritos. Abaixo, nós descrevemos melhor as predições de cada hipótese, bem como suas evidências conflitantes.

Hipótese dos refúgios

A hipótese dos Refúgios é uma das teorias mais difundidas para explicar o padrão de diversidade e endemismo das florestas Neotropicais (Haffer 1969, 1997, Vanzolini & Williams 1981, Carnaval & Moritz 2008, Carnaval *et al.* 2009). Segundo essa hipótese, as oscilações climáticas (glaciações) pleistocênicas, ocorridas nos últimos 2 Ma, ocasionaram retração da área de distribuição geográfica das florestas em períodos secos (fases glaciais) e expansão florestal em períodos úmidos (fases interglaciais). Durante os períodos secos, as florestas ficaram restritas a locais com condições climáticas adequadas (elevada precipitação), como topos de serras, que ficaram conhecidos como os refúgios florestais. Os refúgios, isolados geograficamente entre si, promoveram condição ideal de diversificação nas florestas tropicais a partir de múltiplos eventos vicariantes. Além disso, essa teoria enfatiza que os locais que atualmente possuem elevada taxa de endemismo e riqueza de espécies são considerados refúgios, que não foram impactados negativamente pelo clima (mantiveram precipitação adequada às florestas), e serviram, portanto, como fonte de diversificação e recolonização de outros locais onde as populações foram extintas durante a fase de retração.

A hipótese dos refúgios ficou globalmente conhecida com o estudo de Jürgen Haffer na Amazônia (Haffer 1969) e Paulo Vanzolini na Mata Atlântica (Vanzolini & Williams 1970, 1981). Entretanto, essa hipótese, de maneira geral, começou a ser amplamente contestada e debatida na literatura em meados da década de 1990, uma vez que estudos paleoecológicos demonstram evidências antagônicas (p.ex., não houve retração das florestas; Colinvaux *et al.* 2000, Bush & Oliveira 2006), e ressaltam que eventos geológicos anteriores ao Pleistoceno também

podem ser igualmente importantes na explicação da diversidade e endemismo das florestas neotropicais (Rull 2008, 2011, Turchetto-Zolet *et al.* 2013).

Para a Mata Atlântica, foram propostas três zonas de refúgios que são geograficamente isoladas umas das outras (Carnaval & Moritz 2008, Carnaval *et al.* 2009). O primeiro refúgio, de Pernambuco, está localizado na região norte da Mata Atlântica, ao norte do Rio São Francisco. O segundo refúgio, e o maior em área, localiza-se na Bahia e engloba toda a região central da Mata Atlântica entre o rio São Francisco e o rio Doce. O último é o refúgio de São Paulo, uma pequena área localizada ao sul do rio Doce. Vale a pena ressaltar que esses refúgios foram inferidos baseados em simulações paleoclimáticas que levaram em consideração todo o último ciclo glacial (LGM), ou seja, diferentes períodos que iam desde o LGM até os dias de hoje. Outro fato importante, é que os mesmos refúgios foram levantados independente da delimitação geográfica considerada para a Mata Atlântica; seja apenas a Mata Atlântica chuvosa (delimitação mais restrita) ou Mata Atlântica chuvosa e semi-decidual juntas (delimitação mais abrangente). Desde então, a discussão sobre os refúgios da Mata Atlântica está acalorada. Alguns trabalhos demonstram que os refúgios podem não explicar a diversidade de espécies da Mata Atlântica e levantam outras possíveis causas para tal explicação, como as mudanças no nível do mar (Leite *et al.* 2016) e o tectonismo local (Thomé *et al.* 2010, DaSilva *et al.* 2015), hipóteses que serão melhores explanadas abaixo, enquanto outros trabalhos reúnem diversas evidências a favor dos refúgios como explicação dos elevados índices de diversidade da Mata Atlântica (Carnaval *et al.* 2014, Carvalho & Del-Lama, 2015, Amaral *et al.* 2016). Dessa forma, parece não existir uma causa única que explica o padrão de diversidade de espécie da Mata Atlântica e o conhecimento adquirido até hoje resalta o fato de que existiram diversas causas, específicas, que em conjunto foram capazes de gerar os padrões ecológicos atuais.

Na Amazônia, por sua vez, o debate sobre os refúgios como causa de diversidade foi muito mais acalorado no passado (Haffer 1969, Prance 1982, Brown 1987) e atualmente tem perdido força. A diminuição do interesse sobre os refúgios da Amazônia se deu principalmente pela inferência de múltiplos

refúgios que eram específicos e desconexos para cada grupo taxonômico estudado como: aves (Haffer 1969), vertebrados (Müller 1973), plantas (Prance 1973) e borboletas (Brown *et al.* 1974, Brown 1987), ou até mesmo em debates teóricos e de revisão como Simpson & Haffer (1978), Haffer (1997, 2008) e Haffer & Prance (2001). Assim, não existe um consenso sobre onde e quais foram os refúgios, sobre a veracidade da existência dos mesmos, sobre os padrões de riqueza, de diversidade e de endemismo da Amazônia. Dessa forma, assim como para a Mata Atlântica, também não parecem existir uma explicação única para a diversidade amazônica (veja Colinvaux *et al.* 2000, Bush & Oliveira 2006). Tanto é verdade, que a complexidade ambiental e geográfica em ambas as florestas neotropicais, incluindo os eventos históricos mais antigos que o Quaternário, também pode ser especulada como fator responsável pelo padrão de biodiversidade atual, vejamos abaixo.

Hipótese paleogeográfica

A hipótese paleogeográfica propõem que mudanças temporais no padrão de distribuição geográfica das áreas terrestres e marinhas (p.ex., tectônica de placas e deriva continental) e/ou mudanças cíclicas das condições físicas da superfície do planeta (p.ex., alterações no nível do mar) podem ter causado eventos de separação e posterior especiação das populações locais (Haffer 2008).

Segundo Hoorn (1993, 2006), os efeitos das alterações do nível do mar, ao longo do Mioceno (23-5,3 Ma), foram evidentes na Amazônia e resultaram em incursões marinhas, oriundas de ciclos marinhos globais que podem ter sido capazes de gerar elevação e rebaixamento no nível do mar, que ocasionaram ciclos de expansões e retrações florestais e mudança na drenagem fluvial que afetaram diretamente a diversidade local.

Para a Mata Atlântica, a variação do nível do mar também pode ser elencada como uma explicação plausível para os padrões de diversidade de espécies. Leite *et al.* (2016), baseados em dados de modelagem de nicho e de simulações de coalescência, inferiram que ao longo do LGM houve expansão populacional de algumas espécies de pequenos mamíferos. Os

autores afirmam que tal expansão ocorreu devido à modificação no nível do mar e sugerem que esse fenômeno pode ser um fator crucial na história biogeográfica e na explicação do padrão de diversidade da Mata Atlântica. Da mesma forma, DaSilva *et al.* (2015) afirmam que além das mudanças marinhas, os maciços montanhosos e as atividades tectônicas antigas também explicam as zonas de endemismos de opiliões nesse bioma. Thomé *et al.* (2010) também afirmam que a atividade tectônica na Mata Atlântica explica as quebras biogeográficas existentes entre as populações de *Rhinella crucifer*, uma espécie de anuro. Dessa forma, segundo a hipótese paleogeográfica, as modificações geológicas ocorridas ao longo da história biogeográfica das florestas Neotropicais, e mais antigas que o Pleistoceno, também devem ser levadas em consideração para explicar o padrão de diversidade atual.

Hipótese dos rios como barreiras

A hipótese dos rios como barreira foi proposta inicialmente por Wallace (1852) baseado em observações taxonômicas de primatas ao longo da Amazônia. Segundo o autor, os rios amazônicos servem como barreiras geográficas que diminuem consideravelmente o fluxo gênico entre populações. Tal isolamento, ao longo do tempo, gera especiação alopátrica e aumenta consideravelmente a diversidade local. Atualmente, a hipótese original foi modificada e subdividida em três vertentes distintas: (i) origem do sistema dos rios, (ii) modificações do sistema dos rios após sua origem e (iii) dispersão através do rio como barreira (Haffer 2008).

Alguns poucos trabalhos foram lançados na literatura como forma de testar a hipótese dos rios como barreira. Aleixo (2004) ressalta que a diversidade de aves da Amazônia pode ser explicada pela modificação do sistema dos rios amazônicos após a sua origem. Como detalhado no tópico referente à Amazônia, os rios amazônicos sofreram intensas modificações desde sua formação até os dias atuais. Tais mudanças históricas no sistema de drenagem fluvial da Amazônia (Hoorn 1994, Hoorn *et al.* 1995) serviram como base para explicar a diversidade local de aves uma vez que os dados genéticos de diferentes espécies

de aves remetem para divergências genéticas coalescentes com o período no qual a drenagem do rio estava se modificando (Aleixo 2004). Além das aves, a hipótese dos rios como barreira também foi levantada como explicação da diversidade de primatas amazônicos (Ayres 1986, Ayres & Clutton-Brock 1992).

Em contrapartida, estudos genéticos de espécies de pequenos mamíferos (DaSilva & Patton 1993), anuros (Gascon *et al.* 1998) e saguis (Patton *et al.* 2000) feitos ao longo do rio Juruá, demonstraram padrões que não corroboram a hipótese do rio como barreira. Os dados de diversidade desses grupos parecem ser mais consistentes quando contrastados com a existência de contatos secundários nessa região, indo de encontro com a hipótese de refúgio. Embora existam evidências a favor da hipótese, ela não é amplamente discutida na literatura, nem testada para um grupo taxonômico com ampla distribuição geográfica ou para toda a delimitação geográfica da Amazônia (Haffer 2008). Além disso, a hipótese dos rios como barreira pode ser conflitante com o registro geológico, já que muitas das espécies que possuem o padrão de ocorrência alopátrica são encontradas atualmente em áreas que eram secas com ausência de florestas, ou ligeiramente florestadas, durante os períodos glaciais do passado (Haffer & Prance 2001).

Para a Mata Atlântica não existem trabalhos testando diretamente o efeito dos rios como barreira. Entretanto, indiretamente, alguns trabalhos associaram o Rio Doce como uma barreira geográfica capaz de gerar quebras e diferenciações entre populações de espécies amplamente distribuídas ao longo da Mata Atlântica (Carnaval & Moritz 2008, Carnaval *et al.* 2009, Carnaval *et al.* 2014). Contudo, outras fontes demonstram que na realidade a região do Rio Doce não é uma barreira geográfica e sim uma barreira climática. Cheng *et al.* (2013) comprovaram que nessa região existiu, ao longo do LGM, uma quebra climática capaz de gerar um dipolo climático na Mata Atlântica, o dipolo norte/sul. Como os trabalhos que lançaram luz sobre a barreira geográfica do Rio Doce objetivavam, na verdade, o debate acerca da hipótese de refúgio, tais trabalhos acabaram explicando a diversificação da Mata Atlântica por unir a hipótese dos refúgios climáticos e do rio como barreira (*river-refuge hypothesis*).

Outras hipóteses

Outras hipóteses que explicam a diversidade da Mata Atlântica e da Amazônia também foram lançadas na literatura nos últimos anos. Contudo, muitas delas não tiveram expressividade acadêmica como as que foram melhor detalhadas anteriormente. Podemos listar aqui a hipótese de densidade de dossel (*canopy-density hypothesis*), a hipótese de isolamento de populações animais (*museum hypothesis*) e a hipótese de vicariância por distúrbio (*disturbance-vicariance hypothesis*).

A hipótese da densidade do dossel (*canopy-density hypothesis*) foi levantada exclusivamente para Amazônia, não existindo estudos que a utilize como explicação para a diversificação da Mata Atlântica. A hipótese afirma que a vegetação amazônica se modificou como resultado direto das mudanças climáticas do LGM (Cowling *et al.* 2001). Segundo a hipótese, aproximadamente 20% da floresta úmida da região sul da Amazônia se reduziu e a região central da Amazônia foi modificada por vegetação florestal seca. Além disso, a hipótese diz que houveram reduções e aumentos da densidade da copa da floresta amazônica durante esses ciclos climáticos pleistocênicos. Embora essa hipótese tenha cunhado um novo termo, ela é bastante similar com a hipótese do refúgio uma vez que assume que as mudanças climáticas ocorridas ao longo dos períodos glaciais/interglaciais foram capazes de moldar a biodiversidade local. Contudo, a diferença entre as duas é sutil. A hipótese do refúgio assume necessariamente a fragmentação e recolonização do ambiente florestal, enquanto a hipótese do dossel assume que houveram mudanças no microclima do dossel florestal, ou seja, o clima variou de úmido para seco, e vice-versa, sem a necessidade de modificação florestal.

A hipótese de vicariância por distúrbio (*disturbance-vicariance hypothesis*) foi proposta por Colinvaux (1998), também para a região amazônica. Segundo essa hipótese, as áreas mais elevadas nas regiões periféricas da Amazônia eram mais frias que o restante da região amazônica ao longo do LGM. Sendo assim, Colinvaux (1998) assume que essas áreas mais altas formavam ilhas frias isoladas no meio de florestas úmidas contínuas. Tal fato contrapõe a

ideia de que os refúgios formavam ilhas isoladas no meio de vegetação savânica no LGM (hipótese dos refúgios). Contudo, essa hipótese é controversa e sofreu com alguns contrapontos na literatura como: ser improvável que as diferenças de 100 a 200 metros na altitude desses supostos refúgios periféricos, quando comparados com as planícies que margeiam os rios, tenham efeito significativo sobre a diversidade local; e existir inúmeros registros paleontológicos e de pólen fóssil, como dito anteriormente, que indicam condições climáticas secas na Amazônia durante os períodos glaciais do Pleistoceno (Haffer & Prance 2001).

Outra hipótese que explica a diversidade de espécies da Amazônia é a hipótese dos museus (*museum hypothesis*), proposta por Fjeldså *et al.* (1999). Segundo os autores, novas espécies surgiram em áreas climaticamente e ecologicamente estáveis, em localidades montanhosas restritas ao redor da Amazônia (Andes). Após surgirem nesses “museus” (áreas estáveis), as espécies, por dispersão, colonizaram as regiões de planícies amazônicas e foram aumentando a diversidade local ao longo do tempo. Essa hipótese é extremamente plausível no campo teórico, contudo, é bastante contestada pela ocorrência de mudanças vegetacionais da Amazônia durante os ciclos glaciais, fazendo assim com que longas barreiras à dispersão (vegetações secas) tornassem inviável a chegada de espécies em toda a planície amazônica em diferentes períodos. Da mesma forma que outras hipóteses elencadas aqui, a hipótese dos museus não possui evidências favoráveis ou contrárias e nem foi testada no contexto da Mata Atlântica (Haffer & Prance 2001, Haffer 2008).

Ao analisar as inúmeras hipóteses lançadas na literatura para explicar a diversidade das florestas Neotropicais, torna-se claro a inexistência de um mecanismo causal único. Pelo contrário, tanto os eventos geológicos antigos quanto as mudanças climáticas mais recentes parecem se complementarem na explicação da origem e da manutenção da biodiversidade das florestas neotropicais. De maneira semelhante, processos que ocorrem em diferentes escalas espaciais (p.ex., deriva continental global vs. distúrbios locais) também são complementares entre si. Assim, a diversidade de espécies dessas florestas é explicada por uma diversidade de hipóteses.

LIGAÇÕES ENTRE AMAZÔNIA E MATA ATLÂNTICA NO PASSADO

Embora estejam desconectadas atualmente, a Amazônia e Mata Atlântica eram contínuas e formavam uma região florestal única durante o Paleogeno (65-24 Ma). Ao longo do Neógeno (24-2 Ma), eventos tectônicos, como o soerguimento dos Andes, causaram mudanças no clima da América do Sul e, conseqüentemente, na sua vegetação (Morley 2000). Durante esse período, o clima se tornou mais seco e as florestas deram lugar às vegetações de clima seco, principalmente savana, na região central da América do Sul. Ao final do Mioceno (11-5 Ma), a vegetação savânica expandiu-se rapidamente e iniciou a separação das florestas, outrora contínuas, em duas regiões disjuntas, a Amazônia a oeste e Mata Atlântica a leste (Bigarella *et al.* 1975, Costa 2003, Hoorn *et al.* 2010). Mas foi somente no início do Pleistoceno (2 Ma) que a diagonal de vegetação seca, formada atualmente pelo Chaco, Cerrado e Caatinga, foi totalmente formada e separou completamente as duas florestas neotropicais (Ab'Saber 1977; embora haja contradições quanto à idade de formação da diagonal seca, veja Prado & Gibbs 1993).

Alguns estudos enfatizam a possibilidade da vicariância das florestas neotropicais ser recente, uma vez que dados palinológicos, geológicos e filogeográficos mostram, por exemplo, que a porção norte da Mata Atlântica é mais similar, em composição faunística, florística e genética, ao leste da Amazônia do que com a parte sul da Mata Atlântica (Willis 1992, De Oliveira *et al.* 1999, Behling *et al.* 2000, Auler & Smart 2001, Costa 2003, Auler *et al.* 2004, Wang *et al.* 2004, Vilela *et al.* 2009, Pellegrino *et al.* 2011, Fouquet *et al.* 2012a,b). Da mesma forma, a parte sudoeste da Amazônia é mais similar à parte sul da Mata Atlântica do que a parte leste da Amazônia (Morley 2000). Tais evidências sugerem a existência de conexões recentes entre Amazônia e Mata Atlântica que devem ter ocorrido depois do surgimento da diagonal seca, no final do Mioceno / início do Pleistoceno (2 Ma).

Estudos referentes a composição florística e faunística de localidades do Cerrado e da Caatinga reforçam a ideia de conexão recentes entre Amazônia

e Mata Atlântica. A similaridade da flora das florestas de galeria do Cerrado e dos enclaves úmidos da Caatinga, por exemplo, sugerem possíveis contato entre a região leste da Amazônia e norte da Mata Atlântica, uma vez que suas composições reúnem espécies referentes as duas localidades (Rizzini 1963, Bigarella *et al.* 1975, Mori 1989, Oliveira-Filho & Ratter 1995, Coimbra-Filho & Câmara 1996). Resultados do estudo de Méio *et al.* (2003) demonstram similaridade da flora do Cerrado *sensu stricto* com a Amazônia e com a Mata Atlântica, embora os autores relatem que a flora do cerrado tenha sido mais influenciada pela Mata Atlântica. A evidência de contato entre essas duas florestas e a existência de relictos florestais atuais na Caatinga foi demonstrado também por De Oliveira *et al.* (1999) que sugeriram que o contato entre Amazônia e Mata Atlântica ocorreu na região da Caatinga como resultado direto das mudanças climáticas que ocorreram na última glaciação.

Alguns trabalhos também relatam a existência de ligações recentes entre Amazônia e Mata Atlântica baseadas na similaridade da fauna ou até mesmo em evidências evolutivas relacionadas a táxons específicos de animais. Por (1992) lançou a hipótese da existência de três possíveis rotas de conexões entre Amazônia e Mata Atlântica. A primeira pela região da Caatinga, a segunda pelo centro do Cerrado e a terceira pelo sul do Cerrado (Figura 2a). Costa (2003), baseada em dados filogeográficos de pequenos mamíferos, demonstrou a possibilidade da existência das três rotas sugeridas por Por (1992). Batalha-Filho *et al.* (2013), baseado em dados filogeográficos de aves, sugerem a existência das mesmas três rotas propostas por Por (1992) e corroborada por Costa (2003). Segundo Batalha-Filho *et al.* (2013), a rota sul é mais antiga e pode ter ocorrido ao longo do Mioceno enquanto as outras duas são consideradas mais recentes e podem ter surgido ao longo do Pleistoceno (Figura 2b).

Como citado, diferentes fontes demonstram a possibilidade da ligação entre Amazônia e Mata Atlântica no passado recente. Contudo, ainda não se sabia ao certo quais condições climáticas e/ou vegetacionais proporcionaram essas conexões. Nesse sentido, Sobral-Souza *et al.* (2015) realizaram um estudo para testar a possível origem de tais conexões.

Os autores basearam-se em modelos de nicho ecológico e subdividiram as florestas neotropicais em subgrupos biogeográficos distintos: sul e norte da Mata Atlântica, tendo como divisão o rio Doce e, leste e oeste da Amazônia, com o Rio Madeira e Amazonas como barreira. Os autores projetaram a distribuição das florestas para o LGM e inferiram a existência das mesmas três rotas potenciais que ligavam as florestas neotropicais durante períodos glaciais no passado. A primeira ocorreu ao longo da região costeira da Caatinga, a segunda na região do ecótono entre Caatinga e Cerrado e a terceira na região sul do Cerrado, similar aos trabalhos de Por (1992), Costa (2002) e Batalha-Filho *et al.* (2013). Adicionalmente, os autores evidenciaram que a rota ao longo da costa da Caatinga surgiu pela expansão e deslocamento

das condições climáticas da região leste da Amazônia e norte da Mata Atlântica. Por outro lado, a rota central, que ligou o norte e o sul da Mata Atlântica com o leste da Amazônia, resultou da expansão generalizada do clima da Mata Atlântica, enquanto a rota sul ligou o sul da Mata Atlântica ao sudoeste da Amazônia como resposta à expansão principalmente das condições climáticas da região sul da Mata Atlântica (Figura 2C). Outro fato interessante é que os autores concluíram a existência dessas três rotas durante o mesmo período de tempo (LGM) enquanto os estudos filogeográficos sugeriam apenas a existência de algumas dessas rotas, nunca as três juntas. Tal fato pode ser explicado pelas tolerâncias fisiológicas das espécies que não permitam o contato por todas as rotas existentes na época.

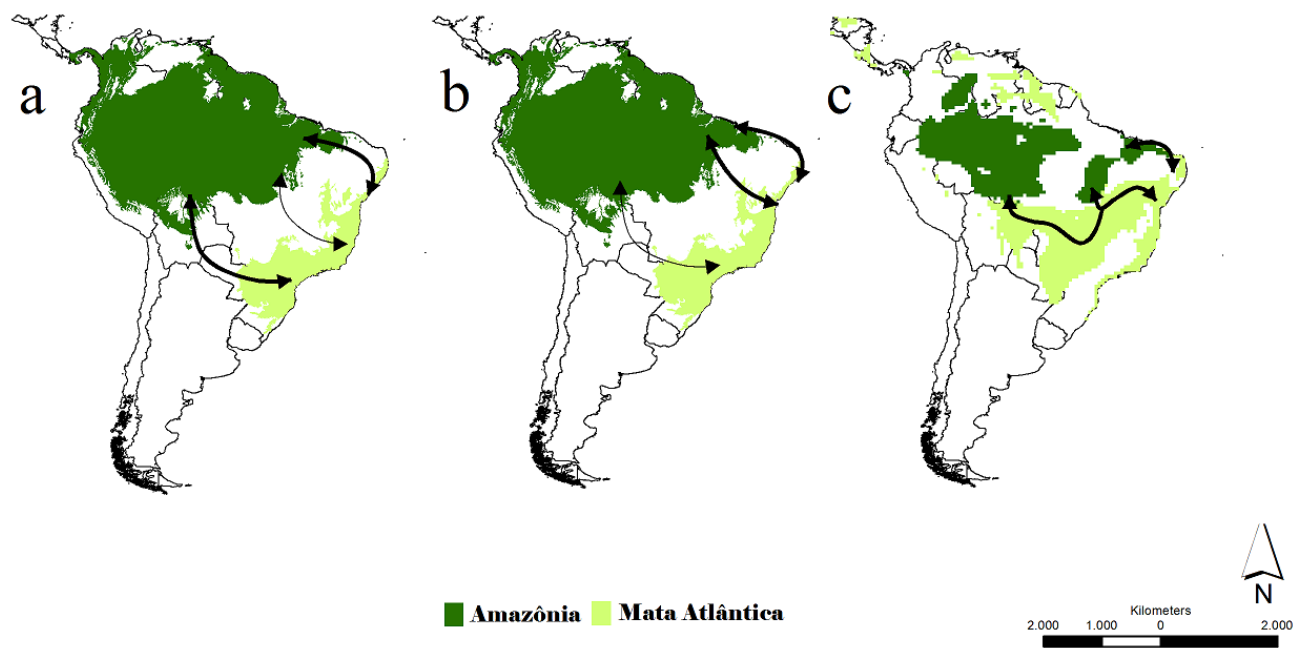


Figura 2. Distribuição geográfica das florestas neotropicais úmidas. **a** - Ligações entre Amazônia e Mata Atlântica há 21.000 anos (Último Máximo Glacial - LGM) propostas por Por (1992) e Costa (2003). **b** - Ligações propostas por Batalha-Filho *et al.* (2013). **c** - Ligações inferidas por Sobral-Souza *et al.* (2015). A distribuição atual das florestas em **a** e **b** segue as ecoregiões propostas por Olson *et al.* 2001. A distribuição passada (LGM) em **c** foi inferida por Sobral-Souza *et al.* (2015) usando modelos de nicho ecológico. As setas mais finas representam rotas restritas (com menos evidência) no LGM. As setas grossas demonstram rotas de ligação mais comuns (maiores evidências) no LGM.

Figure 2. Geographical distribution of tropical rainforests. **a** - link between Amazon and Atlantic forest in 21,000 years ago (Last Glacial Maximum - LGM) proposed by Por (1992) and Costa (2003). **b** - link proposed by Batalha-Filho *et al.* 2013. **c** - link suggested by Sobral-Souza *et al.* (2015). The current forest distributions in **a** and **b** were modified of Olson *et al.* (2001). The past distribution (LGM) in **c** was inferred by Sobral-Souza *et al.* (2015) based on ecological niche models. The thin arrow represente restricted (sustained by less evidence) link in the LGM. The thick arrow shows the most common link (sustained by more evidence) in the LGM.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As evidências científicas mostram histórias biogeográficas complexas para as florestas úmidas neotropicais e inferem diferentes explicações evolutivas e históricas para os altos índices de riqueza, diversidade e endemismo encontrados atualmente nessas florestas. Perante todas as explicações revisitadas, nós podemos concluir que não existe uma causa única que tenha sido capaz de moldar e direcionar o aumento da biodiversidade desses ambientes. Na realidade, a complexidade parece ser a regra nessa região, visto que várias explicações já foram inferidas e muitas delas são específicas para cada táxon estudado.

AGRADECIMENTOS

Essa revisão é parte integrante do doutorado do primeiro autor. Os autores agradecem a Elen Arroyo Peres, Maurício Humberto Vancine e a dois revisores anônimos pela leitura criteriosa do manuscrito. Os autores agradecem de forma especial a Jessica Prudencio Trujillo-Souza pela ideia, mesmo que indireta, de publicar uma revisão sobre o assunto em português, língua nativa da maioria das pessoas que habitam as florestas neotropicais, com o intuito de estimular o interesse de pesquisadores e estudantes das áreas de ecologia, biologia, geologia, geografia e afins, a partir do tema proposto. TSS e MSLR agradecem ao CNPq, respectivamente, pela bolsa concedida ao longo do doutorado e pelo auxílio financeiro a projetos de pesquisa em Macroecologia e Biogeografia histórica (processo 447426/2014-1).

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, N. A. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 53, 1-23.
- Adam, P. 1992. *Australian Rainforests*. Oxford University Press.
- Aleixo, A. 2004. Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of amazonian diversification. *Evolution*, 58(6), 1303-1317.
- Amaral, F. R., Edwards, S. V., Pie, M. R., Jennings, W. B., Svensson-Coelho, M., d'Horta, F. M., Schmitt, C. J., & Maldonado-Coelho, M. 2016. The "Atlantis Forest hypothesis" does not explain Atlantic Forest phylogeography. *PNAS*, 113(15), E2097-E2098.
- Andrade-Lima, D. 1961. Tipos de florestas de Pernambuco. *Anais da Associação de Geógrafos do Brasil*, 12, 69-75.
- Andrade-Lima, D., & Bigarella, J. J. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. In G. T. Prance (Ed.), *Biological Diversification in the tropics*. pp 27-40. Columbia University Press.
- Auler, A. S., & Smart, P. L. 2001. Late quaternary paleoclimate in semiarid Northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems. *Quaternary Research*, 55(2), 159-167.
- Auler, A. S., Wang, X., Edwards, L. R., Cheng, H., Cristalli, P. S., Smart, P. L. & Richards, D. A. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science*, 19(7), 693-701.
- Ayres J. M. C. 1986. *Uakaris and Amazonian flooded forest*. Department of Anatomy of University of Cambridge. 338p.
- Ayres J. M. C., & Clutton-Brock, T. H. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist*, 140(3), 531-537.
- Batalha-Filho, H., Fjeldså, J., Fabre, P. H., & Miyaki, C. Y. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology*, 154(1), 41-50.
- Beerling, D. J., & Osborne, C. P. 2006. The origin of savanna biome. *Global Change Biology* 12(11), 2023-2031.
- Behling, H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history in the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais (Parana), S Brazil. *Review of Paleobotany and Paleobiology*, 97(1-2), 109-121.
- Behling, H., Helge, W. A., Pätzold, J., & Wefer, G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Review*, 19(10), 981-994.
- Behling, H., & Hooghiemtra, H. 2001. Neotropical savanna environments in space and time: late Quaternary interhemispheric comparisons. In *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, 307-323.
- Bigarella, J. J., Andrade-Lima, D., & Riehs, P. J. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, 47, 411-464.
- Brown, K. S. Jr. 1987. Biogeography and Evolution of Neotropical Butterflies. In T. C. Whitmore & G. T. Prance (eds), *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Oxford Science Publications, Oxford, p. 66-104.
- Brown, K. S. Jr., Sheppard, P. M., & Turner, T. R. G. 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidences from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proceedings of Royal Society of London B*, 187(1088), 369-378.
- Bush, M. B., & Oliveira, P. E. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, 6(1), 2006.
- Cabanne, G. S., Santos, F. R., & Miyaki, C. Y. 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of Linnean Society*, 91(1), 73-84.
- Cardoso, J. M., Ryland, A. B., & Fonseca, G. A. B. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, 19(3), 689-694.
- Carnaval, A. C., Hickerson M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323(5915), 785-789.
- Carnaval, A. C., & Moritz, C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1187-1201.
- Carnaval, A. C., Waltari, E., Rodrigues, M. T., Rosauer, D., VaDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Strangas, M., Spanos,

- Z., Rivera, D., Pie, M. R., Firkowski, C. R., Bornschein, M. R., Ribeiro, L. F., & Moritz, C. 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of Royal Society of London B*, 281(1792), 20141461.
- Carvalho, A. F., & Del-Lama, M. A. 2015. Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. *Journal of Insect Conservation*, 19(3), 581-587.
- Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F. W., Wang, X., Edwards, R. L., d'Horta, F. M., Ribas, C. C., Vuiller, M., Stott, L. D., & Auler, A. S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature Communications*, 4, 1411.
- Coimbra-Filho, A. F., & Câmara, I. G. 1996. Os limites originais do bioma Mata Atlântica na Região do Nordeste do Brasil. FBCN
- Colinvaux, P. A. 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7(2) 95-96.
- Colinvaux, P. A., De-Oliveira, P. E., & Bush, M. B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19(1-5), 141-169.
- Costa, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30, 71-86.
- Cowling, S. A., Maslin, M. A., & Sykes, M. T. 2001. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for neotropical allopatry and speciation. *Quaternary Research*, 55(2), 140-149.
- DaSilva, M., & Patton, J. L. 1993. Amazonian phylogeography: MtDNA sequence variation in arboreal echimyid rodents (Caviomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2(3), 243-55.
- DaSilva, M. B., Pinto-da-Rocha, R., & Desouza, A. M. 2015. A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distribution data. *Cladistics*, 31(6), 692 - 705.
- De Oliveira, P. E., Barreto, A. M. F., & Suguio, K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian Caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152(3-4), 319-337.
- Dirzo, R., & Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 137-167.
- Fish, G., Marengo, J. A., & Nobre, C.A. 1998. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. *Acta Amazonica*, 28(2), 101-126.
- Fjeldså, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecological stable areas. In S. P. Churchill (ed), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden. pp 89-102.
- Fjeldså, J., Lambin, E., & Mertens, B. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography*, 22(1), 63-78.
- Flenley, J. R. 1998. Tropical forests under the climates of the last 30,000 years. *Climatic Change*, 39(2), 177-197.
- Fouquet, A., Loebmann, D., Castroviejo-Fisher, S., Pardial, J. M., Orrico, V. G., Lyra, M. L., Roberto, I. J., Kok, P. J., Haddad, C. F., & Rodrigues, M. T. 2012a. From Amazonia to the Atlantic forest: molecular phylogeny of *Phyzelaphryninae* frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(2), 547-556.
- Fouquet, A., Recoder, R., Teixeira, M., Cassimiro, J., Amaro, R. C., Camacho, A., Damasceno, R., Carnaval, A. C., Mortiz, C., & Rodrigues, M. T. 2012b. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 826-838.
- Foury, A. P. 1968. As matas do nordeste brasileiro e sua importância econômica. II SUDENE, *Boletim de Recursos Naturais*, 6, 43-65.
- Franke, C. R., Rocha, P. L. B., Klein, W., & Gomes, S. L. 2005. *Mata Atlântica e Biodiversidade*. Edufba.
- Gaston, K. J., & Blackburn, T. M. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. BlackWell Publishing.
- Gascon, C., Loughheed, S. C., & Bogart, J. P. 1998. Patterns of genetic population differentiation in four species of Amazonian frogs: A test of the Riverine Barrier hypothesis. *Biotropica*, 30(1), 104-19.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889), 131-137.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, 6(3), 451-476.
- Haffer, J. 2008. Hypothesis to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 917 - 947.
- Haffer, J., & Prance, G. T. 2001. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados*, 16(46), 175-206.
- Horn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105(3-4), 267-309.
- Horn, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle to Late Miocene, northwestern Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112(94), 187-238.
- Horn, C. 2006. Mangrove Forests and Marine Incursions in Neogene Amazonia (Lower Apaporis River, Colombia). *Palaaios*, 21(2), 197-209.
- Horn, C., & Flantua, S. 2015. An early start for the Panama land bridge. *Science*, 348(6231), 186-187.
- Horn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A. & Lorente, M. A. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23(3), 237-240.
- Horn, C., & Wesselingh, F. P. 2010. *Amazonia - landscape and species evolution: a look into the past*. Blackwell Publishing Ltd.
- Horn, C., Wesselingh, F. P., Steege, H., Bermudez, M. A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330(6006), 927-931.
- IBGE. 1992. *Manual Técnico da vegetação Brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências*. Rio de Janeiro.
- Jaramillo, C., & Cárdenas, A. 2013. Global warming and Neotropical Rainforests: a historical perspectives. *Annual Review of Planetary Science*, 41(1), 741 - 766.

- Keeley, J. E., & Rundel, P. W. 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters*, 8(7), 683-690.
- Kissling, W. D., Eiserhardt, W. L., Baker, W. J., Borchsenius, F., Couvreur, T. L. P., Balslev, H., & Svenning J. C. 2012. Cenozoic imprints on the phylogenetic structure of palm species assemblages worldwide. *PNAS*, 109(19), 7379-7384.
- Kominz, M. A., Browning, J. V., Miller, K. G., Sugarman, P. J., Mizintseva, S., & Scotese, C. R. 2008. Late Cretaceous to Miocene sea-level estimates from the New Jersey and Delaware coastal plain coreholes: an error analysis. *Basin Research*, 20(2), 1-16.
- Lamas, G. 1982. A preliminary zoogeographical division of Peru based on butterfly distributions. In G. T. Prance (ed), *Biological Differentiation in the Tropics*. Columbia University Press. pp 336-357.
- Ledru, M. P., Rousseau, D. D., Cruz, F. W., Riccomini, C., Karmann, I., & Martin, L. 2005. Paleoclimate changes during the last 100,000 yr from a record in the Brazilian Atlantic rainforest region and interhemispheric comparison. *Quaternary Research*, 64(3), 444-450.
- Leigh, E. G., O'Lea, A. & Vermeij, G. J. 2014. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews*, 89(1), 148-172.
- Leite, Y. L. R., Costa, L. P., Loss, A. C., Rocha, R. G., Batalha-Filho, H., Bastos, A. C., Quaresma, V. S., Fagundes, V., Paresque, R., Passamani, M., & Pardini, R. 2016. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *PNAS*, 113(4), 1008-1013.
- Marshall, L. G., Webb, S. D., Sepkoski, J. J., & Raup, D. M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215(4538), 1351-1357.
- Martin, L., Bittencourt, A. C. S. P., VilasBoas, G. S., & Flexor, J. M. 1980. Mapa geológico do Quaternário Costeiro do Estado da Bahia. Governo do Estado da Bahia, Secretaria de Minas e Energia.
- Mayle, F. E., Beerling, D. J., Gosling, W. D., & Bush, M. B. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 359(1433), 499-514.
- McGregor, G. R., & Nieuwolt, S. 1998. *Tropical Climatology: an Introduction to the Climates of Low Latitudes*. John Wiley & Sons.
- Méio, B. B., Freitas, C. V., Jatobá L., Silva, M. E. F., Ribeiro, J. F., & Henriques, R. P. B. 2003. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado *sensu stricto*. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(4), 437-444.
- Mori, A. S. 1989. Eastern, extra-amazonian Brazil. In D. G. Campbell & H. D. Hammond (Eds), *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. New York: New York Botanical Garden.
- Metcalfe, I. 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In R. Hall & J. D. Holloway (Eds.), *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Backhuys Publishers. pp. 25- 41.
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & Fonseca, G. A. B. 2004. Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. University of Chicago Press.
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J. C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L. C., Ridriguez-Parra, L. A., Ramirez, V., & Niño, H. 2015. Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science*, 348(6132), 226-229.
- Mora, A., Baby, P., Rodazz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W., & Espurt, N. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. In C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. pp 38-60. Wiley Press.
- Morellato, L. P. C., Talora, D. C., Takahasi, A., Bencke, C., Romera, E. C., & Zipparo, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rainforest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32(4), 811-823.
- Morellato, L. P. C., & Haddad, C. F. B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32(4), 786 - 792.
- Morley, R. J. 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rainforests*. Wiley.
- Morley, R. J. 2003. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 6(1-2), 5-20.
- Myers, N. 2003. Biodiversity hotspots revisited. *BioScience*, 53(10), 796-797.
- Müller, P. 1973. The dispersal centres of terrestrial Vertebrates in the Neotropical realm. Junk Publ., The Hague.
- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburg Journal of Botany*, 52(2), 41-194.
- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4), 793-810.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on Earth. *Bioscience*, 51(11), 933-938.
- Pagani, M., Zachos, J. C., Freeman, K. H., Tiple, B., & Bohaty, S. 2005. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science*, 309(5734), 600-603.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N., & Malcolm, J. R. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 244, 1-306.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Waite, A. N., Morando, M., Yassuda, Y. Y., & Sites, J. W. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincide with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(1), 13-26.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Harris, D. J., Yonenaga-Yassuda, Y., & Sites, J. W. 2011. Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 446-459.
- Por, F. D. 1992. *Sooretama. The Atlantic Rain Forest of Brazil*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Prado, D. E., & Gibbs, P. E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80(4), 902-927.

- Prance, G. T. 1973. Phylogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazônica*, 3(3), 5-28.
- Prance, G. T. 1982. *Biological Diversity in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Primack, R., & Corlett, R. 2005. *Tropical Rain Forests. An Ecological and Biogeographical Comparison*. Blackwell Publishing.
- Rahbek, C., & Graves, G. R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS*, 98(8), 4534-4539.
- Retallack, G. J. 2005. Pedogenic carbonate proxies for amount and seasonality of precipitation in paleosols. *Geology*, 33(4), 333-336.
- Rizzini, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*, 25(1), 1-64.
- Rizzini, C. T. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Ed. USP.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Baby, P., Parra, M., Christophuol, F., Brusset, S., & Espurt, N. 2010. Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. In C. Hoorn, & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. pp. 61-68. Wiley Press.
- Rull, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17(11), 2722-2729.
- Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(10), 508-513.
- Salgado-Labouriau, M. L. 1994. *História ecológica da Terra*. Ed. Edgard Blücher.
- Shepard, G. E., Müller, R. D., Liu, L., & Gurnis, M. 2010. Miocene drainage reversal of the Amazon River driven by plate-mantle interaction. *Nature Geoscience*, 3, 870-875.
- Simpson, B. B. 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University Press.
- Simpson, B. B., & Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian Forest biota. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 9, 497-518.
- Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S., & Solferini, V. S. 2015. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evolutionary Ecology*, 29(5), 643-655.
- Strecker, M. R., Alonso, R., Bookhagen, B., Carrapa, B., Coutand, I., Hain, M. P., Hilley, G. E., Mortimer, E., Schoenbohm, L., & Sobel, E. R. 2009. Does the topographic distribution of the central Andean Puna Plateau result from climatic or geodynamic process. *Geology*, 37(7), 643-646.
- Tchaicka, L., Eizirik, E., De Oliveira, T. G., Cândido, J. F., & Freitas, T. R. 2007. Phylogeography and population history of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*). *Molecular Ecology*, 16(4), 819-838.
- Thomas, W. W. 1999. Conservation and monographic research on the flora of Tropical America. *Biodiversity and Conservation*, 8(8), 1007-1015.
- Thomé, M. T. C., Zumudio, K. R., Giovanelli, J. G. R., Haddad, C. F., B., Baldissera, F. A., & Alexandrino, J. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(3), 1018-1031.
- Turchetto-Zolet, A. C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., & Palma-Silva, C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22(5), 1193-1213.
- Vanzolini, P. E., & Williams, E. E. 1970. South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos do Museu de Zoologia de São Paulo*, 19(3-4), 1-298.
- Vanzolini, P. E., & Williams, E. E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 34(23), 251-255.
- Vilela, R. V., Machado, T., Ventura, K., Fagundes, V., Silva, M. J., J., & Yonenaga-Yassuda, Y. 2009. The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), based on molecular and karyologic data. *BMC Evolutionary Biology*, 2009(9), 1-17.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceeding of Zoological Society of London*, 20, 107-110.
- Walsh, R. P. D., & Newbery, D. M. 1999. The ecoclimatology of Danum, Sabah, in the context of the world's rainforest regions, with particular reference to dry periods and their impact. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 354(1391), 1869-1883.
- Wang, X. F., Auler, A. S., Edwards, R. L., Cheng, H., Cristalli, P. S., Smart, P. L., Richards, D. A., & Shen, C. C. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature*, 432, 740-743.
- Webb, S. D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17(3), 266-280.
- Webb, S. D. 1997. The great American faunal interchange. In A. G. Coates (ed), *Central America: a Natural and Cultural History*. Yale University Press. pp. 97-122.
- Whitmore, T. C. 1987. *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Clarendon Press.
- Whitmore, T. C. 1998. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Second Edition. Oxford University Press. New York.
- Willis, O. 1992. Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornithologia Neotropical*, 3(1), 1-15.
- Zachos, J. C., McCarren, H., Murphy, B., Rohl, U., & Westerhold, T. 2010. Tempo and Scale of Late Paleocene and Early Eocene Carbon Isotope Cycles: Implications for the Origin of Hyperthermals 2. *Earth Planetary Science Letter*, 299(1-2), 242-249.

Submetido em: 26/06/2016

Aceito em: 31/10/2016