

ORGANIZADORES

CLAUDIO J. B. DE **CARVALHO**

EDUARDO A. B. **ALMEIDA**

BIOGEOGRAFIA DA AMÉRICA DO SUL

ANÁLISE DE TEMPO, ESPAÇO E FORMA

2^a edição
AMPLIADA E ATUALIZADA

Biogeografia Neotropical | Possíveis Metas e Desafios para os Próximos Dez Anos

19

Alexandre Antonelli

Introdução

Os últimos dez anos de biogeografia como disciplina e de sua aplicação na região neotropical caracterizam-se por grandes avanços metodológicos, enorme acúmulo de dados e importantes descobertas científicas. Porém, ainda existem grandes e fundamentais lacunas de conhecimento que merecem os esforços colaborativos da comunidade científica nos próximos dez anos.

Qualquer tentativa de prever o futuro da biogeografia é precondenada a falhar. Porém, o exercício de identificar os maiores desafios atuais e os benefícios de conquistá-los tem o potencial de reunir forças e estimular a criatividade científica – tanto por pesquisadores já consolidados como por uma nova geração de estudantes. Esse é exatamente o objetivo desta modesta contribuição.

Biogeografia | Padrões e processos

A Biogeografia, em seu sentido mais amplo, adotado aqui, é “*a ciência que busca documentar e compreender padrões espaciais de biodiversidade*”.¹ Dentro dessa definição, é importante destacar dois componentes: os *padrões* observados, como a distribuição desigual do número de espécies no mundo, e os *processos* responsáveis por originar tais padrões. Os avanços sugeridos neste capítulo se referem a ambas as partes, que são complementares e interdependentes e não devem ser vistas como alternativas.

Por que a região neotropical é tão interessante?

A América tropical (também chamada de “neotrópico”) estende-se do sul do México ao sul do Brasil, incluindo as ilhas do mar do Caribe. Há várias razões que motivam uma intensificação de estudos biogeográficos nessa região; por exemplo:

- Essa é a região tropical que contém o maior número de espécies. Por exemplo, há provavelmente mais espécies de plantas vasculares, mamíferos e anfíbios na região neotropical que em toda a região paleotropical (ou seja, as partes tropicais da África, Ásia, Austrália e Oceania juntas), e aqui se encontra também o maior número de espécies de aves.² Aparentemente, esse padrão é geral e válido também para grupos menos estudados, como invertebrados. A região neotropical abriga uma enorme diversidade morfológica e biodiversidade crítica ainda desconhecida³
- A desigualdade do número de espécies não é observada apenas em nível mundial, mas também refletida *dentro* da região neotropical. Isso se deve, em grande parte, às grandes diferenças em variáveis ambientais (temperatura, precipitação, solo) e históricas (processos geológicos, climáticos e evolutivos), resultando em uma grande variedade de *habitats* e *biomas*⁴
- Em comparação à América do Norte e à Europa, onde grande parte dos principais grupos taxonômicos e sua história evolutiva são relativamente bem estudadas, há

ainda enormes lacunas de conhecimento na região neotropical. Muitos gêneros e até famílias de plantas e animais neotropicais ainda não foram submetidas a estudos biogeográficos; grandes eventos ambientais e geológicos ainda estão por ser mais bem esclarecidos; e muitas áreas e biomas ainda não foram propriamente explorados. Tudo isso aumenta a possibilidade de grandes descobertas. Como exemplo, até pouco tempo atrás não havia estimativas confiáveis para o número de espécies de árvores na Amazônia⁵, e estimativas que incluam ervas e epífitas são praticamente inexistentes.

Onde estamos, aonde vamos?

Até pouco tempo atrás, alguns cientistas poderiam ter a impressão de que a biogeografia era uma disciplina relativamente tradicional, caracterizada por metodologias muito distintas e conflitantes entre si. Padrões e inferências eram baseados mais em opinião que em dados, e os cientistas praticantes separavam-se em “escolas” ou tradições pouco abertas a novos avanços metodológicos.

Essa situação tem mudado drasticamente nos últimos anos. Presencia-se uma explosão no acúmulo de dados biológicos, incluindo sequências moleculares, registros fósseis e registros de ocorrência de espécies com coordenadas geográficas. Esses dados possibilitam propor hipóteses para relações filogenéticas entre dezenas de milhares de espécies; estimar os tempos de divergência entre todas as linhagens de uma filogenia; reconstruir a evolução de distribuição geográfica de um clado até alcançar sua presente distribuição; estimar mudanças em taxas de especiação, extinção e migração, com base em filogenias datadas e registros fósseis; estimar o papel da conservação de nicho para a formação de padrões atuais de biodiversidade; projetar a distribuição potencial de cada espécie no presente, passado e futuro; avaliar o impacto de mudanças climáticas, ambientais e geológicas na biodiversidade, entre inúmeras outras questões científicas que podem ser abordadas dentro da biogeografia evolutiva.

Nos próximos dez anos, é necessário continuar a transformar a Biogeografia: de uma disciplina descriptiva e muitas vezes subjetiva a uma ciência integrativa e testável, não só com avanços na pesquisa básica, mas com aplicações concretas, influenciando decisões políticas. A Biogeografia tem o potencial de identificar quais espécies e regiões correm maior risco de serem afetadas pelas atuais mudanças climáticas e ambientais, por meio de análises evolutivas, modelagem de nicho e outras técnicas. Tais resultados, se propriamente validados (p. ex., por meio de experimentos), possibilitarão que a comunidade científica esteja “um passo à frente” de perdas irreparáveis, canalizando os recursos financeiros e científicos para onde é mais necessário. Para que isso seja possível, é preciso preencher muitas lacunas de conhecimento, desenvolver métodos mais realísticos e integrar dados e resultados entre diversas subdisciplinas. Será necessário que o ritmo das pesquisas seja acelerado, antes que seja demasiado tarde – levando em consideração a rápida deterioração dos ambientes naturais e suas consequências para a biodiversidade.

Metas e seus desafios

Cada cientista teria uma lista própria de desafios científicos e sugestões de como resolvê-los. A Tabela 19.1 apresenta a visão do autor deste capítulo, sem nenhuma ambição de ser representativa para todas as subdisciplinas e aplicações da biogeografia neotropical, e sim como uma pequena amostra do grande trabalho que há pela frente e dos ganhos científicos esperados. É possível que não se alcancem plenamente todas essas metas dentro de 10 anos; entretanto, se forem mantidas como objetivos comuns à comunidade científica, certamente enormes avanços serão alcançados, e muito será aprendido pelo caminho.

Meta I | Distribuição confiável de todas as espécies neotropicais

Esse conhecimento será imprescindível para melhor manejo e proteção da biodiversidade neotropical, possibilitará mapear os requerimentos ecológicos e ambientais de cada espécie e fornecerá as informações necessárias para重构 sua história evolutiva e biogeográfica.

O número de registros de espécies com coordenadas geográficas (somando observações humanas e coletas) tem aumentado consideravelmente. Atualmente, há mais de 375 milhões de registros no *Global Biodiversity Information Facility* (<http://www.gbif.org>). Somente para a América do Sul, 2.359.480 registros foram feitos nos últimos dez anos. Esse aumento tem sido relativamente linear durante o último decênio (Figura 19.1), sem considerar a demora de 2 a 3 anos entre a coleta ou observação de espécies e seu registro, como se pode observar pela queda entre os anos 2011 e 2013.

Tabela 19.1 Seleção de quatro grandes metas para a biogeografia neotropical, bem como os desafios que devem ser superados para alcançá-las. Cada ponto é detalhado e discutido no texto.

| Meta | Desafio |
|---|---|
| 1. Distribuição confiável de todas as espécies neotropicais | Preencher as lacunas taxonômicas e geográficas por meio de uma revolução na forma de coletar e publicar dados |
| 2. Sequências moleculares para todas as espécies neotropicais | Desenvolvimento técnico e padronização; distribuição de custos |
| 3. Integração de dados moleculares e fósseis | Desenvolvimento metodológico; digitalização e integração de bancos de dados |
| 4. Previsão do efeito das mudanças globais sobre a biodiversidade | Aprender com o passado para prever o futuro, considerando diferenças de escalas; distinção entre mudanças climáticas e ambientais; modelagem e experimentos |

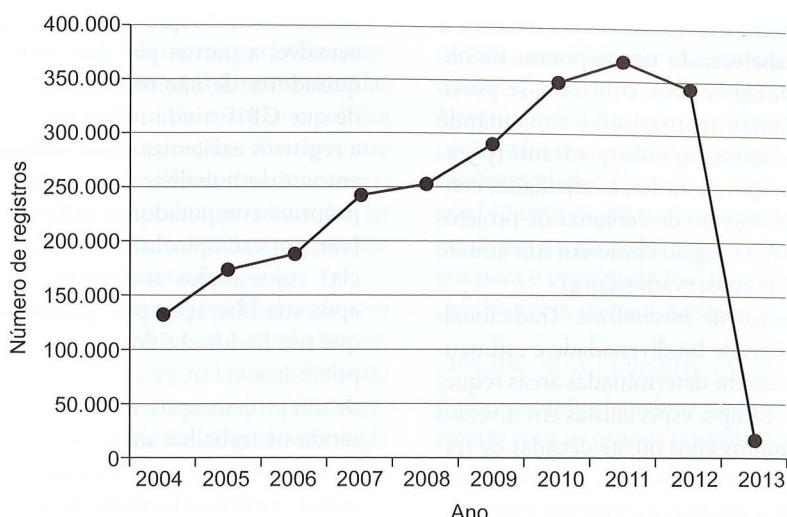


Figura 19.1 Registros de espécies sul-americanas com coordenadas no GBIF. Dados compilados em maio de 2014, por meio de um filtro espacial para a América do Sul, incluindo todos os grupos taxonômicos.

Desafio I-a | Preenchimento das lacunas taxonômicas e geográficas

Dos 7.557.171 registros atuais no GBIF para a América do Sul, aproximadamente 31% (2.332.947) são registros de aves, enquanto apenas 11% (836.610) correspondem a insetos, apesar de esse clado conter 77 vezes mais espécies descritas que as aves (<http://www.catalogueoflife.org>) e milhões de espécies ainda não descritas.⁶ Aves, mamíferos, anfíbios e peixes marinhos são, atualmente, os únicos dos grandes grupos taxonômicos cuja área de ocupação de suas espécies é relativamente bem conhecida em nível mundial, com dados verificados e de livre acesso (*International Union for Conservation of Nature*, <http://www.iucnredlist.org/>; *Map of Life*, <http://www.mol.org/>). O padrão geográfico é similarmente desigual e comparável ao taxonômico; a maioria dos registros são encontrados ao redor de centros urbanos e ao longo de rodovias e rios navegáveis, sendo que áreas mais inacessíveis no interior da América do Sul continuam praticamente inexploradas (Figura 19.2).

Esses exemplos confirmam o fato de que o conhecimento da distribuição de espécies na região neotropical ainda é altamente distorcido, indicando que o rápido acúmulo de dados não acarretou um aumento correspondente desse conhecimento – uma situação encontrada também no caso de outras áreas do planeta.⁷

Desafio I-b | Revolução na forma de coletar e publicar dados biológicos

Para remediar essa situação na região neotropical, os seguintes avanços poderiam ser feitos:

- *Implementação de uma rede neotropical de monitoramento de biodiversidade.* Isso poderá ser feito de duas formas. Primeiramente aumentando a conectividade de parcelas ecológicas e inventários taxonômicos já estabelecidos na região neotropical, em termos de intercâmbio

de dados e padronizações. Por exemplo, há, atualmente, vários projetos inter-relacionados para a Região Amazônica, dentro do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) coordenado pelo Centro de Estudos da Biodiversidade Amazônica (CENBAM: <http://ppbio.inpa.gov.br/>), pela *Amazon Forest Inventory Network* (<http://www.rainfor.org/>) e pela *Amazon Tree Diversity Network*



Figura 19.2 Distribuição geográfica dos registros atualmente disponíveis (marcados em preto), incluindo organismos aquáticos e terrestres para a América Latina disponíveis no GBIF (aproximadamente 18,6 milhões de registros, compilados por meio de um filtro espacial em maio de 2014).

(<http://testweb.science.uu.nl/Amazon/ATDN/Index.html>). Em seguida, estabelecendo novos pontos de observação e inventários taxonômicos, cobrindo, se possível, todos os países e biomas neotropicais e aumentando a densidade de coleta de dados em cada quadrante (p. ex., de 1 × 1 grau). A combinação de ambas as atividades contribuiria para o desenvolvimento de centenas de projetos de biodiversidade, não só na região como em um âmbito mundial (<https://www.earthobservations.org>)

- **Utilização de novas técnicas de inventários.** Tradicionalmente, cálculos de medidas de biodiversidade e estimativas de presença de espécies em determinadas áreas requerem grandes esforços de campo, especialistas em diversos grupos taxonômicos e muitos anos ou até décadas de trabalho. Apesar do fato de que tais esforços e conhecimento taxonômico continuarão a ser imprescindíveis para muitos estudos biogeográficos, rápidos avanços em sequenciamento de última geração, associados à utilização de códigos de barras curtos mas informativos (*meta-barcoding*), apresentam agora a possibilidade de inventários mais rápidos, baratos e menos dependentes da disponibilidade de especialistas taxonômicos.⁸ Um recurso imprescindível, porém, é a criação de bancos de dados de referência genética para todas as espécies descritas (ver Desafio II), diretamente associados a *vouchers* depositados em coleções públicas e imagens de alta resolução com livre acesso pela internet. Além de facilitar a identificação das espécies já descritas e sequenciadas, isso facilitará também a identificação e a descrição de táxons ainda não descritos, incluindo espécies morfologicamente crípticas.⁹ Entretanto, mesmo sem tal referência completa, ainda poderiam ser calculadas medidas relativas de biodiversidade, como biodiversidade filogenética baseada em distâncias genéticas das sequências analisadas e sua variação espacial, ou seja, beta diversidade filogenética.¹⁰

Outra metodologia promissora para auxiliar na identificação de plantas é a criação de um “código de barras óptico” para cada espécie, ou *Species Spectral Signature*.¹¹ Utilizando-se aparelhos de espectroscopia de emissão infravermelha, em sua primeira aplicação essa técnica apresentou melhor potencial de discriminar entre espécies do que códigos de barra genéticos, alcançando uma precisão de até 99,4%.¹¹ Caso o sucesso dessa técnica seja comprovado em mais estudos, ela poderia se tornar uma forma alternativa ou complementar aos métodos tradicionais e genéticos de identificação, com a vantagem de ser mais rápida e barata (após a aquisição do equipamento necessário)

- **Bancos de dados acessíveis, integrados e verificados.** Embora o GBIF tenha desempenhado um papel crucial na integração e na disponibilização de dados de ocorrência de espécies, é necessário facilitar a possibilidade de comentar sobre a confiabilidade de registros, por exemplo sua identificação ou localidade, disponibilizando esses comentários para toda a comunidade científica. Atualmente, pesquisadores investem tempo e recursos consideráveis na “limpeza” de dados para seus grupos taxo-

nômicos, sendo que o resultado não se torna facilmente acessível a outros por dois motivos: costume dos pesquisadores de não tornar os dados disponíveis e o fato de que GBIF ainda não aceita a adição de “metadados” a registros existentes. Uma solução é que pesquisadores, em vez de trabalhar com esses tipos de dados em seus próprios computadores, utilizem serviços centralizados (ver, por exemplo, <http://www.artportalen.se> para a Suécia) cujos dados se tornem imediatamente acessíveis após sua liberação pelo pesquisador. Além de garantir que resultados obtidos com recursos públicos sejam disponibilizados (p. ex., ao término de uma tese, conclusão de um projeto, aposentadoria ou falecimento), esse novo modo de trabalhar diminui o intervalo entre a coleta ou a observação de espécies e sua disponibilização à comunidade científica (diminuindo a queda aparente nos últimos 2 a 3 anos, como mostra a Figura 19.1).

Meta II | Sequências moleculares para todas as espécies neotropicais

Isso abrirá as portas para lidar com um grande número de perguntas científicas, incluindo: Qual a relação filogenética e a idade de todas as espécies? Onde, quando e sob quais condições se originaram e se diversificaram todas as espécies neotropicais atuais? Quão importantes foram as dispersões entre biomas e especiações *in situ* para a formação dos atuais padrões de biodiversidade? Qual a relação entre biodiversidade taxonômica, filogenética e funcional?¹² Qual a proporção de espécies crípticas, ou seja, sem óbvios caracteres morfológicos? Além do potencial de responder a essas e muitas outras perguntas empíricas, a criação de um banco de dados de referência molecular possibilitaria a quantificação rápida, precisa e relativamente barata da diversidade com base em amostras ambientais e de organismos (Meta I).

Desafio II-a | Desenvolvimento e padronização tecnológica

A identificação de espécies pode ser feita, na maioria dos casos, por meio de 1 a 3 códigos de barra moleculares.¹³ Entretanto, vivencia-se uma mudança de paradigma em filogenética molecular e biogeografia, pela constatação de que uns poucos marcadores moleculares (e suas genealogias) não são suficientes para reconstruir a história filogenética de espécies.¹⁴ Na prática, isso significa que hipóteses filogenéticas confiáveis podem requerer a análise de dezenas ou até centenas de genes independentes.¹⁵ Por essa razão, faz sentido considerar a possibilidade de produzir uma referência molecular que também possa ser utilizada para muitas outras questões evolutivas, taxonômicas e biogeográficas, além da simples identificação de espécies. Segue uma enumeração dos principais componentes desse desafio (e algumas possíveis soluções):

- Até agora não há consenso a respeito de quantos e quais genes devem ser utilizados para uma “nova geração de sequências moleculares de referência”, além dos códigos de

barra moleculares já adotados (COI, rbcL, matK, ITS – o primeiro para metazoários e os três outros para táxons vegetais). Muitas combinações distintas já foram utilizadas dependendo do grupo estudado e da questão científica abordada, impossibilitando comparações diretas entre táxons. Nos vertebrados, o uso de elementos ultraconservados (da sigla em inglês UCE)¹⁶ pode representar um *kit* adequado para esse táxon, enquanto ainda é necessário desenvolver algo similar para plantas e fungos.

- O sequenciamento tradicional (Sanger) parece estar com seus dias contados em razão do alto custo e trabalho em relação à quantidade de sequências produzidas, cedendo espaço a novas técnicas de sequenciamento de última geração. Entretanto, não há consenso sobre qual tecnologia é mais apropriada para os objetivos gerais mencionados aqui. Várias metodologias distintas estão sendo atualmente investigadas, variando desde genomas completos à captura de genes, sequenciamento de transcriptomas e RAD¹⁷.
- Por muito tempo, os pesquisadores estiveram dependentes de amostras biológicas de alta qualidade para o sequenciamento molecular; por exemplo, amostras de sangue ou de tecido muscular ou folhas secadas em sílica. Dado o fato de que grande parte das espécies neotropicais só é conhecida a partir de poucos indivíduos, muitas vezes antigas coletas em museus, seu sequenciamento tem sido considerado inviável. Felizmente, as técnicas de sequenciamento de última geração parecem mais adequadas para lidar com DNA fragmentado, já que a fragmentação do genoma é um dos primeiros passos nos protocolos de laboratório. Embora haja certa indicação confirmado que essas técnicas poderão proporcionar o sequenciamento de grandes quantidades do genoma a partir de material antigo ou degradado¹⁸, são necessários mais estudos que levem em consideração a raridade de muitas espécies, o alto nível de degradação de espécimes antigos, o uso de métodos de preservação que danificam o DNA (p. ex., plantas tratadas em etanol ou secas sob alta temperatura), riscos de contaminação, a fragilidade de espécimes e danos causados pela extração de material genético. Nos próximos anos, será necessário avaliar até que ponto essas novas técnicas de laboratório possibilitarão realmente acessar o código genético da maioria das espécies neotropicais.

Desafio II-b | Distribuição de custos e tarefas

Quando se estiver de acordo a respeito de qual técnica e marcadores são os mais adequados, quem fará o sequenciamento de dezenas de milhares de espécies neotropicais? É necessário encontrar soluções a nível continental ou global de distribuição de custos e de tarefas, para aumentar a padronização, a velocidade e a qualidade desse grande desafio científico.

Meta III | Integração de dados moleculares e fósseis

Já que essas são as principais fontes de informação capazes de informar a respeito de mudanças em padrões de biodiversidade ao longo do tempo e espaço, essa integração pos-

sibilitará inferências mais confiáveis para várias perguntas cruciais em biogeografia, como: Quais os padrões dominantes de mudanças de biodiversidade dentro da Região Neotropical? Que eventos históricos (climáticos, geológicos) estão correlacionados com aumentos e declínios de biodiversidade? Qual foi a evolução geográfica de um táxon? Que tipos de ecossistemas e comunidades de espécies existiram no passado, e quais sistemas não deixaram análogos para o presente? Qual foi a extensão histórica de biomas neotropicais, como a Amazônia e o Cerrado?

Desafio III-a | Desenvolvimento metodológico

É imprescindível analisar tanto o registro fóssil como o molecular para os grupos taxonômicos de interesse¹⁹, pois essas fontes de informação se complementam e não são independentes. A Tabela 19.2 sumariza algumas de suas principais diferenças, focando em aspectos positivos e negativos de cada um com o objetivo de mostrar o valor de integrá-los.

Embora a integração de fósseis e DNA na biogeografia não deva se tornar um tópico controverso, a maneira de realizar essa integração ainda está em sua infância e precisa progredir consideravelmente nos próximos anos. Fósseis e filogenias moleculares podem ser integrados de três formas principais: na *datação molecular*, na *reconstrução biogeográfica* e em *análises de diversificação*.

- Para calibrar filogenias (*datação molecular*), o uso de fósseis tem sido realizado com modelos cada vez mais realistas: partindo da necessidade de fixar nós em filogenias a uma determinada idade, a incorporação de distribuições de probabilidade complexas que melhor descrevem o que se sabe a respeito do fóssil de calibração e a idade do nó

Tabela 19.2 Aspectos positivos (+) e negativos (-) do uso de fósseis e filogenias moleculares datadas com base em sequências moleculares de DNA, para análises de biogeografia e evolução.

| Fósseis | Filogenias moleculares (DNA) datadas |
|---|--|
| (+) Geralmente considerados "evidência sólida", ou seja, potencialmente muito confiáveis | (-) Evidência mais insegura: dependem da calibração, metodologia, nível de amostragem etc. |
| (+) Proveem informação tanto de linhagens que já foram extintas como de outras que ainda vivem | (-) Com pouquíssimas exceções, apenas aplicável para espécies que ainda vivem, ou seja, menos de 0,01% da diversidade total acumulada do planeta |
| (-) A falta de caracteres informativos dificulta estabelecer o posicionamento filogenético e a história biogeográfica | (+) Milhares de caracteres resultam em inferências robustas para filogenia e biogeografia |
| (-) Mais comuns para certos táxons, ambientes e períodos com maiores taxas de preservação | (+) Qualquer táxon, nível taxonômico e ambiente; inferências se estendem a qualquer período |

associado²⁰ e a estimativa simultânea da filogenia, tempos de divergência e posicionamento do fóssil com base em dados moleculares e morfológicos.²¹ Os avanços ainda necessários na datação molecular incluem a avaliação do impacto de diferentes estratégias de calibração em tempos de divergência e a incorporação de modelos evolutivos mais realísticos em análises bayesianas, entre outros

- Após a estimativa de *quando* espécies e linhagens filogenéticas foram formadas, para muitas perguntas científicas é também crucial saber *onde* ocorreram os eventos de divergência. A reconstrução da evolução de distribuição geográfica, quando embasada por hipóteses filogenéticas, é possível sob métodos de parcimônia e verossimilhança (incluindo estatística bayesiana).²² Análises de verossimilhança, como o Modelo de Cladogênese-Dispersão e Extinção (DEC)^{23,24}, levam em consideração que eventos biogeográficos estão correlacionados com o tempo, ou seja, ramos em filogenias datadas (Capítulos 2 e 7). Análises sobre conjuntos de árvores possibilitam incorporar incertezas associadas à topologia das árvores filogenéticas (Capítulo 6) e tempos de divergência do grupo estudado. Atualmente, também é possível incorporar conhecimento prévio a respeito das áreas ocupadas pelo táxon estudado. Por exemplo, mudanças entre a proximidade de duas ilhas poderiam ter afetado taxas de dispersão entre elas;²⁵ porém, é importante evitar circularidade caso desvendar a evolução geográfica de áreas seja o intuito da mesma análise.

A inclusão de táxons fósseis em análises biogeográficas ainda está pouco explorada, mas já foi demonstrado que esse procedimento produz um efeito significativo nos resultados²⁶, pois análises baseadas em distribuições atuais são capazes de atribuir nós ancestrais em uma filogenia apenas a áreas atualmente ocupadas. Entretanto, o registro fóssil mostra que, em muitos casos, houve mudanças dramáticas de distribuição ao longo do tempo. Nos próximos anos, são necessários métodos de evolução geográfica que possibilitem incorporar a informação crucial – porém fragmentária – de fósseis, incorporando e medindo a influência das principais incertezas associadas (como idade, distribuição total e posicionamento filogenético dos fósseis incluídos)

- Durante décadas, o registro fóssil foi a única fonte de informação para *análises de diversificação*, ou seja, estimativas de mudanças de biodiversidade e taxas de diversificação – composta de duas variáveis: especiação [λ] e extinção [μ]. Com avanços na construção de filogenias moleculares nos últimos 20 anos e métodos para cálculos de taxas de diversificação nos últimos 10 anos, aproximadamente, a maior parte do registro fóssil passou a ser praticamente ignorada por cientistas que trabalhavam exclusivamente com dados moleculares.

Essa discrepância metodológica também se nota em resultados contrastantes que, às vezes, são observados para o mesmo clado.²⁷ Avanços na análise de filogenias moleculares por meio do uso de modelos de diversificação mais complexos e realísticos (entre outros fatores) poderão di-

minuir tais contrastes, mas ainda resultam em padrões bem mais simplificados que os observados pelo registro fóssil.²⁸ De modo similar, métodos originalmente descritos para o cálculo de taxas de diversificação em filogenias moleculares foram adaptados para análises do registro fóssil, calculando-se dentro de uma metodologia bayesiana as taxas de especiação e extinção e sua variação temporal e espacial.²⁹

Apesar desses avanços importantes e de outros que certamente virão, um problema crucial é que até hoje não existe uma integração no cálculo de taxas de diversificação e estimativas de diversidade a partir de ambas as fontes biológicas (fósseis e DNA) simultaneamente. Esse problema é tão analítico (falta de métodos adequados) quanto teórico: Como traduzir uma “morfoespécie” fóssil para uma atual, assim como taxas de especiação? Quando padrões distintos são obtidos entre o uso de fósseis e filogenias moleculares para um mesmo clado, qual resultado é o mais confiável e como pode-se testar isso, dada a ausência de outra fonte independente de informação? Essas são algumas das perguntas cruciais que necessitarão ser abordadas nos próximos anos.

Desafio III-b | Digitalização e integração de bancos de dados

Em comparação às sequências moleculares disponíveis no *International Nucleotide Sequence Database Collaboration* (incluindo GenBank, ENA, DDBJ), apenas uma baixa proporção dos fósseis documentados até hoje já foram digitalizados, integrados entre bancos de dados e disponibilizados com acesso livre. Isso se deve, principalmente, ao fato de não haver uma tradição na comunidade paleontológica nesse sentido, o que se reflete também no fato de poucos periódicos paleontológicos requererem a deposição de dados para a publicação de estudos (algo exigido pela maioria dos periódicos moleculares). Embora essa situação esteja melhorando gradualmente (com o acúmulo de registros fósseis em, por exemplo, <http://fossilworks.org/>, <http://www.gbif.org/e> e <http://www.helsinki.fi/science/now/>), ainda há grandes lacunas de dados; por exemplo, para fósseis de angiospermas na América do Sul (Figura 19.3). O gráfico mostra as grandes

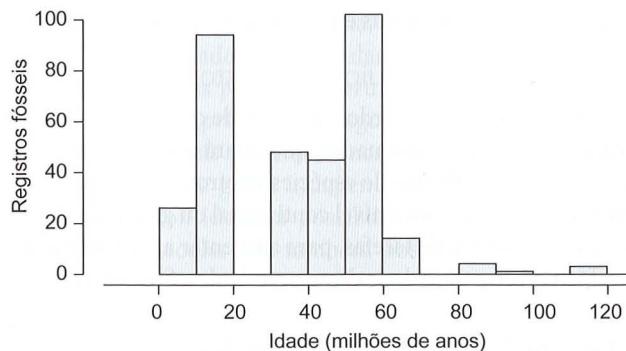


Figura 19.3 Variação temporal do número de registros (ocorrências) de fósseis de angiospermas da América do Sul. Dados baixados do *Paleobiology Database* (<http://fossilworks.org/>), padronizados e classificados em intervalos de 10 milhões de anos. Adaptada de Silvestro *et al.*²⁹

diferenças na densidade amostral para distintos períodos; por exemplo, a ausência de dados para certos períodos (entre 20 e 30, 70 e 80, e 100 e 110 milhões de anos atrás). Para preencher as lacunas taxonômicas, temporais e geográficas nos bancos de dados paleontológicos, serão necessários um grande esforço de digitalização e requerimentos formais por periódicos paleontológicos para a disponibilização livre de dados no momento de sua publicação.

Meta IV | Previsão do efeito das mudanças globais sobre a biodiversidade

Vários eventos que estão ocorrendo atualmente dentro do conceito de “mudanças globais” têm equivalentes no passado. Tais eventos têm o potencial de prover informação importante para o futuro. Por exemplo, ao entender como a biodiversidade foi afetada por períodos de aquecimento global no passado, pode-se, teoricamente, melhorar a previsão para o futuro. Previsões mais realísticas de quais espécies, populações, características morfológicas e funcionais, áreas e *habitats* estarão correndo maior risco de serem afetadas pelas mudanças globais (levando à extinção de espécies ou declínio de populações) serão fundamentais para o manejo de ecossistemas e a proteção da biodiversidade.

Desafio IV | Perda da biodiversidade

Esse é um dos desafios atuais mais importantes para a ciência e a sociedade, e seu valor se estende muito além do conhecimento básico. Perdas de biodiversidade afetarão o funcionamento de ecossistemas inteiros e seus serviços para a humanidade, incluindo serviços de provisão (alimentos, medicamentos, fibras, produtos químicos, materiais para construção, roupas e outros utensílios) e regulação (controle climático, polinização, controle de pragas) e serviços culturais (lazer, estética) e de suporte (ciclagem de nutrientes, acumulação de carbono, formação de solos, produção primária).³⁰ Esse desafio compreende várias etapas:

- *Aprender com o passado para prever o futuro?* A comparação entre atuais mudanças globais e eventos passados parece ser uma ideia atrativa, mas apresenta riscos e diferenças importantes. A Tabela 19.3 compara o aquecimento

Tabela 19.3 Comparação das principais variáveis entre os períodos globais de aquecimento atuais e passados.³⁰

| | Aumento de temperatura | Pco ₂ (ppm) | Período de aquecimento (anos) |
|--------------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------------|
| Atual (ano 2300) "A1B" | Cerca de 4°C | 1.000 a 1.800 | Cerca de 550 |
| PETM (56.3 Ma) | > 5°C | 700 a 1.500 | < 10.000 |
| Mioceno Médio (cerca de 15 Ma) | 3 a 5°C | 360 a 560 | > 100.000 |

Ma = milhões de anos; PETM = Máximo Térmico do Paleoceno-Eoceno (do inglês, *Paleocene-Eocene Thermal Maximum*).

global atual com alguns dos períodos de aquecimento global mais rápidos durante o Cenozoico (ou seja, os últimos 65 milhões de anos). Embora o período de aquecimento atual seja bem mais curto que os períodos passados, nota-se que o aumento de temperatura e a concentração de dióxido de carbono são diretamente comparáveis. Qualquer comparação deve, portanto, levar em consideração as similaridades e diferenças das variáveis comparadas.

O problema de *escalas* apresentado aqui – principalmente temporais – é crucial e parece ser um dos motivos da discrepância entre as interpretações do efeito das mudanças climáticas sobre a biodiversidade. Por um lado, o aquecimento global do PETM resultou em um impacto diferencial entre linhagens neotropicais distintas (beneficiando algumas e extinguindo outras), mas causando um aumento neto total na diversidade da amostragem analisada.^{31,32} Por essa razão, há a opinião de que o aquecimento global atual poderia ter um efeito positivo na biodiversidade.³³ De modo similar, a inferência, por dados moleculares, de que várias espécies de árvores neotropicais se originaram há milhões de anos e sobreviveram a temperaturas globais comparáveis às projetadas para o ano 2100 sugere que o aquecimento global atual não exerce risco geral de extinção na região.³⁴ Em contraste, outras análises, com a utilização de filogenias datadas, sugerem que, para as espécies serem capazes de se adaptar à velocidade (e não necessariamente à magnitude) das atuais mudanças climáticas, seria necessária uma taxa de adaptação > 10.000 vezes mais rápida que a já observada na história evolutiva.³⁵ Esses resultados contrastantes e suas interpretações refletem uma grande ignorância a respeito do potencial de usar inferências passadas para prever o futuro, mas abrem as portas para análises mais rigorosas e integradas com validação por meio de experimentos (ver adiante). É muito importante ressaltar, porém, que esses estudos consideram *apenas* mudanças climáticas, ou seja, desconsideram a influência humana e a interação entre outras mudanças globais, como a ação de patógenos, desmatamento, poluição etc.

• *Separação entre os efeitos de mudanças climáticas e ambientais.* Ambas as mudanças estão ocorrendo simultaneamente e interagindo de uma maneira provavelmente única, enquanto no passado normalmente não foram concomitantes. Uma possibilidade é estudar o efeito das grandes extinções em massa, como o impacto do meteorito que causou a extinção de todos os dinossauros (com exceção das aves) há 66 milhões de anos, entre o Cretáceo e o Paleogeno.³⁶ Outro tipo de mudança ambiental, não necessariamente associada a grandes mudanças climáticas, é a dinâmica de ambientes em algumas regiões da América tropical, como as mudanças drásticas de drenagem na Amazônia ocidental resultantes do soerguimento dos Andes tropicais.³⁷ Tais mudanças poderiam ser comparadas ao impacto das mais de 150 represas hidroelétricas planejadas ou em andamento na Amazônia andina³⁸, assim como a megarepresa de Belo Monte, no Pará (Brasil), prevista para se tornar a terceira maior do mundo.

Novas metodologias possibilitam testar o nível de significância entre eventos históricos e alterações em taxas de extinção, principalmente dentro de um contexto biogeográfico em que se estimam as áreas ancestrais de cada clado de uma filogenia.³⁹ Isso apresenta uma vantagem importante em relação às conclusões baseadas em correlações (muitas vezes visuais). Mais recentemente, tornou-se possível testar se alterações em uma variável contínua (como curvas que descrevem flutuações em temperatura, nível do mar ou soerguimento de uma montanha) estão diretamente associadas à diversificação de organismos na área estudada.⁴⁰

Se houver sucesso em discernir entre o efeito de mudanças climáticas e ambientais (como aumentos de temperatura e mudanças hidrológicas, ilustradas na Figura 19.4), talvez seja possível entender melhor a contribuição relativa desses dois fatores, identificados como as duas principais ameaças à biodiversidade da região neotropical.

- *Modelagem e experimentos.* Cientistas utilizam vários métodos para abordar esse grande desafio, incluindo aqueles que trabalham com modelagem (reconstruções paleoclimáticas baseadas em modelos de circulação globais e simulações; projeções de distribuições passada, presente e futura de espécies; análises de diversificação de espécies e correlações entre taxas de extinção e mudanças climáticas/ambientais; entre outras abordagens) e outros que utilizam mais métodos empíricos/experimentais (p. ex., transplante de espécies entre diferentes zonas climáticas para estudar mudanças em biomassa e biodiversidade; cálculos de condições climáticas com base em características morfológicas de fósseis ou geoquímicas de rochas). Em vez de se restringir à modelagem ou experimentos, projetos de pesquisa deverão considerar o valor de lidar com ambas as metodologias simultaneamente, refinando e testando teoria e prática por meio de desenvolvimentos metodológicos, simulações e validações empíricas. Esse conhecimento será imprescindível para melhor manejo e proteção da biodiversidade neotropical, possibilitará mapear os requerimentos ecológicos e ambientais de cada espécie e fornecerá informação necessária para reconstruir sua história evolutiva e biogeográfica.

Conclusões e perspectivas

Nos próximos dez anos, deve-se intensificar radicalmente a integração de diversas disciplinas da ciência, seus métodos, dados, resultados e implicações, para o entendimento da biogeografia neotropical. Um passo importante é conciliar a biogeografia histórica com a ecologia⁴¹, levando em consideração diferenças de escala taxonômica, temporal e espacial.

Precisa-se, simultaneamente, completar, limpar e disponibilizar bancos de dados biológicos. Para isso, será necessário intensificar e expandir o ensino taxonômico, facilitar o trabalho de campo responsável entre os países neotropicais (incluindo acesso a amostras biológicas, geológicas, genéticas e paleontológicas) e produzir ferramentas bioinformáticas que possibilitem lidar com o iminente dilúvio de informação. Essa infraestrutura biológica possibilitará estudar a bioge-

grafia de uma forma dinâmica, inovadora e integrativa. A expansão de bancos de dados com informações sobre caracteres funcionais de espécies, comunidades e redes ecológicas e sobre mudanças temporais de biodiversidade é apenas um exemplo de recursos que possibilitarão que a biogeografia aborde questões muito além das estudadas originalmente por seus fundadores – incluindo análises de padrões de diversidade filogenética, funcional, ecológica e de endemismo e os processos que os criaram.

Colaboração é palavra-chave e, para facilitar esse processo, será necessário consolidar e expandir as duas constelações informais atualmente ativas neste tópico: a *Network for Neotropical Biogeography* e o *Grupo Latinoamericano y Caribeño de Biogeografía*. Será essencial a participação de jovens pesquisadores e cientistas mais experientes, com o intuito comum de promover o avanço da biogeografia neotropical.

Agradecimentos

Agradeço a todos os colegas, amigos e estudantes que contribuíram para formar as ideias expostas neste capítulo; a Fernanda A. Carvalho, Eduardo Almeida e um revisor anônimo por comentários e sugestões; e aos editores Eduardo Almeida e Claudio Carvalho pelo convite para contribuir para a segunda edição deste livro de enorme importância para sintetizar e promover o avanço do estudo da biogeografia na América do Sul. Meu financiamento provém do Conselho de Pesquisa Sueco (B0569601) e do Conselho de Pesquisa Europeu (*European Research Council under the European Union's Seventh Framework Programme*, FP/2007-2013, *ERC Grant Agreement* nº 331024).

Referências bibliográficas

1. LOMOLINO, M. V. et al. *Biogeography*. 4. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010.
2. ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, v. 60, p. 403-414, 2011.
3. CONDON, M. A. et al. Hidden neotropical diversity: greater than the sum of its parts. *Science*, v. 320, p. 928-931, 2008.
4. HUGHES, C. E.; PENNINGTON, R. T.; ANTONELLI, A. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Bot. J. Linn. Soc.*, v. 171, p. 1-18, 2013.
5. TER STEEGE, H. et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, v. 342, p. 1243092-1, 2013.
6. MORA, C. et al. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol.*, v. 9, e1001127, doi:10.1371/journal.pbio.1001127, 2011.
7. BOAKES, E. H. et al. Distorted views of biodiversity: spatial and temporal bias in species occurrence data. *PLoS Biol.*, v. 8, e1000385, 2010.
8. JI, Y. et al. Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. *Ecol. Lett.*, v. 16, p. 1245-1257, 2013.
9. HEBERT, P. D. N. et al. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. EUA*, v. 101, p. 14812-14817, 2004.
10. GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol. Lett.*, v. 11, p. 1265-1277, 2008.
11. DURGANTE, F. M. et al. Species Spectral Signature: Discriminating closely related plant species in the

- Amazon with near-infrared leaf-spectroscopy. *Forest Ecol. Manag.*, v. 291, p. 240-248, doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.045>, 2013.
12. SWENSON, N. G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *Am. J. Bot.*, v. 98, p. 472-480, 2011.
 13. KRESS, W. J.; ERICKSON, D. L. DNA barcodes: genes, genomics, and bioinformatics. *Proc. Natl. Acad. Sci. EUA*, v. 105, p. 2761-2762, 2008.
 14. EDWARDS, S. V. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution*, v. 63, p. 1-19, 2009.
 15. SONG, S. *et al.* Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proc. Natl. Acad. Sci. EUA*, v. 109, p. 14942-14947, 2012.
 16. CRAWFORD, N. G. *et al.* More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. *Biol. Lett.*, v. 8, p. 783-786, 2012.
 17. EATON, D. A.; REE, R. H. Inferring phylogeny and introgression using RADseq data: an example from flowering plants (*Pedicularis*: Orobanchaceae). *Syst. Biol.*, v. 62, p. 689-706, 2013.
 18. STAATS, M. *et al.* Genomic treasure troves: Complete genome sequencing of herbarium and insect museum specimens. *PLoS ONE*, v. 8, e69189, 2013.
 19. FRITZ, S. A. *et al.* Diversity in time and space: wanted dead and alive. *Trends Ecol. Evol.*, v. 28, p. 509-516, 2013.
 20. HO, S. Y. W.; PHILLIPS, M. J. Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Syst. Biol.*, v. 58, p. 367-380, 2009.
 21. RONQUIST, F. *et al.* A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Syst. Biol.*, v. 61, p. 973-999, 2012.
 22. REE, R. H.; SANMARTÍN, I. Prospects and challenges for parametric models in historical biogeographical inference. *J. Biogeogr.*, v. 36, p. 1211-1220, 2009.
 23. REE, R. H.; SMITH, S. A. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Syst. Biol.*, v. 57, p. 4-14, 2008.
 24. MATZKE, N. J. *BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R scripts*. Berkeley: University of California, 2013.
 25. SANMARTÍN, I.; VAN DER MARK, P.; RONQUIST, F. Inferring dispersal: a Bayesian approach to phylogeny-based island biogeography, with special reference to the Canary Islands. *J. Biogeogr.*, v. 35, p. 428-449, 2008.
 26. WOOD, H. M. *et al.* Treating fossils as terminal taxa in divergence time estimation reveals ancient vicariance patterns in the palpimanoid spiders. *Syst. Biol.*, v. 62, p. 264-284, 2013.
 27. QUENTAL, T. B.; MARSHALL, C. R. Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. *Trends Ecol. Evol.*, v. 25, p. 434-441, 2010.
 28. MORLON, H.; PARSONS, T. L.; PLOTKIN, J. B. Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. EUA*, v. 108, p. 16327-16332, 2011.
 29. SILVESTRO, D. *et al.* Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data. *Syst. Biol.*, doi:10.1093/sysbio/syu006, 2014.
 30. BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Convenção sobre Diversidade Biológica. *Panorama da biodiversidade global* 3. Brasília: Ministério do Meio Ambiente/Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2010.
 31. KIEHL, J. Lessons from Earth's past. *Science*, v. 331, p. 158-159, 2011.
 32. ZACHOS, J. C.; DICKENS, G. R.; ZEEBE, R. E. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, v. 451, p. 279-283, 2008.
 33. JARAMILLO, C. *et al.* Effects of rapid global warming at the paleocene-eocene boundary on neotropical vegetation. *Science*, v. 330, p. 957-961, 2010.
 34. JARAMILLO, C.; CÁRDENAS, A. Global warming and Neotropical rainforests: a historical perspective. *Annu. Rev. Earth Pl. Sc.*, v. 41, p. 741-766, 2013.
 35. DICK, C. W. *et al.* Neogene origins and implied warmth tolerance of Amazon tree species. *Ecol. Evol.*, v. 3, p. 162-169, 2013.
 36. QUINTERO, I.; WIENS, J. J. Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecol. Lett.*, v. 16, p. 1095-1103, 2013.
 37. SCHULTE, P. *et al.* The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science*, v. 327, p. 1214-1218, 2010.
 38. ANTONELLI, A. *et al.* Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. EUA*, v. 106, p. 9749-9754, 2009.
 39. FINER, M.; JENKINS, C. N. Proliferation of hydroelectric dams in the Andean Amazon and implications for Andes-Amazon connectivity. *PLoS ONE*, v. 7, e35126, doi:10.1371/journal.pone.0035126, 2012.
 40. ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Mass extinction, gradual cooling, or rapid radiation? Reconstructing the spatiotemporal evolution of the ancient angiosperm genus *Hedyosmum* (Chloranthaceae) using empirical and simulated approaches. *Syst. Biol.*, v. 60, p. 596-615, 2011.
 41. CONDAMINE, F. L.; ROLLAND, J.; MORLON, H. Macroevolutionary perspectives to environmental change. *Ecol. Lett.*, v. 16, p. 72-85, 2013.