

ORGANIZADORES
CLAUDIO J. B. DE **CARVALHO**
EDUARDO A. B. **ALMEIDA**

BIOGEOGRAFIA

DA AMÉRICA DO SUL

ANÁLISE DE **TEMPO, ESPAÇO E FORMA**

2ª edição
AMPLIADA E ATUALIZADA



ROCA

Pedro Fiaschi
José Rubens Pirani
Gustavo Heiden
Alexandre Antonelli

Introdução

A Biogeografia Histórica busca compreender quais foram os fatores e os processos que resultaram nos padrões de diversidade e distribuição geográfica observados na biota de determinada área e como esses padrões relacionam historicamente diferentes áreas biogeográficas. Para esse fim, diversos táxons, relacionados proximamente ou não, podem contribuir de maneira significativa para a busca por congruências espaciais (ver Capítulos 1 e 3), para o entendimento de como áreas podem estar relacionadas entre si (ver Capítulo 4) e qual a temporalidade envolvida nos processos que culminaram no panorama biogeográfico atualmente observado (ver Capítulo 8). Por isso, a Biogeografia Histórica depende fundamentalmente do conhecimento preciso da área de distribuição dos táxons e de filogenias, com estimativas confiáveis da idade dos eventos cladogênicos inferidos.

Neste capítulo, apresenta-se uma síntese do conhecimento a respeito de como a evolução espaço-temporal e climática da América do Sul influenciou a formação dos diferentes padrões de evolução e diversidade exemplificados pela flora atual do continente. Não se pretende cobrir todos os grupos, estudos e padrões necessários para um entendimento adequado do tópico; esta escolha deve ser vista como uma seleção arbitrária, com o intuito de exemplificar as generalidades principais percebidas e incitar o futuro desenvolvimento da disciplina. Para o leitor que busca se aprofundar no assunto, recomenda-se a consulta às outras contribuições relevantes, como Graham¹, Antonelli e Sanmartín² e Hughes *et al.*³, assim como aos outros

capítulos do presente livro. Estudos de Biogeografia Histórica de plantas nos diferentes domínios fitogeográficos do Brasil foram revisados por Fiaschi e Pirani⁴, enquanto Hoorn *et al.*^{5,6} apresentaram uma visão multidisciplinar e integradora de como mudanças climáticas e paleogeográficas podem ter contribuído com a formação histórica da biota no norte da América do Sul (Amazônia e Andes tropicais).

Diversidade e endemismo florístico na América do Sul

Mais de um terço da diversidade mundial de plantas vasculares está restrito à região neotropical, que abrange a maior parte da América do Sul, além da América Central e sul do México. Em algumas estimativas, a região neotropical parece conter mais espécies que todas as floras da África e Australásia juntas.² Como ocorre em toda vegetação terrestre mundial, exceto o bioma de taiga (floresta boreal, Hemisfério Norte), a área continental da América do Sul é coberta por vegetação com predomínio de angiospermas (as plantas com flores), que são os principais elementos das fitofisionomias encontradas no continente, não só pela riqueza de espécies, mas pela vasta diversidade de hábitos e morfologia. Algumas poucas áreas subtropicais e temperadas são caracterizadas pela presença marcante de espécies de gimnospermas, como as araucárias [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, no sul do Brasil, e *A. araucana* (Molina) K. Koch, no Chile] e os pinheiros-bravos (*Podocarpus* spp.). As licófitas e monilófitas são também representadas por números expressivos no

continente (1.224 espécies no Brasil), assim como os grupos tradicionalmente conhecidos como briófitas (*i. e.*, musgos, hepáticas e antóceros, com 1.527 espécies no Brasil). A enorme diversidade florística da América do Sul está intrinsecamente associada à ampla heterogeneidade ecológica (com paisagens que variam de planícies a altas cordilheiras) e climática (com climas de tropicais a temperados e frios, áridos a hiperúmidos) do continente. Porém, a história peculiar do continente, com seus eventos geológicos, climáticos e vegetacionais, foi determinante ao impulsionar a evolução particular de suas linhagens de plantas. Muitas famílias de angiospermas, embora amplamente distribuídas pelo mundo, têm maior riqueza na América Tropical. Por exemplo: dos 650 gêneros e 19.000 espécies de Leguminosae, 272 gêneros com 6.700 espécies são neotropicais; dos 155 gêneros e 4.500 espécies de Melastomataceae, 100 são neotropicais, com 3.000 espécies; Malpighiaceae tem 65 gêneros e 1.260 espécies, sendo neotropicais 50 deles e 1.110 espécies; Lecythydaceae tem 20 gêneros e 292 espécies, sendo neotropicais 10 deles e 204 espécies (Tabela 15.1).

Após a fragmentação do supercontinente Gondwana, a América do Sul tornou-se um continente isolado de outras massas continentais, especialmente entre sua separação do continente antártico (cerca de 30 Ma atrás) e o estabelecimento do Istmo do Panamá (Mioceno). Esse isolamento provavelmente imprimiu forte marca na flora sul-americana e ajuda a explicar o fato de a região neotropical ser detentora do maior número de famílias endêmicas de angiospermas, como Cyclanthaceae, Marcgraviaceae, Caryocaraceae, Picramniaceae, Rhabdodendraceae e Cannaceae (Tabela 15.1). Além disso, cerca de dez famílias de angiospermas têm centro de diversidade na América do Sul e são quase exclusivamente neotropicais (com exceção de um ou poucos táxons extra-americanos), destacando-se Bromeliaceae, Cactaceae, Caricaceae, Heliconiaceae, Humiriaceae, Rapateaceae, Velloziaceae e Vochysiaceae (Tabela 15.1).

Ao constatar esses padrões de diversidade florística na América do Sul, cabe buscar respostas às seguintes perguntas: será que os grupos mais ricos no continente sofreram uma diversificação autóctone recente ou seriam eles resultado de eventos múltiplos de imigração? E os grupos menos ricos, como Aizoaceae, Dipterocarpaceae, Proteaceae e Zingiberaceae (Tabela 15.1), teriam sofrido eventos de extinção mais acentuados na América do Sul ou nunca foram efetivamente ricos aqui?

Ainda não está claro se a megabiodiversidade neotropical em comparação aos outros continentes tropicais se deve a taxas maiores de especiação e imigração, a taxas menores de extinção e emigração ou a uma combinação desses fatores ao longo do tempo, possivelmente com mudanças temporais e espaciais nessa dinâmica.¹⁰ Assim, a reconstrução da história evolutiva e biogeográfica de cada grupo pode ajudar a explicar diferenças de diversidade entre a região neotropical e outras partes do mundo. Além de sequências moleculares e do registro fóssil, a combina-

Tabela 15.1 Comparação da riqueza aproximada de algumas famílias de plantas vasculares no mundo e na região neotropical.

Família	Número de gêneros/espécies (gêneros/espécies neotropicais) ^{8,9}
Aizoaceae	127/2.500 (7/20)
• Alstroemeriaceae*	3/165
Anemiaceae	1/100 (1/90)
Bromeliaceae*	56/2.900
Cactaceae	125/1.900
• Calceolariaceae*	2/260
• Calyceraceae*	4/60
Cannaceae*	1/10
Caricaceae*	4/33
Caryocaraceae*	2/25
Cyclanthaceae*	12/180
Dipterocarpaceae	17/680 (2/2)
Heliconiaceae	1/200
Humiriaceae*	8/65
Lecythydaceae	20/292 (10/204)
Leguminosae	650/19.000 (272/6.700)
Malpighiaceae	65/1.260 (50/1.110)
Marcgraviaceae*	7/130
Melastomataceae	155/4.500 (100/3.000)
Picramniaceae*	3/50
Proteaceae	75/1.775 (8/86)
Rapateaceae*	16/80
Rhabdodendraceae*	1/3
• Tropaeolaceae*	1/105
Velloziaceae	4/250 (3/220)
Vochysiaceae*	7/200
Zingiberaceae	50/1.300 (1/55)

*Famílias endêmicas ou representadas por até três espécies fora da região neotropical. • Famílias essencialmente andino-temperadas (região andina e zona transicional sul-americana, *sensu* Morrone⁷).

ção de evidências paleogeográficas e paleoclimáticas pode iluminar o conhecimento do desenvolvimento espaço-temporal da flora sul-americana.

Registros sul-americanos de micro e macrofósseis vegetais conhecidos do Paleoceno ao Mioceno já sugeriam a existência de uma flora extremamente rica no continente desde cerca de 59 Ma, com pico de diversidade durante o Eoceno.¹¹ Posteriormente, a flora miocênica de terras baixas da região amazônica já era muito semelhante à atual, sendo ambas altamente diversificadas e com as mesmas famílias dominantes no componente arbóreo, como Leguminosae, Lecythydaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae e Burseraceae. Eventos mais recentes de grande magnitude que tiveram destacada atuação na história da vegetação e

da flora sul-americanas incluem a intensa atividade orogênica intracontinental, a evolução das bacias sedimentares e hidrográficas, os vários ciclos de mudanças paleoclimáticas, os eventos de transgressão marinha e a união da América do Sul à Central pela conexão formada pelo soerguimento do Istmo do Panamá. Esse evento propiciou um grande intercâmbio entre as biotas sul-americana e norte-americana.

Eventos históricos como os mencionados anteriormente devem ser invocados para explicar como foram estabelecidos os padrões de evolução e diversidade atualmente observados na flora da América do Sul. Também colaboram na busca por respostas às seguintes perguntas: quais os intervalos de tempo envolvidos desde a origem de determinados grupos até sua maior diversificação no continente? Quais foram os fatores abióticos ou bióticos que poderiam ter estimulado a diversificação desses grupos? Qual foi o papel desempenhado pela extinção quando se olha para a diversidade e distribuição atual de plantas sul-americanas? Para responder a essas perguntas, é necessário buscar uma visão integrada dos padrões de evolução temporal da biota associados à reorganização tectônica e paleogeográfica do continente, às mudanças climáticas globais ou regionais resultantes de sua reconfiguração territorial e às mudanças nos regimes ecológicos que determinam o processo seletivo de espécies.

Evolução geográfica intercontinental da flora sul-americana

Para explicar a formação da elevada diversidade de plantas da América do Sul, é fundamental contrastar os padrões evolutivos de seus principais clados com os principais eventos geoclimáticos do continente, especialmente nos últimos cerca de 90 Ma, período compreendido entre a separação da América do Sul e África e a conexão com a América Central via formação do Istmo do Panamá (ver Capítulo 12). Principalmente nesse intervalo de tempo configurou-se a composição florística atual da América do Sul e a enorme diversidade de paisagens naturais observadas no continente (Figura 15.1). Entretanto, antes de começar essa viagem evolutiva através da flora da América do Sul, é importante ressaltar que os padrões biogeográficos observados atualmente originaram-se ao longo de centenas de milhões de anos por eventos de vicariância, dispersão, especiação e extinção (ver Capítulo 1). Esses processos têm atuado em conjunto sobre continentes em constante movimentação, que sofrem com o efeito de alterações fisiográficas significativas (p. ex., soerguimento de cadeias montanhosas, formação de bacias sedimentares e alteração do nível do mar) e mudanças climáticas contínuas, além de eventos episódicos de extinção em massa.

Após a fragmentação do supercontinente Pangeia, há 220 Ma, a América do Sul permaneceu por muito tempo (até 30 Ma) ligada a pelo menos um bloco continental gondwânico. Durante esse período (especialmente no Jurássico, até 145 Ma), a flora da América do Sul tinha elementos comuns com muitas áreas pangeicas, em especial com a Antártica, como grupos de samambaias, coníferas, cicadófitas, ginkgófitas e as já extintas Bennettitales. No iní-

cio do Cretáceo (cerca de 120 Ma), o continente sul-americano ainda compartilhava esses mesmos grupos com outras áreas continentais, mas agora já característicos de uma flora gondwânica, como as coníferas podocarpaceas, araucariáceas e *Athrotaxis* D. Don (Cupressaceae), gênero com apenas uma espécie atual na Tasmânia. Após o surgimento das angiospermas, no Jurássico Superior (136 Ma), passa a ocorrer uma substituição gradual de elementos triássicos e jurássicos, especialmente monilófitas (grupo que inclui samambaias e cavalinhas – as Equisetales) e gimnospermas, pelas plantas com flores. Na América do Sul, isso só fica evidente no registro fóssilífero a partir do fim do Cretáceo (70 Ma atrás), quando começam a predominar paleofloras dominadas por angiospermas.¹²

Um evento marcante que impulsionou a diversificação mundial de plantas vasculares, em especial das angiospermas e samambaias leptosporangiadas (*i. e.*, aquelas cujo esporângio deriva de apenas uma célula inicial), foi a origem das florestas pluviais tropicais, durante a transição do Mesozoico para o Cenozoico (65 Ma atrás).^{13,14} Em termos de riqueza de espécies, essas florestas têm mais da metade de toda a biodiversidade do planeta, sendo as samambaias leptosporangiadas, grupo que corresponde a 80% de todas as espécies de plantas vasculares sem sementes, um dos seus elementos florísticos mais importantes. Já no Cenozoico, há indícios de que a flora da América do Sul tenha sofrido uma intensa diversificação a partir do início do Eoceno, o que resultou em valores máximos de diversidade florística no Eoceno Médio.¹⁵ Há uma correlação evidente entre a diversidade florística sul-americana do Eoceno e as mudanças da temperatura global estimada para o mesmo período, embora essa correlação não seja evidente posteriormente, como durante o Neogeno.¹⁵ Assim, durante o Máximo Climático do Eoceno, de 50 a 55 Ma, a flora da América do Sul foi caracterizada por uma extensa vegetação tropical, que se estendia por áreas hoje situadas até a Patagônia.¹² Com o crescente esfriamento do clima a partir do Eoceno Médio e durante parte do Oligoceno, a diversidade florística do continente sofreu uma drástica redução, pelo menos dentre os grupos característicos de florestas tropicais.¹⁵ Por outro lado, a presença de climas mais frios e secos, intensificada após o Mioceno Médio (15 Ma atrás), promoveu a expansão de determinados tipos de paisagens, como as florestas com *Nothofagus* (Nothofagaceae – Figura 15.1 N), e a diversificação de grupos adaptados a condições de maior aridez, como as gramíneas e cactáceas¹⁶ (ver Capítulo 13).

Acredita-se que somente após a separação da Gondwana Ocidental (América do Sul e África), completada há cerca de 110 Ma (ver Capítulo 12), foi possível o desenvolvimento de uma flora sul-americana autóctone, originada na área do território atual do continente. Neste ponto, é importante ressaltar que a ideia de que a América do Sul sofreu um “isolamento esplêndido” e que este possibilitou a formação de uma biota sul-americana única não está totalmente de acordo com muitas evidências paleogeográficas. Pelo menos em relação às plantas, que têm mecanismos eficientes de dispersão de propágulos, conexões posteriores à separação

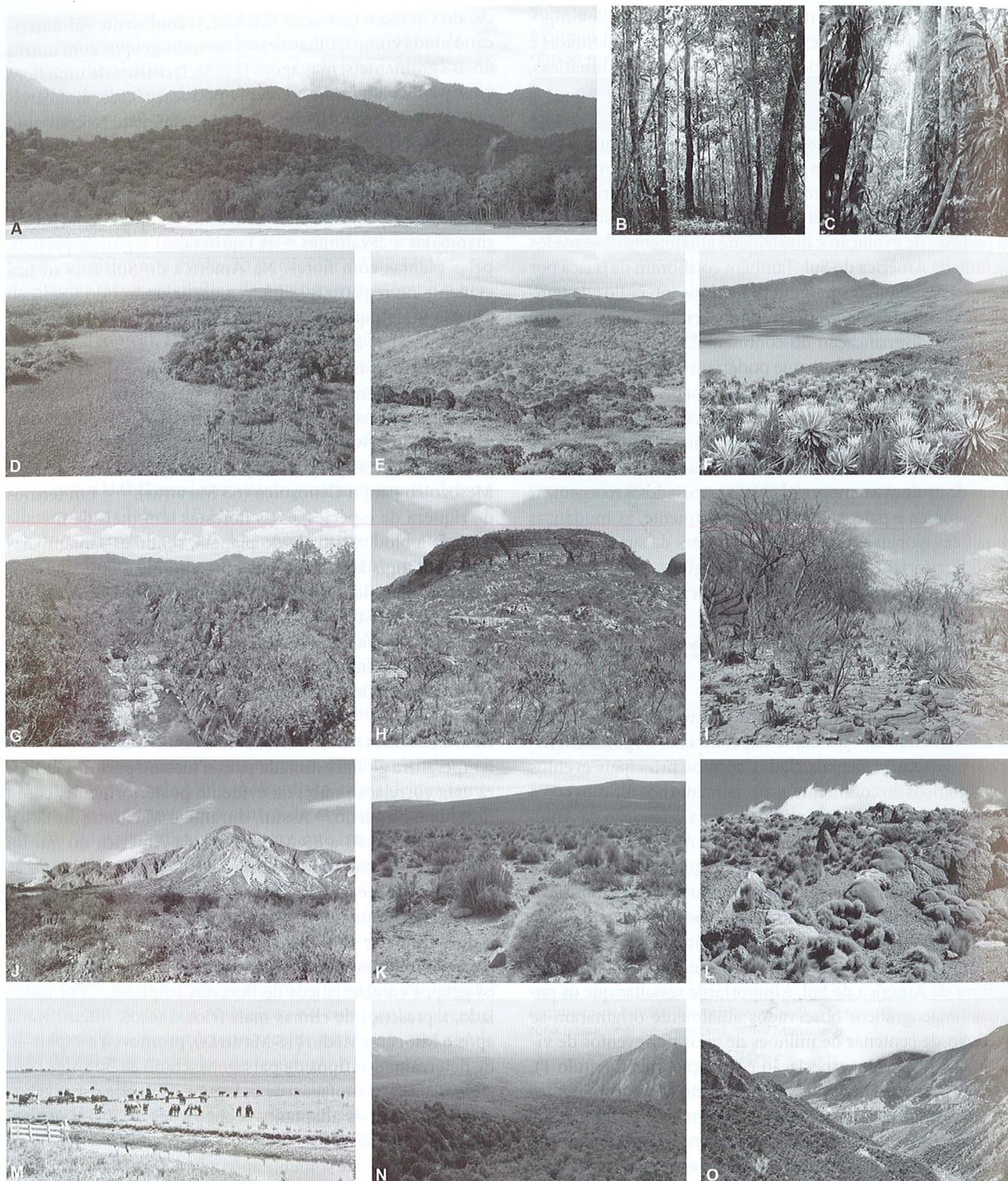


Figura 15.1 Aspectos da vegetação da América do Sul. **A.** Floresta do Chocó-Darién, Colômbia. **B.** Floresta Amazônica, Brasil. **C.** Floresta Atlântica, Brasil. **D.** Mosaico Floresta-Savana, Guiana Francesa. **E.** Mosaico Floresta com *Araucaria*-campos de altitude, sul do Brasil. **F.** Páramo, Colômbia. **G.** Cerrado, Brasil. **H.** Campos rupestres, Brasil. **I.** Caatinga, Brasil. **J.** Monte, Argentina. **K.** Deserto do Atacama, Chile. **L.** Vegetação alto-andina, sul da Bolívia. **M.** Pampas, sul do Brasil. **N.** Floresta com *Nothofagus*, Chile. **O.** Região da depressão de Huancabamba, Peru. Crédito das fotos: A. Antonelli (A, D, O); G. Heiden (B, E, F, J, M); André M. Amorim (C); P. Fiaschi (G, H, L); Domingos Cardoso (I); Stig-Arne Gullbrantz (K); Benoît Loeuille (N). Uma nova versão com mais imagens desta figura, em tamanho 60 × 84 cm, pode ser obtida no *link*:* http://figshare.com/articles/South_American_Vegetation_Types_pdf/1431340 – Ver encarte colorido.

**Link* disponível à época da publicação desta obra e sujeito a alterações.

da África e da América do Sul teriam existido via Antártica (até 30 Ma atrás, no Oligoceno), protoilhas do atual Mar do Caribe (GAARlandia, entre 33 e 35 Ma) e formação do Istmo do Panamá, um processo geológico complexo, que ocorreu principalmente entre 25 e 2,7 Ma atrás. Isso culminou com o estabelecimento de uma via terrestre efetiva para trocas bióticas entre a América do Sul e a América do Norte.¹⁷

Embora seja intuitivo buscar explicações para padrões de disjunção florística entre a África e a América do Sul na fragmentação do Gondwana Ocidental, é fundamental avaliar se a idade das linhagens encontradas nos dois continentes é compatível com a idade geológica atribuída a essa separação. Assim sendo, importantes grupos de plantas sul-americanas, com poucos representantes na África, como as Bromeliaceae, Cactaceae, Humiriaceae e Rapateaceae, parecem ter colonizado o continente africano em períodos muito posteriores à separação dos continentes.¹⁸ Alternativamente, caso fosse observado que a idade dessas linhagens é compatível com a separação dos continentes, sua diversidade reduzida na África quando comparada à da América do Sul teria que ser explicada ou por extinções pronunciadas na África, ou por taxas de especiação superiores na América do Sul. Além disso, quando casos de congruência espacial são derivados de eventos temporalmente diferentes (ver pseudocongruência¹⁹ – ver Capítulo 4), a hipótese vicariante perde força, e faz-se necessário buscar explicações individuais para os padrões semelhantes observados, o que favoreceria um cenário de múltiplos eventos de dispersão, no caso da disjunção entre África e América do Sul.

Feitas as ressalvas do parágrafo anterior, algumas linhagens de plantas com sementes (espermatófitas) sul-americanas evidenciam um episódio vicariante temporalmente congruente com a fragmentação do Gondwana Ocidental, como Gnetaceae, Proteaceae, Velloziaceae e as palmeiras-de-cera (Arecaceae subfamília Ceroxyloideae). Entretanto, uma vez que a idade de várias linhagens disjuntas entre a África e a América do Sul é bem mais recente que sua idade de separação, concluída há 110 Ma, é necessária alguma explicação alternativa para a conexão florística observada entre esses dois continentes. Nesse contexto, Davis *et al.*²⁰ sugeriram que as atuais disjunções africano-sul-americanas em linhagens de Malpighiaceae devem-se ao rompimento de uma conexão florística pretérita no Hemisfério Norte. Essa ideia, denominada “hipótese boreotropical”, baseia-se em evidência fóssil da existência de extensas florestas pluviais esclerófilas, cobrindo grandes áreas no sul da Laurásia e da América do Norte, entre o Paleoceno e o Eoceno²¹ (ver Figura 15.2, Ia). Com a gradual retração das florestas tropicais para as menores latitudes, durante o esfriamento global do Oligoceno, vários grupos tropicais conhecidos apenas por fósseis no Hemisfério Norte teriam ficado restritos aos locais em que essas florestas são atualmente encontradas. A hipótese do “corredor boreotropical Terciário” tem recebido suporte recente de estudos com diversas famílias de plantas vasculares, tanto utilizando registros fósseis como reconstruções biogeográficas baseadas em filogenias mole-

culares, explicando potencialmente vários casos de disjunção observados entre áreas tropicais.

A flora atual da América do Sul também é caracterizada por muitos grupos de plantas com principais centros de diversidade na Ásia tropical e nos neotrópicos, como é observado em Araliaceae, Chloranthaceae, Gesneriaceae, Lauraceae, Meliaceae, Sapotaceae, Styracaceae e Symplocaceae, por exemplo. Esses casos de disjunção intercontinental asiático-americana também têm sido atribuídos à existência pretérita de uma flora tropical de distribuição contínua no Hemisfério Norte, há 55 Ma (Paleoceno-Eoceno) (Figura 15.2, Ib). Essa flora boreotropical teria sido fragmentada com o progressivo resfriamento climático das latitudes mais elevadas, que levou à restrição de linhagens tropicais às latitudes mais próximas da Linha do Equador. Possíveis vias de intercâmbio para elementos florísticos boreotropicals durante o Cenozoico, antes do fechamento do Istmo do Panamá, incluem as proto-Grandes Antilhas da parte média ao fim do Eoceno (50 Ma atrás) e as já mencionadas protoilhas do atual Mar do Caribe (“ponte terrestre” Grandes Antilhas-Cordilheira de Aves ou GAARlandia, entre 33 e 35 Ma atrás) (Figura 15.2, II).

Alguns grupos de plantas característicos de terras baixas tropicais na América do Sul, como as Annonaceae, Araceae, Burseraceae, Meliaceae e Moraceae, podem ter se beneficiado dessa “rota boreotropical” para alcançar o continente sul-americano a partir de ancestrais do Hemisfério Norte. Caso isso tenha ocorrido entre o Paleoceno e o Oligoceno, como as datações de suas filogenias indicam, essas linhagens provavelmente encontraram um amplo território sob condições climáticas ideais para sua expansão. Após o ótimo climático do Mioceno Médio e em razão da contínua elevação dos Andes (ver Capítulo 13), grupos associados a climas mais frios (ou áreas montanhosas), como clados andinos dos gêneros *Hypericum* (Hypericaceae), *Halenia* (Gentianaceae), *Oreobolus* (Cyperaceae), *Lithospermum* (Boraginaceae) e *Lupinus* (Fabaceae), também puderam se diversificar localmente na América do Sul.⁶ Além disso, o efeito de zona de sombra de chuva, causado pela maior elevação dos Andes, passou a promover a diversificação de grupos associados à diagonal de formações abertas secas da América do Sul (ver Capítulo 9).

A extinção (tanto massiva – p. ex., há 65 Ma – como gradual) de muitas linhagens de plantas mesozoicas talvez explique as poucas evidências da conexão florística da África e da América do Sul tropicais deixadas na flora atual dos dois continentes. Apesar disso, o continente sul-americano permaneceu em contato com a Australásia via Antártica até 30 Ma atrás. Talvez por causa da temporalidade mais recente dessa conexão, há ainda muitos exemplos de linhagens de plantas disjuntas entre a porção sul da América do Sul e áreas remanescentes da Gondwana situadas em regiões mais temperadas, como Austrália, Nova Zelândia e Nova Caledônia.²⁴ Essas linhagens temperadas e subtropicais podem ter sobrevivido ao progressivo esfriamento global a partir do final do Eoceno em amplas áreas continentais, mas, com o retorno de condições climáticas mais amenas

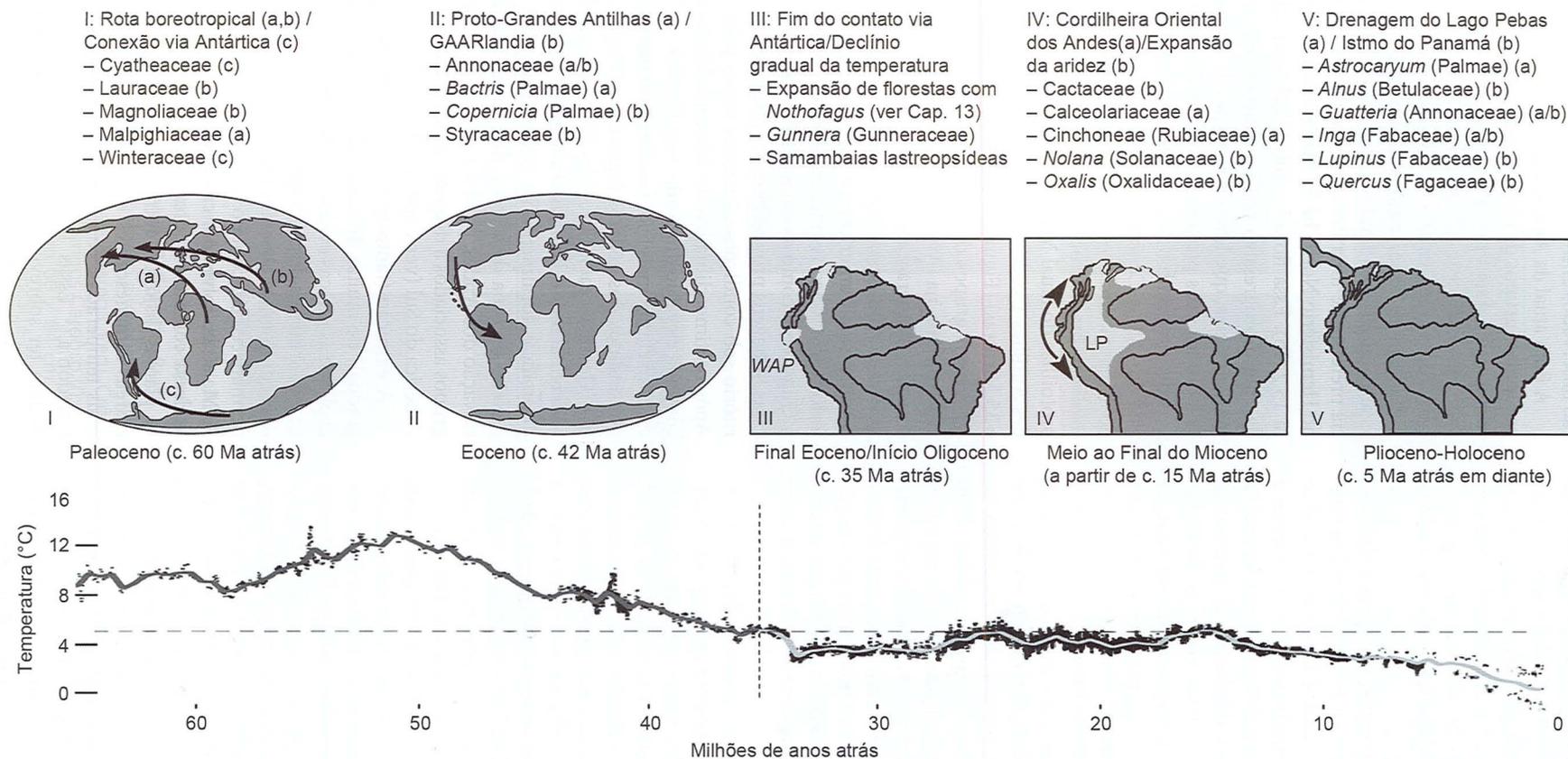


Figura 15.2 Principais rotas migratórias (I e II) e eventos paleogeográficos (III a V) relacionados com a flora da América do Sul tropical nos últimos 60 Ma (adaptado de Antonelli *et al.*²²). O gráfico mostra uma curva da diferença, em relação ao presente, da temperatura média global no mesmo período (Hansen *et al.*²³), indicando a transição de um mundo predominantemente tropical a um período de esfriamento, marcado pela glaciação da Antártica (cerca de 35 Ma). Os táxons apresentados constituem alguns dos exemplos citados ao longo do texto ou provêm das referências bibliográficas consultadas. Pela complexidade e incerteza associadas às análises biogeográficas e de datação, é importante ressaltar que opiniões diversas existem ou poderão ser apresentadas; o intuito aqui é ilustrar o fato de que eventos históricos afetaram a flora sul-americana de maneiras distintas e específicas para cada táxon.

no Mioceno Médio, a partir de 14 Ma atrás, ficaram restritas às áreas mais meridionais e às montanhas mais elevadas da América do Sul.

A presença de registro fóssil mesozoico de linhagens gondwânicas temperadas e subtropicais ao longo do continente sul-americano sugere que a distribuição desses grupos nas áreas em que são encontrados atualmente é relictual de uma distribuição outrora mais ampla. Entre os exemplos mais icônicos está o registro da ocorrência de *Eucalyptus* (Myrtaceae), um gênero atualmente confinado à Austrália, na paleoflora da província patagônica argentina do Chubut, atestada por um fóssil do Eoceno datado de aproximadamente 52 Ma atrás.²⁵

Além do registro fóssil, reconstruções biogeográficas de diversas linhagens não relacionadas entre os grandes grupos de plantas recuperam padrões similares influenciados por eventos vicariantes de separação dos continentes atuais que constituíram a Gondwana. Por exemplo, na família de samambaias arborescentes Cyatheaceae, amplamente distribuídas em regiões tropicais, subtropicais e temperadas no presente e com origem documentada pelo registro fóssil para o período Jurássico, as reconstruções biogeográficas corroboram o fato de que os padrões atuais de distribuição são compatíveis no tempo e no espaço com um cenário de vicariância reconhecido para a separação da Gondwana.²⁶ Padrões semelhantes de distribuição são registrados nas famílias de gimnospermas Araucariaceae e Podocarpaceae, assim como em várias linhagens de angiospermas, como *Fuchsia* (Onagraceae), *Gunnera* (Gunneraceae), *Nothofagus*, Cunoniaceae, Myrtaceae subfamília Leptospermoideae, Proteaceae e Winteraceae (ver Figura 15.2, Ic). Na ordem Apiales, também se acredita que a diversificação das primeiras linhagens divergentes foi influenciada pelos eventos vicariantes de separação África/Australásia (causando a divergência entre Torricelliaceae e Griselinaceae + Apiineae); Australásia/Nova Zelândia (entre Myodocarpaceae e Araliaceae); e Antártica/América do Sul/Austrália e, possivelmente, África (principais linhagens de Apiaceae).²⁷ Já a relação entre as subfamílias Didymocarpoideae e Gesnerioideae de Gesneriaceae, datada em cerca de 45 Ma, não corrobora o papel da vicariância do Gondwana em explicar a distribuição pantropical de Gesneriaceae; em vez disso, Perret *et al.*²⁸ propuseram que os ancestrais da família colonizaram independentemente os paleotrópicos e a Austrália durante o Paleoceno Superior e o Oligoceno, provavelmente por meio de dispersão a longa distância através do Hemisfério Sul. Entre as angiospermas campanulídeas, algumas linhagens derivadas de eventos cladogenéticos mais antigos (Collumeliaceae/Bruniaceae) são temporalmente congruentes com a separação da África e da América do Sul, enquanto linhagens mais recentes (Asteraceae-Calyceraceae/Goodeniaceae) evidenciam essa conexão posterior estabelecida com a Austrália via Antártica²⁹ (ver Figura 15.2, Ic).

A conexão florística da América do Sul com os continentes da Laurásia foi finalmente completada com o fechamento do Istmo do Panamá, que corresponde a uma via

terrestre entre a América do Sul e as Américas Central e do Norte. O Istmo do Panamá foi formado ao longo de milhões de anos, desde 25 até cerca de 2,7 Ma atrás, fechando completamente no Plioceno¹⁷, quando possibilitou um extenso intercâmbio biótico (que ficou conhecido como o Grande Intercâmbio Biótico Americano) entre massas continentais que permaneceram afastadas durante muitos milhões de anos.³⁰ Datam do Plioceno, há cerca de 4 Ma, os primeiros registros polínicos de gêneros temperados (laurasiáticos) na América do Sul, em regiões montanhosas do noroeste da Colômbia, evidência das migrações que começaram a suceder com a ponte intercontinental então estabelecida e que levaram a novo incremento na diversidade florística sul-americana. Em seguida, ao longo do Pleistoceno, a presença desses gêneros laurasiáticos foi gradativamente aumentando em número e se expandindo para o sul ao longo das encostas dos Andes, expansão obviamente viabilizada pelas condições climáticas favoráveis aos organismos temperados. Não há registros de sua penetração nas terras baixas amazônicas e muitos não sofreram diversificação aqui, encontrando ainda hoje seu limite sul na Colômbia, como os carvalhos (*Quercus*, Fagaceae). Já *Alnus* (Betulaceae) e *Juglans* (Juglandaceae) alcançaram o norte do Chile e Argentina. Por outro lado, alguns gêneros laurasiáticos experimentaram impressionante irradiação após sua imigração na América do Sul, como é o caso de *Lupinus* (Leguminosae, subfamília Faboideae), o gênero do tremoço, cujo centro de diversidade atual (tanto em riqueza específica como em heterogeneidade morfológica) está localizado nos Andes³⁰ (ver Figura 15.2, V).

Como visto anteriormente, muitos grupos de plantas tropicais sul-americanas, tradicionalmente associados a uma herança gondwânica, têm se mostrado derivados de ancestrais laurasiáticos (ver hipótese boreotropical). Já, a maioria das linhagens derivadas de ancestrais gondwânicos parece pertencer a um estoque temperado e subtropical que teria habitado o sul da América do Sul e a Australásia e que se encontra, atualmente, no continente americano, restrito à porção meridional e às montanhas da Cordilheira dos Andes e do leste do Brasil. Outros grupos mais recentes, que alcançaram a América do Sul apenas após a formação do Istmo do Panamá (ou até mesmo derivados de episódios de dispersão a longa distância), também contribuíram com a formação da enorme diversidade florística da América do Sul.² Portanto, percebe-se que a formação histórica da flora atual da América do Sul foi bastante complexa, moldada durante dezenas e até centenas de milhões de anos por elementos florísticos autóctones ou provenientes de outros continentes ao longo de diferentes épocas e fases climáticas. Tendo em vista essas diferentes situações, seria possível estabelecer uma relação entre os padrões de evolução e diversidade dos diferentes grupos de plantas sul-americanos e sua origem espaçotemporal (história biogeográfica)? Quais foram os principais fatores que teriam levado alguns grupos a diversificações explosivas, como a de *Lupinus*, ou à ocupação de diferentes biomas, enquanto outros permaneceram restritos a áreas sujeitas a condições climáticas específicas, com apenas poucas espécies?

Buscando responder a essas perguntas, na próxima seção será discutido como a flora da América do Sul foi afetada pelas mudanças climáticas e paleogeográficas mais relevantes em operação no continente. Nessa escala, os principais eventos de vicariância não estão mais relacionados com os oceanos ou com as barreiras climáticas que separam a América do Sul dos demais continentes. Aqui, eventos como as fases orogenéticas da Cordilheira dos Andes, a formação de bacias sedimentares e as mudanças climáticas associadas a essas mudanças fisiográficas certamente desempenharam papel mais significativo.

Diversificação regional da flora sul-americana | Papel das mudanças geográficas e climáticas

Tomando como exemplo a flora dos Andes, é interessante observar que, em escala intracontinental, também são encontradas evidências de uma contribuição florística mista, proveniente de elementos de diferentes origens. Sklenár *et al.*³¹ sugeriram que a flora dos páramos, formação encontrada acima de 2.800 m de altitude na porção centro-norte dos Andes (Figura 15.1 F), é derivada tanto de elementos tropicais, que teriam desenvolvido estratégias para resistir ao congelamento, quanto de elementos de origem temperada, provenientes de ancestrais do Hemisfério Norte [p. ex., *Draba* (Brassicaceae) e *Lupinus*] ou da flora temperada do sul da América do Sul [p. ex., *Azorella* (Umbelliferae), *Gunnera* e *Oreobolus*].

A Cordilheira dos Andes, localizada ao longo da costa pacífica da América do Sul e composta de três setores latitudinais com diferentes relevos (ver Capítulo 12), é o elemento fisiográfico mais marcante do continente sul-americano. O soerguimento dos Andes seguiu uma progressão do sul ao norte e do oeste ao leste, e as porções norte e centrais intensificaram suas elevações entre 15 e 5 Ma atrás, culminando nas altitudes atualmente observadas⁶ (ver também Capítulo 13). Cada uma das fases de soerguimento dos Andes teve um efeito significativo na evolução biótica da América do Sul, embora essa importância muitas vezes não seja reconhecida. É comum enfatizar apenas o efeito da fase terminal de soerguimento da porção norte dos Andes na diversificação recente de linhagens montanas, sejam elas originárias do Hemisfério Norte, como *Lupinus* e *Hypericum*, ou do Hemisfério Sul, como *Puya* (Bromeliaceae). Como exemplo, em uma análise comparativa de 73 filogenias moleculares datadas de grupos vegetais de vários biomas, a taxa de diversificação média das linhagens dos páramos parece ter sido bem mais alta que as dos demais *hotspots* mundiais de biodiversidade.³² Nos páramos, a maioria dos eventos de especiação (144 dentre 177 documentados na análise) teriam ocorrido durante o Pleistoceno e seriam provavelmente relacionados com ciclos de contração e expansão da área de distribuição das espécies, decorrentes de mudanças climáticas já bem documentadas nos Andes.

De acordo com Antonelli *et al.*²², o efeito do soerguimento dos Andes também foi notável na evolução espaço-temporal de plantas tropicais de terras baixas do norte da América do Sul. Até o Mioceno Médio, as recorrentes transgressões marinhas do Pacífico entre a porção central e norte dos Andes (no Portal dos Andes Ocidentais, ou depressão de Huancabamba, Figura 15.1 O) constituíram importante barreira biogeográfica entre esses dois setores. Somente com o soerguimento desse portal, cerca de 12 Ma atrás, trocas bióticas teriam sido intensificadas. Da mesma maneira, a presença de um enorme sistema lacustre-fluvial na Amazônia Ocidental entre 23 e 7 Ma (denominados de Sistema Pebas e Acre) teria resultado em disjunções entre os Andes e a Amazônia Oriental.^{6,22} Com a subsidência das condições predominantemente aquáticas, várias linhagens teriam sofrido diversificação local⁵ e, a partir de 7 Ma, como consequência da expansão de áreas terrestres na Amazônia Ocidental.

Além de criar *habitats* favoráveis para a diversificação *in loco* de linhagens montanas tropicais e temperadas, a orogênese cada vez mais intensa da Cordilheira dos Andes a partir do Oligoceno-Mioceno levou à formação de uma barreira climática cujo efeito mais significativo foi a expansão de áreas sazonalmente secas da diagonal de formações abertas da América do Sul (ver Capítulo 9) e a formação do Deserto do Atacama. Na porção sul dos Andes, especialmente a partir de 8 Ma atrás (ver Capítulo 13), esse aumento da aridez resultou no desenvolvimento de estepes na Patagônia, da vegetação xérica do Monte, na Argentina (Figura 15.1 J), e da fase hiperárida do Atacama, no Chile (Figura 15.1 K). O efeito que a expansão de biomas áridos teve na evolução dessas regiões pode ser constatado em várias linhagens de plantas, cuja diversificação foi mais intensamente promovida a partir do Mioceno, como as *cactáceas*, *Oxalis* (Oxalidaceae), *Nolana* (Solanaceae) e *Malesherbia* (Malesherbiaceae) (ver Figura 15.2, IV).

Também associado à diagonal de formações abertas da América do Sul, o Cerrado (Figura 15.1 G) tem uma história biótica cuja origem provavelmente remonta a períodos mais secos a partir do Mioceno (ver Capítulo 9). Algumas das linhagens mais características de plantas do Cerrado parecem ter sido originárias de biomas vizinhos por meio de adaptações associadas à tolerância ao fogo.³³ A diversificação posterior dessas linhagens, ocorrida há menos de 4 Ma, já ocorre em um panorama de conservadorismo de bioma, como observado em linhagens de *Mimosa* e *Andira*, ambas leguminosas. A origem mundial dos biomas savânicos parece estar associada ao estabelecimento de gramíneas com mecanismo fotossintético C₄ como elementos dominantes de formações campestres. Acredita-se que o declínio na concentração de CO₂ atmosférico a partir do início do Oligoceno (cerca de 32 Ma atrás) teria impulsionado o surgimento do mecanismo fotossintético C₄, energeticamente mais eficiente que o C₃ em linhagens de gramíneas.³⁴ Da mesma maneira, o surgimento de alguns grupos vegetais suculentos, como as *cactáceas*, parece ter ocorrido concomitantemente ao aumento de ambientes com estresse hídrico nessa mesma época (Oligoceno), embora a diversi-

ficação da maioria das linhagens na família Cactaceae seja estimada como mais recente (Mioceno Superior, entre 10 e 5 Ma atrás). As radiações mais expressivas em Cactaceae foram contemporâneas às documentadas em muitas linhagens andinas e nas Agavaceae mexicanas (outro grupo suculento ligado a *habitats* áridos), assim como parece ter ocorrido, com *Oxalis* e Aizoaceae no sul da África. Desta maneira, esse breve período geológico mais quente e seco, ao levar à expansão mundial de ambientes abertos e secos, propiciou oportunidades ecológicas tanto para linhagens de plantas C_4 quanto para suculentas.¹⁶

O desenvolvimento da diagonal de formações abertas da América do Sul, descrito anteriormente, isolou linhagens mais associadas a áreas úmidas, que agora se encontram restritas aos Andes e ao sul e sudeste do Brasil, como *Araucaria* (Araucariaceae), *Alstroemeria* (Alstroemeriaceae), *Crinodendron* (Elaeocarpaceae), *Escallonia* (Escalloniaceae) e *Myrceugenia* (Myrtaceae). É possível que o evento vicariante que teria levado a essa distribuição disjunta não tenha sido a mudança climática oligoceno-miocênica em si, mas uma transgressão marinha de grande amplitude, ocorrida no Mioceno Médio-Superior, e que foi denominada Mar Paranaense. O Mar Paranaense teria se estabelecido na área correspondente à bacia de antepaís (*foreland basin*) formada a leste da Cordilheira dos Andes, na região atual das terras baixas do Chaco e Pantanal (ver Capítulo 13). Entretanto, é importante ressaltar que a inferência dessa transgressão depende, em grande parte, de evidências indiretas, principalmente estimativas de alterações no nível do mar durante o Mioceno, bem como interpretações biogeográficas da ocorrência de determinados táxons, principalmente foraminíferos. Pela dificuldade de estimar tais mudanças e devido a opiniões distintas na literatura³⁵, ainda é prematuro concluir sobre a extensão máxima dessa transgressão.

A distribuição disjunta remanescente após a regressão do Mar Paranaense (exemplo descrito anteriormente) sugere que as linhagens separadas foram incapazes de se estabelecer em áreas cujas condições climáticas passaram a ser mais áridas. Essas linhagens teriam ficado, portanto, restritas às áreas que permaneceram com as condições climáticas originais ou semelhantes, exemplificando um caso de conservadorismo de nicho. Ao interpretar a estrutura filogenética de determinados táxons, fala-se em linhagens com estrutura filogenética ecológica ou biogeográfica quando é possível prever a proximidade filogenética de determinada espécie a partir de aspectos ecológicos ou dados da sua distribuição geográfica, respectivamente. No contexto da evolução florística da América do Sul, é importante avaliar se os padrões filogenéticos e biogeográficos de determinadas linhagens são ecologicamente conservados ou se há muitas mudanças relacionadas com o nicho ecológico das espécies ao longo do tempo. No caso de linhagens que mostram *conservadorismo filogenético de nicho*, existe uma tendência de que as espécies ocupem o mesmo tipo de nicho *sensu lato* (ou bioma) ao longo de sua história evolutiva. Quando não há esse conservadoris-

mo, existe maior flexibilidade para que ocorram mudanças nos nichos ecológicos ocupados pelas espécies ao longo do tempo evolutivo.³⁶ Quando se busca compreender padrões evolutivos e de diversidade de plantas da América do Sul, muitas vezes a presença ou não de conservadorismo filogenético de nicho é evidente.

No caso das florestas tropicais sazonalmente secas (SDTF, do inglês *seasonally dry tropical forests*), que estão distribuídas em diversos núcleos na América do Sul, muitas linhagens de plantas endêmicas (ou com distribuição lá concentrada) exibem filogenias estruturadas geograficamente. Assim, espécies filogeneticamente próximas tendem a ocupar o mesmo núcleo de SDTF (a Caatinga, por exemplo, Figura 15.1 I) que núcleos mais afastados, que seriam alcançados apenas de maneira episódica via dispersão. Da mesma maneira, como essas linhagens tendem a ter distribuição geográfica confinada ou concentrada nesse bioma, observa-se também conservadorismo filogenético de nicho.³⁷ Em contraste com a ideia do conservadorismo filogenético, a capacidade que algumas linhagens têm de tolerar condições climáticas ou edáficas diferentes pode servir como estímulo à especiação. A diversificação de *Protium* (Burseraceae), gênero com mais de 100 espécies na Amazônia, esteve associada à especialização em solos arenosos e argilosos³⁸, enquanto em *Cedrela* (Meliaceae) foi demonstrada a importância da divergência na tolerância climática entre espécies-irmãs.³⁹ Assim, é ilustrativo comparar grupos de plantas das SDTF, como a tribo Robinieae (Leguminosae, subfamília Faboideae), cuja filogenia exibe alto grau de estruturação geográfica e conservadorismo de bioma, com a situação observada em linhagens de florestas pluviais tropicais, que parecem ter a tendência de apresentar filogenias com baixa estruturação geográfica.³

Na América do Sul, as florestas pluviais tropicais (ou florestas tropicais úmidas) surgiram há pelo menos 58 Ma⁷ e encontram-se atualmente restritas à Amazônia (inclusive o escudo Guiano, Figura 15.1 B e D), terras baixas nas encostas leste da Cordilheira dos Andes, noroeste da América do Sul (Chocó-Darién, Figura 15.1 A), Costa Atlântica do Brasil (Figura 15.1 C) e áreas úmidas em vegetação méssica, como as matas de galeria no Cerrado e no Pantanal. A maior diversificação das linhagens de plantas atuais nessas florestas parece ter ocorrido especialmente ao longo dos últimos 10 Ma, em consonância com a idade estimada de gêneros como *Guatteria* (Annonaceae) e *Inga* (Leguminosae subfamília Mimosoideae), característicos de florestas úmidas. A diversificação de linhagens de plantas epifíticas, como vários grupos de samambaias leptosporangiadas¹⁴ e bromélias, também parece estar associada ao estabelecimento de florestas úmidas na América do Sul. Porém, é importante ressaltar que muitos táxons ainda não foram estudados em detalhe, que padrões de diversificação estimados por meio de filogenias moleculares inexoravelmente omitem linhagens já extintas e que o registro fóssil indica que a biodiversidade florística neotropical era bem mais alta no Eoceno que no período atual.¹⁵

Uma das explicações mais corriqueiras para a elevada diversidade da Floresta Amazônica trata-se do modelo dos Refúgios Pleistocênicos (ver Capítulo 14). Em sua concepção, esse modelo (proposto originalmente para aves)⁴⁰ apresentava duas hipóteses: a primeira estipulava que a maioria das espécies de aves neotropicais teria surgido durante o Pleistoceno, por meio de isolamento de fragmentos florestais em períodos glaciais (secos). Populações confinadas a esses fragmentos teriam se diferenciado tanto com o passar do tempo que, quando houve expansão florestal e os fragmentos se reconectaram em períodos interglaciais (úmidos), já teria sido impossibilitada a troca gênica, refletindo em um processo de especiação alopatrica. A segunda hipótese, que seria complementar, ou uma consequência da primeira, sugeria que esse modelo de especiação teria sido responsável pela grande biodiversidade neotropical.

Ainda está em debate se o modelo dos Refúgios Pleistocênicos atuou de forma significativa na geração da flora amazônica. Prance⁴¹ argumentou que a concentração de espécies de árvores em determinadas áreas de endemismo amazônicas resultou da ação do mecanismo elaborado por Haffer, mas estudos posteriores contestaram essa visão, principalmente por considerarem que os intervalos de tempo envolvidos não seriam suficientemente longos. Além disso, a datação de filogenias moleculares, assim como a análise de padrões de diversidade por meio de registros fósseis, indica que muitos grupos amazônicos tiveram origem pré-pleistocênica.⁶ Entretanto, essas idades não significam que as flutuações climáticas dos últimos 2,6 Ma não possam ter impactado a formação de parte da diversidade amazônica, principalmente na origem da pequena fração das espécies que sobreviveram até hoje, além de ter afetado de maneira significativa os padrões atuais de distribuição.⁴²

Evolução geográfica intraespecífica da flora sul-americana

A cronologia é importante para inferir e distinguir padrões filogeográficos neógenos influenciados pela tectônica e reorganizações paleogeográficas de padrões quaternários mais provavelmente influenciados por mudanças climáticas.⁴² Como já discutido em tópico anterior, eventos históricos mais recentes, como as glaciações pleistocênicas, podem não ter acarretado especiações múltiplas, como previa o modelo dos Refúgios Pleistocênicos, mas devem ter levado a algum grau de diversificação dentro de certas linhagens. Nesse caso, é possível que as marcas desses eventos paleoclimáticos sejam notadas apenas na estruturação genética (distribuição de alelos) e distribuição espacial de populações da mesma espécie ou de espécies próximas. A Filogeografia, ao lidar com essa escala de análise (populacional), baseia-se na análise de diversos marcadores moleculares (plastidiais e nucleares em plantas, contrastando com o amplo uso de DNA mitocondrial em animais), tomados de muitos indivíduos ocorrentes

em diversos sítios ao longo da distribuição de uma espécie. Busca-se com esse método o estabelecimento de redes de haplótipos, que possibilitem vislumbrar padrões de acúmulo de divergência genética nas linhagens da espécie em análise. Os estudos nessa linha têm contribuído para o entendimento da temporalidade e dos fatores ambientais envolvidos na estruturação demográfica de populações de plantas na América do Sul (ver Capítulo 8). Por causa das profundas divisões filogeográficas observadas entre populações de algumas espécies, estima-se que, em muitos casos, exista inclusive uma diversidade críptica ainda não revelada morfológicamente.⁴³

Em uma espécie de cedro, *Cedrela odorata* L. (Meliaceae), ao menos quatro potenciais táxons morfológicamente crípticos foram evidenciados, e formas previamente reconhecidas como ecótipos na América Central poderão, assim, ser elevadas a espécies.⁴⁴ Ademais, observou-se um padrão de divergência filogeográfica ao longo dos Andes e da América Central, sendo nessa última região aparentemente relacionado com mudanças climáticas pleistocênicas. Em outra espécie do mesmo gênero, *C. fissilis* Vell., foram detectadas duas linhagens filogenéticas sul-americanas que habitam florestas estacionais semidecíduais e decíduais de duas regiões geográficas distintas: uma ocidental (da Bolívia ao noroeste do Mato Grosso) e uma oriental (em um arco da Bahia e Minas Gerais até o Rio Grande do Sul e Mato Grosso do Sul).⁴⁵ A divergência entre essas duas linhagens filogeográficas teria ocorrido no Mioceno Superior e Plioceno Inferior, possivelmente mediada por eventos climáticos: a expansão de climas úmidos nesse período teria provocado ruptura das populações ancestrais, provocando ao menos dois refúgios de florestas estacionais secas, um a leste e outro a oeste do domínio atual dos Cerrados. Além disso, o polimorfismo intraindividual encontrado no marcador ITS (do inglês, *Internal Transcribed Spacer*) nessa amostragem sugere que as duas linhagens isoladas de *C. fissilis* podem posteriormente ter se conectado novamente e sofrido hibridação intraespecífica.

Desse modo, o padrão espacial em arco e com estruturação filogeográfica de *Cedrela fissilis*, assim como o de uma espécie de aroeira, *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), e de algumas leguminosas, aponta para a corroboração da hipótese de existência de um arco pretérito contínuo de florestas tropicais sazonalmente secas (SDTF) no centro-sudeste da América do Sul, primeiro proposto como "Arco Pleistocênico", mas que pode ter se estabelecido ainda no Mioceno. Em uma espécie de ipê, *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.), Mattos (Bignoniaceae), Collevatti *et al.*⁴⁶ também encontraram indícios de que as populações de áreas de SDTF seriam hoje relictuais de uma distribuição mais ampla da espécie durante o Último Máximo Glacial (21.000 anos atrás).

Nesse quadro, em que as flutuações paleoclimáticas são invocadas como mecanismos que afetam a diversidade vegetal e padrões de distribuição, tanto em nível intraespecífico como específico, é importante contrastar grupos benefi-

ciados ou prejudicados em cada fase climática. Nas regiões tropicais, os períodos glaciais teriam impactado táxons de florestas úmidas, sobretudo pela redução da pluviosidade (e não da temperatura média), enquanto favoreciam a expansão geográfica de espécies de matas estacionais e formações abertas pela diminuição da disponibilidade hídrica ambiental. Já espécies montanas ou de latitudes maiores podem ter sido geralmente favorecidas pelo resfriamento climático. Em uma análise filogeográfica de espécies próximas de *Petunia* (Solanaceae), que habitam formações campestres do sul e sudeste do Brasil (Figura 15.1 E), Lorenz-Lemke *et al.*⁴⁷ mostraram que poderia ter ocorrido uma expansão geográfica de uma única população ancestral em um dos períodos glaciais quaternários, enquanto nos períodos interglaciais teria havido a fragmentação da distribuição original, levando à diminuição ou à interrupção de fluxo gênico entre as populações isoladas geograficamente, acarretando especiação.

Há também evidências de um papel determinante da heterogeneidade edáfica sobre a diferenciação de populações de espécies arbóreas amazônicas, como no caso dos breus (*Protium* spp., Burseraceae), levando a um padrão atual em que até mesmo cada membro de um par de espécies-irmãs está restrito (especializado) ou a terrenos de areia branca ou de argila. Já em *Symphonia globulifera* L.f. parece ter havido efeito evidente da heterogeneidade altitudinal dos Andes na diferenciação de populações, enquanto na Amazônia a estruturação filogeográfica observada foi baixa.

Estudos na linha da Filogeografia têm, ainda, trazido dados que podem corroborar mecanismos hipotéticos baseados em modelos do impacto da redução de *habitat* sobre as populações que, reduzidas e isoladas umas das outras, acumulam alterações genéticas ao longo do tempo. Como exemplo disso, a redução das áreas florestadas no domínio da Mata Atlântica, com a concomitante deterioração das condições dos fragmentos florestais remanescentes, pode ter provocado decréscimo no nível de cruzamento endógamo em espécies anemocóricas (como *Astronium graveolens* Jacq., Anacardiaceae). Em espécies autocóricas, como *Metrodorea nigra* A.St.-Hil. (Rutaceae), a fragmentação da floresta úmida parece ter provocado efeitos menos notáveis nos atributos genéticos das populações, embora aqui o fluxo polínico possa ter diminuído como resultado do menor número de insetos deslocando-se entre os remanescentes florestais.⁴⁸

Em suma, embora eventos de divergência genética em vários momentos ao longo do Pleistoceno tenham sido reportados nos estudos de muitas linhagens de espécies vegetais sul-americanas, há muitos casos de grupos que parecem ter sofrido ramificações de linhagens em nível intraespecífico em tempos bem mais antigos (sobretudo do Mioceno ao Plioceno). Em muitos casos, tem sido possível relacionar a estruturação genética e filogeográfica nas populações dos grupos de angiospermas estudados com uma história pretérita de distribuição geográfica de espécies florestais sofrendo contrações durante os ciclos glaciais (com clima mais seco), enquanto espécies associadas a ambientes abertos ou secos

parecem ter experimentado expansões nas épocas secas ou expressado respostas bem variadas às oscilações climáticas, suscitando perguntas para um número crescente de estudos. Os resultados já disponíveis mostram um mosaico complexo de padrões filogeográficos nas linhagens de plantas da América do Sul.

Agradecimentos

Agradecemos ao Claudio de Carvalho e ao Eduardo Almeida pelo convite para contribuímos com este capítulo, ao Paulo Eduardo Câmara e ao Paulo Labiak, pelo auxílio com a obtenção de bibliografia, e a dois revisores anônimos. JRP agradece ao CNPq e à FAPESP pelo apoio financeiro. AA agradece financiamento 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 n. 331024).

Referências bibliográficas

- GRAHAM, A. *Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2010.
- ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, v. 60, p. 403-414, 2011.
- HUGHES, C. E. *et al.* Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Bot. J. Linn. Soc.*, v. 171, p. 1-18, 2012.
- FIASCHI, P.; PIRANI, J. R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *J. Syst. Evol.*, v. 47, p. 477-496, 2009.
- HOORN, C.; WESSELINGH, F. *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past*. Hoboken: Wiley-Blackwell, 2010.
- HOORN, C. *et al.* Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, v. 330, p. 927-931, 2010.
- MORRONE, J. J. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, v. 51, p. 467-494, 2006.
- SMITH, N. *et al.* *Flowering Plants of the Neotropics*. Princeton University Press, Princeton University Press, Princeton, 2004.
- STEVENS, P. F. (2001 onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since].
- ANTONELLI, A. *et al.* An engine for global plant diversity: highest evolutionary turnover and emigration in the American tropics. *Front. Genet.*, v. 6, 130, 2015.
- WING, S. L. *et al.* Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *P. Natl. A. Sci.*, v. 106, p. 18627-18632, 2009.
- WILE, P. *et al.* Splendid and Seldom isolated: the paleobiogeography of Patagonia. *Annu Rev. Earth Pl. Sc.*, v. 41, p. 561-603, 2013.
- DAVIS, C. C. *et al.* Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *Am. Nat.*, v. 165, p. E36-E65, 2005.
- SCHUETTPELZ, E.; PRYER, K. M. Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *P. Natl. A. Sci.*, v. 106, p. 11200-11205, 2009.
- JARAMILLO, C. *et al.* Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, v. 311, p. 1893-1896, 2006.
- ARAKAKI, M. *et al.* Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *P. Natl. A. Sci.*, v. 108, p. 8379-8384, 2011.

17. MONTES, C. *et al.* Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science*, v. 348, n. 6231, p. 226-229, 2015.
18. SYTSMA, K. J. *et al.* Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the Southern Hemisphere. *Int. J. Plant Sci.*, v. 165, p. S85-S105, 2004.
19. DONOGHUE, M. J.; MOORE, B. R. Toward an integrative historical biogeography. *Integr. Comp. Biol.*, v. 43, p. 261-270, 2003.
20. DAVIS, C. C. *et al.* High-latitude Tertiary migrations of an exclusively tropical clade: evidence from Malpighiaceae. *Int. J. Plant Sc.*, v. 165, p. S107-S121, 2004.
21. WOLFE, J. A. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 62, p. 264-279, 1975.
22. ANTONELLI, A. *et al.* Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *P. Natl. A. Sci.*, v. 106, p. 9749-9754, 2009.
23. HANSEN, J. *et al.* Target atmospheric CO₂: where should Humanity aim? *Open Atm. Sci. J.*, v. 2, p. 217-231, 2008.
24. SANMARTÍN, I.; RONQUIST, F. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Syst. Biol.*, v. 53, p. 216-243, 2004.
25. GANDOLFO, M. A. *et al.* Oldest known *Eucalyptus* macrofossils are from South America. *Plos One*, v. 6, e21084, 2011.
26. KORALL, P.; PRYER, K. M. Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *J. Biogeog.*, v. 41, p. 402-413, 2014.
27. NICOLAS, A. N.; PLUNKETT, G. M. Diversification Times and Biogeographic Patterns in Apiales. *Bot. Rev.*, v. 80, p. 30-58, 2014.
28. PERRET, M. *et al.* Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Bot. J. Linn. Soc.*, v. 171, p. 61-79, 2013.
29. BEAULIEU, J. M. *et al.* A Southern Hemisphere origin for campanulid angiosperms, with traces of the break-up of Gondwana. *BMC Evol. Biol.*, doi:10.1186/1471-2148-13-80, 2013.
30. BACON, C. D. *et al.* Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *P. Natl. A. Sci.*, v. 112, n. 19, p. 6110-6115, 2015.
31. SKLENÁR, P. *et al.* Tropical and temperate: evolutionary history of Páramo flora. *Bot. Rev.*, v. 77, p. 71-108, 2011.
32. MADRIÑAN, S. *et al.* Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, v. 4, n. 192, 2013.
33. SIMON, M. F. *et al.* Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by *in situ* evolution of adaptations to fire. *P. Natl. A. Sci.*, v. 106, p. 20359-20364, 2009.
34. CHRISTIN, P. A. *et al.* Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grasses. *Curr. Biol.*, v. 18, p. 37-43, 2008.
35. BOLTOVSKOY, E. Ihering's hypothesis in the light of foraminiferological data. *Lethaia*, v. 24, p. 191-198, 1991.
36. CRISP, M. D.; COOK, L. G. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytol.*, v. 196, p. 681-694, 2012.
37. PENNINGTON, R. T. *et al.* Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *P. Natl. A. Sci.*, v. 107, p. 13783-13787, 2010.
38. FINE, P. V. A. *et al.* The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution*, v. 59, p. 1464-1478, 2005.
39. KOECKE, A. V. *et al.* Niche evolution through time and across continents: the story of Neotropical *Cedrela* (Meliaceae). *Am. J. Bot.*, v. 100, p. 1800-1810, 2013.
40. HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, v. 165, p. 131-137, 1969.
41. PRANCE, G. T. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the neotropics. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v. 69, p. 594-624, 1982.
42. RULL, V. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends Ecol. Evol.*, v. 26, p. 508-513, 2011.
43. TURCHETTO-ZOLET, A. C. *et al.* Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Mol. Ecol.*, v. 22, p. 1193-1213, 2012.
44. CAVERS, S. *et al.* Cryptic species and phylogeographical structure in the tree *Cedrela odorata* L. throughout the Neotropics. *J. Biogeog.*, v. 40, p. 732-746, 2013.
45. GARCIA, M. G. *et al.* Molecular evidence of cryptic speciation, historical range expansion, and recent intraspecific hybridization in the Neotropical seasonal forest tree *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 61, p. 639-649, 2011.
46. COLLEVATTI, R. G. *et al.* A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Mol. Ecol.*, v. 21, p. 5845-5863, 2012.
47. LORENZ-MENKE, A. P. *et al.* Diversification of plant species in a subtropical region of eastern South American highlands: a phylogeographic perspective on native *Petunia* (Solanaceae). *Mol. Ecol.*, v. 19, p. 5240-5251, 2010.
48. SCHWARCZ, K. D. *et al.* Genetic diversity in Atlantic Forest trees: fragmentation effects on *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) and *Metrodorea nigra* (Rutaceae), species with distinct seed dispersal strategies. *Bot. J. Linn. Soc.*, v. 164, p. 326-336, 2010.