**De volta ao passado: revisitando a história biogeográfica das florestas neotropicais úmidas e suas conexões**

Back to the past: revisiting the biogeographic history of neotropical rainforests and their connections

Thadeu Sobral-Souza¹ & Matheus S. Lima-Ribeiro²

**¹** Laboratório de Ecologia Espacial e Conversação (LEEC) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Câmpus de Rio Claro

² Laboratório de Macroecologia – Universidade Federal de Goiás (UFG) – Campus Jataí

**Resumo**

A alta diversidade biológica observada nas florestas tropicais úmidas é um fato que intriga pesquisadores ao redor de todo o mundo, principalmente em relação aos processos históricos responsáveis por sua origem e manutenção. Para as florestas úmidas neotropicais não é diferente. Aqui, nós revisitamos as principais hipóteses acerca das origens e modificações sofridas pelas florestas úmidas neotropicais ao longo do tempo, baseando-se em diferentes fontes como estudos paleoclimáticos, de pólen fóssil, filogeográficos, modelos ecológicos e evolutivos, com o objetivo de sintetizar sua história biogeográfica e avançar com o debate acerca de suas conexões e fragmentações pretéritas. As evidências apontam que não existe uma causa única que tenha sido capaz de moldar a biodiversidade desses ambientes. Na realidade, a complexidade parece ser a regra nessa região, com várias hipóteses inferidas e muitas delas específicas para os táxons estudados.   
**Palavras-chave:** biodiversidade, Amazônia, Mata Atlântica, biogeografia, neotrópico.

**Abstract**

The high biological diversity observed in the tropical rainforests is a fact that intrigues researchers around the world, especially about to historical processes responsible for their origin and maintenance. For Neotropical rainforests is no different. Here, we revisited the main hypotheses about the origins and changes in Neotropical rainforests over time, based on different studies as paleoclimatic, fossil pollen, phylogeographic, ecological models and evolution, in order to synthesize its biogeographical history and advancing in debate about its connections and preterit fragmentations. Evidence suggests that there is no single cause able to shape the biodiversity of these environments. In reality, the complexity seems to be the rule in this region, inferred by several hypotheses and many specific for each studied taxonomic group.

**Key-words**: biodiversity, Amazonia, Atlantic Forest, biogeography, Neotropics.

**Considerações Iniciais**

Os altos índices de biodiversidade encontrados nas florestas tropicais úmidas é um fato que intriga pesquisadores ao redor do mundo, principalmente em relação aos processos responsáveis por gerar tal diversidade (Gaston & Blackburn 2000). A essas florestas incluímos aquelas dos Neotrópicos, cujo interesse não é diferente. Atualmente, a Amazônia e a Mata Atlântica são conhecidas globalmente pelos altos índices de diversidade e pelos efeitos antrópicos sofridos como, por exemplo, a modificação da paisagem original. Contudo, nesse cenário ecológico e conservacionista, pouco se discute, ou se considera, sobre a história biogeográfica das florestas neotropicais. A literatura científica contempla diferentes explicações sobre as possíveis causas históricas para origem e manutenção desse padrão atual de biodiversidade. Nesse sentido, aqui nós revisitamos as principais hipóteses acerca das florestas neotropicais, baseando-se em diferentes fontes como estudos paleoclimáticos, de pólen fóssil, filogeográficos, biogeográficos, com o objetivo de sintetizar sua história biogeográfica e avançar com o debate acerca de suas conexões e fragmentações pretéritas.

**2. As Florestas Tropicais: um cinturão verde ao redor do mundo.**

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

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

Embora apresentem tais características atualmente, as florestas tropicais possuíam delimitações geográficas diferentes no passado. Estima-se que a origem das florestas tropicais esteja associada ao supercontinente Gondwana (400Ma), em um período que se formava uma região florestal única e interconectada. Entre 400 e 180 (Ma), com a fragmentação do Gondwana, deu-se início à separação dos cinturões florestais e sucessivos processos vicariantes ocorreram ao longo do tempo. Entretanto, foi somente entre 160 e 50 (Ma), ao longo do Jurássico e Cretáceo, que a Austrália, a América do Sul, a Índia, Madagascar e a África se separaram totalmente fazendo com que florestas tropicais ficassem desconectadas entre si com padrão de distribuição geográfica similar ao atual (Metcalfe 1998). A América do Sul, por exemplo, ficou isolada dos demais continentes por mais de 50 Ma, conectando-se com a América do Norte somente há cerca de 3 milhões de anos atrás (mas veja Hoorn & Flatua 2015, Montes et al. 2015), quando se deu o fechamento total do Istmo do Panamá. O estabelecimento dessa conexão finalizou o “isolamento esplêndido” do continente sul americano (Simpson 1980) e proporcionou um fenômeno biogeográfico conhecido como o Grande Intercâmbio Biótico Americano (Marshal et al. 1982, Webb 1991, 1997). Nesse contato, a fauna e a flora da América do Norte invadiram a região sul-americana e vice-versa, embora de forma assimétrica (Leigth et al. 2014), irradiando-se rapidamente na nova região (Primack & Collet 2005).

A mudança mais drástica sofrida na distribuição geográfica das florestas tropicais ocorreu há aproximadamente 60 milhões de anos, durante o Eoceno. Como dito anteriormente, até essa época as florestas úmidas eram encontras conectadas até latitudes muito mais elevadas do que as que ocorrem hoje, em regiões onde atualmente situa-se a região temperada (Morley 2003, Kissling et al. 2012). A explicação mais plausível para essa mudança repentina na distribuição geográfica das florestas tropicais é remetida aos ciclos climáticos globais. Dados de reconstituição do o nível do mar (Kominz et al. 2008), da concentração de CO2 (Pagani et al. 2005) e da temperatura global (Zachos et al. 2010) no passado demonstram mudanças desses padrões ao longo do tempo. Segundo esses estudos, até o Eoceno as temperaturas globais eram altas com concentração de CO2 atmosférico elevada, fato que propiciava o predomínio de vegetação constituída por plantas C3 – encontradas na sua vasta maioria em regiões com altas temperaturas e sem escassez de água – similar a vegetação florestal atual. Da mesma forma, os dados sugerem que no início do Eoceno (entre 60 - 50 Ma) as temperaturas e concentração de CO2 começaram a diminuir rapidamente propiciando a expansão de plantas C4 – encontradas hoje em regiões de savana. Concidentemente, dados de pólen fóssil indicam que o início da expansão das vegetações savânicas ao redor do mundo ocorreu neste mesmo período geológico (Eoceno) (Behling & Hooghiemstra 2001, Keeley & Rundel 2005, Retallack 2005). Sendo assim, as mudanças climáticas globais foram capazes de causar ciclos de expansões e contrações das regiões florestais ao longo do tempo (Flenley 1998, Morley 2000). Atualmente, existem evidências de que as florestas se contraem durante períodos glaciais e se expandem nos períodos interglaciais, principalmente ao longo últimos 2 Ma, durante o Quaternário (Haffer 1969, Mayle et al. 2004; mas veja evidências contrárias em Colinvaux et al. 2000).

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

**3. As Florestas Neotropicais**

As florestas neotropicais são encontradas em três blocos florestais distintos: o da bacia do rio Amazonas, o da Mata Atlântica e o último que se estende na costa do Pacífico norte até o sul do México (Figura 1B) (Primack & Corlett 2005). Como as florestas da costa do Pacífico estão geograficamente relacionadas com a Amazônia, nós iremos detalhar aqui a história da Amazônia e da Mata Atlântica.

**3.1 Mata Atlântica**

Ao longo da história, a Mata Atlântica recebeu diversas denominações tais como: Floresta Estacional Perinofólia Costeira (Andrade-Lima 1961); Floresta Litorânea (Foury 1968); Floresta Atlântica (Rizzini 1979), dentre outras. Atualmente, segundo o Manual Técnico de Vegetações Brasileira (IBGE 1992), a Mata Atlântica é caracterizada como um conjunto de diferentes fitofisionomias localizadas na região litorânea do Brasil e tem como limite norte o estado do Rio Grande do Norte e o limite sul o estado do Rio Grande do Sul. Contudo, duas fitofisionomias são as mais predominantes nesse bioma: a Mata Atlântica Chuvosa, que se estende da planície litorânea do sul/sudeste até o nordeste brasileiro, e a Mata Atlântica Decidual, que ocorre no planalto continental. A Mata Atlântica Chuvosa possui um clima predominantemente quente e úmido, sem estação definida, enquanto na Mata Atlântica Decidual o clima é sazonal com ocorrência da estação seca entre os meses de abril a setembro (Oliveira-Filho & Fontes 2000, Morellato et al. 2000).

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

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

Durante o Quaternário (últimos 2 Ma), a Mata Atlântica sofreu intensas modificações geográficas como resultado de processos climáticos globais como a mudança no nível do mar e dos regimes de temperatura e pluviosidade (Martin et al. 1980). Contudo, acredita-se que tais mudanças foram desiguais entre as porções norte e sul do bioma. Dados paleoclimáticos e palinológicos sugerem que a região sul da Mata Atlântica se encontra com a delimitação geográfica atual há apenas 3000 mil anos (Behling 1997), enquanto sua delimitação norte é ainda mais recente, datada de 1500 anos (Ledru et al. 2005).

A diferença no tempo de estabilidade geográfica e climática das porções sul e norte da Mata Atlântica sugerem a existência de duas unidades biogeográficas distintas, que possuam histórias evolutivas e geológicas diferentes. Dados paleoclimáticos de Cheng et al. (2013) corroboram essa hipótese uma vez que demonstram modificações desiguais no regime de precipitação e temperatura da porção sul e norte da Mata Atlântica ao longo do LGM (21ka). Da mesma forma, estudos filogeográficos e de história populacional de táxons de pequenos mamíferos (Costa 2003), lagartos (Pellegrino et al. 2005), aves (Cabanne et al. 2007), grandes mamíferos (Tchaicka et al. 2007) e anfíbios (Thomé et al. 2010, Carnaval et al. 2014) convergem para a existência de dois grupos biológicos evolutivamente distintos dentro da Mata Atlântica. Tais diferenças, em sua grande maioria, são atribuídas à barreira geográfica do rio Doce. Essas evidências, de diferentes fontes, reforçam ainda mais a hipótese da existência de duas unidades biogeográficas distintas na Mata Atlântica, a Mata Atlântica do sul e do norte.

**3.2. Amazônia**

A delimitação atual da Amazônia, quanto bioma, é feita pela bacia do Rio Amazonas e engloba territorialmente quatro países da América do Sul: Brasil, Colômbia, Equador e Peru. Estima-se que sua área total seja próxima a 6,3 milhões de km² dos quais 5 milhões são pertencentes ao território brasileiro. Sua delimitação oeste é feita pelos Andes, norte pelo Planalto das Guianas, sul pelo Planalto Central e leste pelo Oceano Atlântico, onde o Rio Amazonas se desemboca (Fish et al. 1998). O clima é predominantemente quente e úmido com temperatura variando pouco ao longo do ano. A temperatura anual média oscila entre 24 e 26ºC, dependendo do local. Já a precipitação média é de 2300 mm/ano, embora existam lugares que chovam mais, como a tríplice fronteira Brasil, Colômbia e Venezuela. A chuva é distribuída ao longo do ano de forma quase igualitária, não existindo estação seca. Embora a precipitação seja constante ao longo do tempo, a origem da chuva na Amazônia varia geograficamente. Na região central, a precipitação é oriunda da penetração de frentes frias da região sul que ao se chocarem com a área úmida (evaporação da água dos rios e evapotranspiração das plantas) resultam em chuva. Já na porção próxima aos Andes, a precipitação é causada pela ascensão orográfica da umidade transportada pela Zona de Convergência Intertropical (Fish et al. 1998, Hoorn & Wesselingh 2010.).

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

Como predito, a delimitação geográfica atual e o regime climático da Amazônia, em partes, são diretamente relacionados a bacia hidrográfica do rio Amazonas. Mas, como esses rios fluíam no passado? Segundo Hoorn et al. (2010), antigamente a Amazônia englobava uma região geograficamente mais ampla que se estendia até o norte do Paraná, em uma área conhecida como região “pan-Amazônica”. Segundo esses autores, essa região começou a se modificar lentamente a partir de 100 milhões de anos, quando América e África se separaram, e a costa oeste sofria eventos tectônicos. Nessa época, a Bacia Amazônica corria no sentido sul-norte e desembocava no lago de Maracaibo na Venezuela, tendo a nascente situada próximo de onde hoje encontra-se o Rio Xingú (Hoorn 1994). Durante o Paleógeno (65- 34 Ma), a parte oeste e norte da “pan-Amazônia” era caracterizada por condições fluviais com alguns entroncamentos marinhos (Roddaz et al. 2010). Já no Neógeno, mais especificamente no Mioceno (23Ma), as modificações se intensificaram e os eventos tectônicos do oeste formaram uma zona de subduçção entre a Placa de Nazca e a Placa Sulamericana que culminou no soerguimento dos Andes, no sentido Sul-Norte ao longo de toda a costa oeste da América do Sul (Mora et al. 2010). A partir do Plioceno (aproximadamente 10 Ma), com os Andes soerguido como conhecemos atualmente, houve uma mudança drástica no regime climático da região; as chuvas se intensificaram e iniciou-se um processo de orogênese e sedimentação da bacia Amazônica (6,8Ma), que culminou na mudança do fluxo da bacia para o lado leste (sentido Atlântico) como é conhecido atualmente (Strecker et al. 2009).

**3.3 Padrões de diversidade e endemismo nas florestas neotropicais. Existe uma explicação única?**

Como citado previamente, a Amazônia e Mata Atlântica possuem histórias geológicas e evolutivas distintas, embora possuam padrões ecológicos atuais similares no que tange às elevadas taxas de diversidade e endemismo. A causa histórica principal que ocasionou o aumento na taxa de diversidade e riqueza desses ambientes ainda é uma incógnita até os dias de hoje, mesmo que alguns autores tenham evocado explicações aos eventos climáticos e geológicos ocorridos no Pleistoceno, hipótese conhecida como Teoria do Refúgio (Haffer 1969, 1997, Vanzolini & Williams 1981, Carnaval et al. 2009). Segundo essa teoria, as oscilações climáticas (ciclos glaciais e interglaciais) pleistocênicas (ocorridas nos últimos 2Ma) ocasionaram diferentes eventos de extinção e recolonização das populações de diferentes espécies que vivem nas florestas neotropicais. Além disso, essa teoria enfatiza que os locais que atualmente possuem elevada taxa de endemismo e riqueza de espécies são considerados refúgios, que não foram impactados negativamente pelo clima, e serviram, portanto, como fonte para a recolonização de outros locais onde as populações foram extintas. Entretanto, essa hipótese, de maneira geral, ainda é amplamente contestada e debatida na literatura uma vez que estudos paleoecológicos demonstram evidências antagônicas (i.e., não houve retração das florestas; Colinvaux et al. 2000, Bush & Oliveira 2006), e ressaltam que eventos geológicos anteriores ao Pleistoceno também podem ser igualmente importantes na explicação da diversidade e endemismo das florestas neotropicais (Rull 2008, 2011, Turchetto-Zolet et al. 2013).

Para a Mata Atlântica, foram propostas três zonas de refúgios que são geograficamente isoladas uma das outras (Carnaval et al. 2009 e Carnaval et al. 2014). O primeiro refúgio, de Pernambuco, está localizado na região norte da Mata Atlântica, ao norte do Rio São Francisco. O segundo refúgio, e o maior em área, localiza-se na Bahia e engloba toda a região central da Mata Atlântica entre o rio São Francisco e o rio Doce. O último é o refúgio de São Paulo, uma pequena área localizada ao sul do rio Doce. Vale a pena ressaltar que esses refúgios foram inferidos baseados em simulações paleoclimáticas que levaram em consideração todo o último ciclo glacial, ou seja, diferentes períodos que iam desde o LGM até os dias de hoje. Outro fato importante, é que os mesmos refúgios foram levantados independente da delimitação geográfica considerada para a Mata Atlântica; seja apenas a Mata Atlântica chuvosa (delimitação mais restrita) ou Mata Atlântica chuvosa e decidual juntas (delimitação mais abrangente). Desde então, a discussão sobre os refúgios da Mata Atlântica está acalorada. Alguns trabalhos demonstram que os refúgios podem não explicar a diversidade de espécies da Mata Atlântica e levantam outras possíveis causas para tal explicação, como o nível do mar, por exemplo (Leite et al. 2016), enquanto outros trabalhos reúnem diversas evidências a favor dos refúgios como explicação dos elevados índices de diversidade populacional e endemismo da Mata Atlântica (Carnaval et al. 2014, Carvalho & Del-Lama, 2015, Raposo do Amaral et al. 2016). Dessa forma, parece não existir uma causa única que explica o padrão de diversidade de espécie da Mata Atlântica e o conhecimento adquirido até hoje ressalta o fato de que existiram diversas causas, especificas, que em conjunto foram capazes de gerar os padrões ecológicos atuais.

Na Amazônia, por sua vez, o debate sobre os refúgios como causa de diversidade foi muito mais acalorado no passado (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1981, Prance 1982, Brown 1987) e atualmente tem perdido força. A diminuição do interesse sobre os refúgios da Amazônia se deu principalmente por conta da inferência de múltiplos refúgios que eram específicos e desconexos para cada grupo taxonômico estudado como: aves (Haffer 1969), lagartos (Vanzolini & Williams 1981) e borboletas (Brown 1987), ou até mesmo em debates teóricos e de revisão como Haffer (1997) e Haffer & Prance (2002). Contudo, como ainda não existe um consenso sobre onde e quais foram os refúgios ou até mesmo sobre a veracidade da existência dos mesmos, os padrões de riqueza, de diversidade e de endemismo da Amazônia, assim como para a Mata Atlântica, também não parecem ter uma explicação única (Colinvaux et al. 2000, Bush & Oliveira 2006). Tanto é verdade, que a complexidade dos eventos históricos na Amazônia também pode ser especulada com fator responsável pelo padrão de biodiversidade atual.

Segundo Hoorn (1993, 2006) os efeitos das variações no nível do mar, no Mioceno, foram evidentes na Amazônia resultando em incursões marinhas, oriundas de ciclos marinhos globais que podem ter sido capazes de gerar elevação e rebaixamento no nível do mar, que resultavam em ciclos de expansões e retrações florestais e mudança na drenagem fluvial que afetaram diretamente a diversidade local. Além das incursões marinhas, inúmeras mudanças no sistema de drenagem fluvial da Amazônia (Hoorn 1994, Hoorn et al. 1995) também foram remetidas como explicações da diversidade biológica atual, tanto é que tal modificação de drenagem parece ser importante para explicar a diversidade de aves na região (Aleixo 2004). Dessa forma, os efeitos dos eventos geológicos mais antigos e das mudanças climáticas mais recentes parecem se complementar como explicação sobre a origem da biodiversidade da Amazônia e demonstram a dificuldade de assumir uma única causa explicativa.

**3.4 Ligações entre Amazônia e Mata Atlântica no passado**

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

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

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

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

Como citado, diferentes fontes demonstram a possibilidade da ligação entre Amazônia e Mata Atlântica no passado recente. Contudo, ainda não se sabia ao certo quais condições climáticas e/ou vegetacionais proporcionaram essas conexões. Nesse sentido, Sobral-Souza et al. (2015) realizaram um estudo para testar a possível origem de tais conexões. Os autores basearam-se em modelos de nicho ecológico e subdividiram as florestas neotropicais em subgrupos biogeográficos distintos: sul e norte da Mata Atlântica, tendo como divisão o rio Doce e, leste e oeste da Amazônia, com o Rio Madeira e Amazonas com barreira. Os autores projetaram a distribuição das florestas para o LGM e inferiram a existência das mesmas três rotas potenciais que ligavam as florestas neotropicais durante períodos glaciais no passado. A primeira ocorreu ao longo da região costeira da Caatinga, a segunda na região do ecótono entre Caatinga e Cerrado e a terceira na região sul do Cerrado, similar aos trabalhos de Por (1992), Costa (2002) e Batalha-Filho et al. (2013). Adicionalmente, os autores evidenciaram que a rota ao longo da costa da Caatinga surgiu pela expansão e deslocamento das condições climáticas da região leste da Amazônia e norte da Mata Atlântica. Por outro lado, a rota central ligou o norte e o sul da Mata Atlântica com o leste da Amazônia, resultou da expansão generalizada do clima da Mata Atlântica, enquanto a rota sul ligou o sul da Mata Atlântica ao oeste da Amazônia como resposta à expansão principalmente das condições climáticas da região sul da Mata Atlântica (Figura 2C). Outro fato interessante é que os autores concluíram a existência dessas três rotas durante o mesmo período de tempo (LGM) enquanto os estudos filogeográficos sugeriam apenas a existência de algumas dessas rotas, nunca as três juntas. Tal fato pode ser explicado pelas tolerâncias fisiológicas das espécies que não permitam o contato por todas as rotas existentes na época.

**4. Considerações finais**

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

**5. Agradecimentos**

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

**6. Referências**

Ab’Saber NA. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. Geomorfologia 53: 1–23.

Adam P. 1992. Australian Rainforests. Oxford University Press.

Aleixo A. 2004. Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of amazonian diversification. Evolution 58: 1303-1317.

Andrade-Lima D & Bigarella JJ. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. In Biological Diversification in the tropics (ed. Prance GT). pp 27-40. Columbia University Press.

Andrade-Lima D. 1961. Tipos de florestas de Pernambuco. Anais da Associação de Geográfos do Brasil 12: 69-75.

Auler AS & Smart PL. 2001. Late quaternary paleoclimate in semiarid Northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems. Quaternary Research 55: 159–167.

Auler AS et al. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. Journal of Quaternary Science 19:693–701.

Batalha-Filho H et al. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. Journal of Ornithology 154: 41–50.

Behling H & Hooghiemtra H. 2001. Neotropical savanna environments in space and time: late Quaternary interhemispheric comparisons. In Interhemispheric climate linkages. Academic Press, 307-323.

Behling H et al. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. Quaternary Science Review 19:981–994.

Behling H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history in the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais (Parana), S Brazil. Review of Paleobotany and Palybology 97: 109-121.

Bigarella JJ et al. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na  
distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciência 47: 411–464.

Brown KSR. 1987. Biogeography and Evolution of Neotropical Butterflies. In Biogeography and Quaternary history in tropical America (T.C. Whitmore & G.T. Prance, eds). Oxford Science Publications, Oxford, p.66-104.

Bush MB & Oliveira PE. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. Biota Neotropica 6: 2006.

Cabanne GS et al. 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. Biological Journal of Linnean Society 91: 73–84.

Cardoso JM et al. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. Conservation Biology 19: 689-694.

Carnaval AC et al. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. Science 323: 785–789.

Carnaval AC et al. 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. Proceedings of Royal Society of London B 281: 20141461.

Carvalho AF & Del-Lama MA. 2015. Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. Journal of Insect Conservation 19: 581–587.

Cheng H et al. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. Nature Communications 4:1411.

Colinvaux PA et al. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. Quaternary Science Reviews 19: 141–169.

Costa LP. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. Journal of Biogeography 30:71–86.

De Oliveira PE et al. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 152: 319–337.

Dirzo R & Raven PH. 2003. Global state of biodiversity and loss. Annual Review of Environment and Resources 28: 137-167.

Fish et al. 1998. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. Acta Amazonica 28: 101-126.

Fjeldså J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older relict species of Andean forest birds: the significance of ecological stable areas. In Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests (ed Churchill SP). pp 89-102. New York Botanical Garden.

Flenley JR. 1998. Tropical forests under the climates of the last 30,000 years. Climatic Change, 39: 177–197.

Fouquet A et al. 2012a. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of D*endrophryniscus*. Molecular Phylogenetics and Evolution 62: 826–838.

Fouquet A et al. 2012b. From Amazonia to the Atlantic forest: molecular phylogeny of Phyzelaphryninae frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. Molecular Phylogenetics and Evolution 65: 547–556.

Foury AP. 1968. As matas do nordeste brasileiro e sua importância econômica. II SUDENE, Boletim de Recursos Naturais 6: 43-65.

Franke CR et al. 2005. Mata Atlântica e Biodiversidade. Edufba.

Gaston KJ & Blackburn TM. 2000. Pattern and Process in Macroecology. BlackWell Publishing.

Haffer J & Prance GT. 2001. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. Estudos Avançados 16: 175-206.

Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131-137.

Haffer J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. Biodiversity and Conservation 6: 451-476.

Hoorn C & Flantua S. 2015. An early start for the Panama land bridge. Science 348: 186-187.

Hoorn C & Wesselingh FP. 2010. Amazonia — landscape and species evolution: a look into the past. Blackwell Publishing Ltd.

Hoorn C et al. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. Geology 23: 237-240.

Hoorn C et al. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, landscape Evolution, and Biodiversity. Science 330: 927-931.

Hoorn C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. Palaeogeography, Palaeoclimatology., Palaeoecology 105: 267 309.

Hoorn C. 2006. Mangrove Forests and Marine Incursions in Neogene Amazonia (Lower Apaporis River, Colombia). PALAIOS 21: 197-209

Hoorn MC. 1994 An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle to Late Miocene, northwestern Amazonia). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 112: 187-238.

IBGE. 1992. Manual Técnico da vegetação Brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências. Rio de Janeiro.

Keeley JE & Rundel PW. 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. Ecology Letters 8: 683-690.

Kissling WD et al. 2012. Cenozoic imprints on the phylogenetic structure of palm species assemblages worldwide. PNAS 109: 7379–7384.

Kominz MA et al. 2008. Late Cretaceous to Miocene sea-level estimates from New Jersey and Delaware coastal plain coreholes. Basin Research 20: 1 - 16.

Lamas G. 1982. A preliminary zoogeographical division of Peru based on butterfly distributions. In Biological Differentiation in the Tropics (ed Prance G). pp 336-357. Columbia University Press.

Ledru MP et al. 2005. Paleoclimate changes during the last 100,000 yr from a record in the Brazilian Atlantic rainforest region and interhemispheric comparison. Quarternary Research 64: 444-450.

Leigh EG et al. 2014. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. Biological Reviews 89: 148-172.

Leite YLR et al. 2016. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. PNAS 113: 1008–1013.

Marshall LG et al. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. Science 215: 1351-1357.

Martin L et al. 1980. Mapa geológico do Quarternário Costeiro do Estado da Bahia. Governo do Estado da Bahia, Secretaria de Minas e Energia.

Mayle FE et al. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. Philosophical Transactions of the Royal Society of London,Series B 359: 499–514.

McGregor GR & Nieuwolt S. 1998. Tropical Climatology: an Introduction to the Climates of Low Latitudes. John Wiley & Sons.

Méio BB et al. 2003. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. Revista Brasileira de Botânica 26: 437–444  
Mori AS. 1989. Eastern, extra-amazonian Brazil. In: Campbell DG, Hammond HD (eds) Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future. New York BotanicalGarden, New York

Metcalfe I. 1998. Palaeozoic and Mesozoic geological evolution of the SE Asian region: multidisciplinary constraints and implications for biogeography. In Biogeography and Geological Evolution of SE Asia (eds. Hall R. & Holloway JD). pp. 25– 41. Backhuys Publishers.

Montes et al. 2015. Middle Miocene closure of the Central American Seaway. Science 348: 226-229.

Mora A et al. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. In Amazonia, Landscape and Species Evolution (eds Hoorn C, Wesselingh FP). pp 38-60. Wiley Press.

Morellato LPC et al. 2000. Phenology of Atlantic Rainforest trees: a comparative study. Biotropica 32: 811-823.

Morley RJ. 2000. Origin and Evolution of Tropical Rainforests. Wiley.

Morley RJ. 2003. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics 6: 5–20.

Morrison JC et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on Earth. BioScience 51: 933-938.

Myers N. 2003 Biodiversity hotspots revisited. BioScience 53: 916–917.

Oliveira-Filho AT & Fontes MAL. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. Biotropica 32:793-810.

Olson DM et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on Earth. Bioscience 51:933–938.

Pagani M et al. 2005. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. Science 309: 600–603.

Pellegrino KCM et al. 2011. Molecular phylogeny, biogeography and insights  
into the origin of parthenogenesis in the neotropical genus Leposoma (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. Molecular Phylogenetics and Evolution 61: 446–459.

Por FD. 1992. Sooretama. The Atlantic Rain Forest of Brazil. SPB Academic Publishing, The Hague

Prance GT. 1982. Biological Diversity in the Tropics. Columbia University Press, New York.

Primack R & Corlett R. 2005. Tropical Rain Forests. Na Ecological and Biogeographical Comparison. Blackwell Publishing.

Rahbek C & Graves GR. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. PNAS 98: 4534-4539.

Raposo do Amaral F et al. 2016. The “Atlantis Forest hypothesis” does not explain Atlantic Forest phylogeography.  PNAS 114: E2097–E2098

Retallack GJ. 2005. Pedogenic carbonate proxies for amount and seasonality of precipitation in paleosols. Geology 33: 333-336.

Rizzini CT. 1979. Tratado de Fitogeografia do Brasil. Ed. USP.

Roddaz M et al. 2010. Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. In Amazonia, Landscape and Species Evolution (eds Hoorn C, Wesselingh FP). pp. 61–8. Wiley Press.

Rull V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. Molecular Ecology 17: 2722-2729.

Rull V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. Trends in Ecology and Evolution 26: 508–513.

Salgado-Labouriau ML. 1994. História ecológica da Terra. Ed. Edgard Blücher.

Simpson BB. 1980. Splendid isolation: the curious history of South American mammals. Yale University Press.

Sobral-Souza et al. 2015. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. Evolutionary Ecology 29:643–655

Strecker MR et al. 2009. Does the topographic distribution of the central Andean Puna Plateau result from climatic or geodynamic process. Geology 37, 643-646.

Tchaicka L et al. 2007. Phylogeography and population history of the crabeating fox (Cerdocyon thous). Molecular Ecology 16: 819–838.

Thomé MTC et al. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. Molecular Phylogenetics and Evolution 55: 1018–1031.

Turchetto-Zolet AC et al. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. Molecular Ecology 22: 1193–1213.

Vanzolini PE & Williams EF. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. Papeis Avulsos de Zoologia 34: 251 –255.

Vilela RV et al. 2009. The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), based on molecular and karyologic data. BMC Evolutionary Biology 9: 29.

Walsh RPD & Newbery DM. 1999. The ecoclimatology of Danum, Sabah, in the context of the world’s rainforest regions, with particular reference to dry periods and their impact. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences 354: 1869–1883.

Wang XF et al. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. Nature 432: 740–743.

Webb SD. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. Paleobiology, 17: 266-280.

Webb SD. 1997. The great American faunal interchange. In Central America: a Natural and Cultural History (ed. Coates AG). pp. 97–122.Yale University Press.

Whitmore TC. 1987. Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago. Clarendon Press.

Willis O. 1992. Zoogeographical origins of eastern brazilian birds. Ornithologia Neotropical 3: 1–15.

Zachos JC et al. 2010. Tempo and Scale of Late Paleocene and Early Eocene Carbon Isotope Cycles: Implications for the Origin of Hyperthermals 2.  Earth Planetary Science Letter 299: 242–249.

**7. Figuras**

****

**Figura 1.**  Distribuição das florestas tropicais úmidas, modificado de Olson et al. 2001. **A** - Distribuição geográfica global atuale **B** – distribuição das florestas úmidas na América do Sul.



**Figura 2**. Distribuição geográfica das florestas neotropicais úmidas. **A** – Ligações entre Amazônia e Mata Atlântica hà 21.000 anos (LGM) propostas por Por (1992) e Costa (2003). **B** - Ligações propostas por Batalha-Filho et al. (2013). **C** - Ligações inferidas por Sobral-Souza et al. (2015). A distribuição atual das florestas em A e B segue as ecoregiões propostas por Olson et al. 2001. A distribuição passada (LGM) em **C** foi inferida por Sobral-Souza et al. (2015) usando modelos de nicho ecológico.