

## História, Biogeografia e Biodiversidade

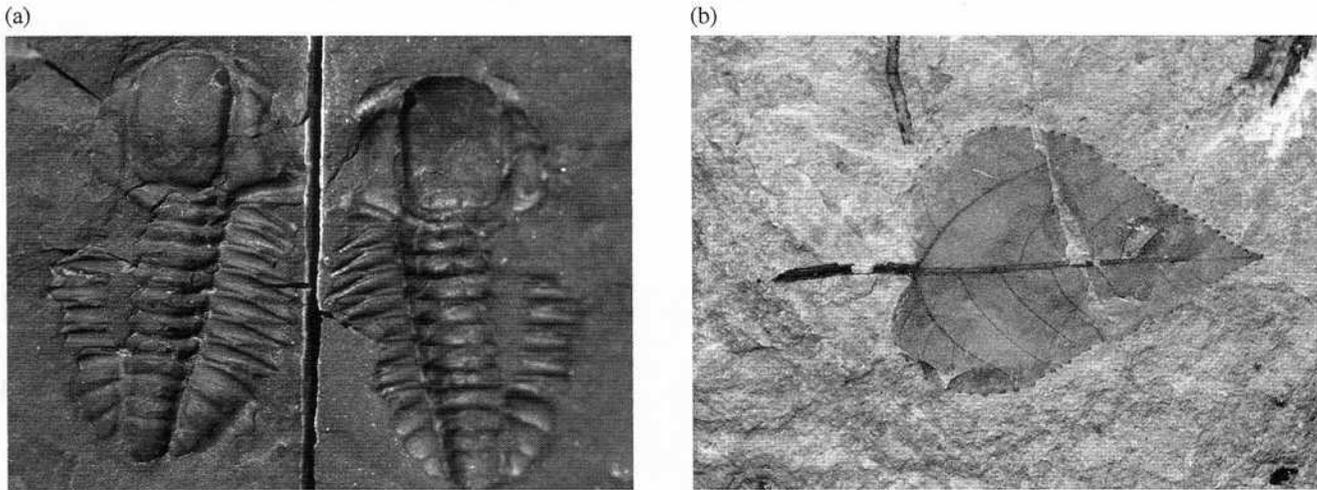


No Capítulo 20, vimos que o número de espécies numa ilha pequena depende do *pool* regional de colonizadores potenciais bem como dos processos locais, tais como a seleção de espécies e as interações entre espécies. Assim, a estrutura e a composição das comunidades locais dependem do contexto geográfico mais amplo. Também sabemos que a adaptação às mudanças ambientais exige uma evolução de centenas ou milhares de gerações. Assim, os ambientes passados proporcionam o cenário histórico para a evolução das populações e a diversificação das espécies nas regiões.

A origem e a manutenção da biodiversidade da Terra é uma das questões centrais da ecologia. Compreender a história e a geografia da biodiversidade nos ajuda a compreender o papel dos sistemas ecológicos dos processos de macroescala responsáveis pela geração das espécies nas regiões. Estamos vivendo num tempo de máxima riqueza de espécies de toda a Terra? Ignorando o efeito das atividades humanas, o número de espécies continuaria a aumentar no futuro? Se o passado retém a chave para o futuro, para não mencionar nossa compreensão do presente, então os ecólogos devem prestar atenção às lições da história.

Muitos grupos de organismos deixaram registros fósseis, embora fragmentados, nas rochas sedimentares próximas à superfície da Terra (Fig. 21.1). Estes fósseis sugerem que, durante os últimos 600 milhões de anos, um período que cobre a maior parte da evolução dos organismos multicelulares, o tamanho dos *pools* de espécies regionais tem variado consideravelmente. Em algumas épocas, eles aumentaram através da diversificação biológica; em outras declinaram, às vezes abruptamente, por causa de eventos catastróficos ou competição de formas de vida recém-evoluídas. Até onde as comunidades locais refletem o *pool* de espécies regionais, devemos questionar se os sistemas ecológicos em qualquer tempo de fato atingiram um equilíbrio.

A interpretação do registro fóssil também sugeriu causas históricas para a alta riqueza de espécies nos trópicos. De acordo com uma hipótese, as condições tropicais surgiram na superfície da Terra mais cedo do que nos ambientes mais frios, dando tempo para a evolução de uma variedade maior de plantas e animais tropicais. Uma versão desta "hipótese do



**FIG. 21.1** Os fósseis de animais e plantas revelam a história da biodiversidade. Fotografia (a) por Newman & Flowers/Photo Researchers; fotografia (b) por James L. Amos/Photo Researchers.

tempo” foi estabelecida desde 1878 pelo naturalista inglês Alfred Russel Wallace, codescobridor com Darwin da teoria de evolução pela seleção natural:

A zona equatorial, em resumo, nos apresenta o resultado de um desenvolvimento de formas orgânicas comparativamente contínuo e ininterrupto, enquanto nas regiões temperadas deve ter havido uma série de interrupções periódicas e extinções de natureza mais ou menos desastrosa, necessitando do reinício do trabalho de desenvolvimento em certas linhagens de novo e de novo. Em uma, a evolução teve boas oportunidades; em outra, ela teve dificuldades incontáveis através do seu caminho. As regiões equatoriais são então, olhadas do ponto de vista de sua história passada e presente, um mundo mais antigo do que aquele representado pelas zonas temperadas, um mundo no qual as leis que governam o desenvolvimento progressivo da vida têm operado comparativamente com poucas interrupções através das incontáveis eras, e resultaram naquelas maravilhosas excentricidades de estrutura, furição e instinto — aquela rica variedade de cores, e aquela linda harmonia equilibrada de relações que nos deleita e nos surpreende nas produções animais de todos os países tropicais (A. R. Wallace, *Tropical Nature and Other Essays*, Macmillan, New York and London).

Como a zona tropical envolve a Terra pelo equador — o ponto mais largo do planeta — as latitudes tropicais incluem mais áreas, tanto de terra quanto de mar, do que as latitudes polares e temperadas. Apenas por esta razão, não deveria ser uma surpresa as regiões nos trópicos abrigarem mais espécies do que as de tamanho semelhante nas zonas temperadas ou boreais. Durante a parte inicial da era Cenozoica, 65–35 milhões de anos atrás, o clima da Terra era muito mais quente do que é agora, e os ambientes tropicais e subtropicais se estendiam até o Canadá e a Rússia, espremendo as zonas temperadas e boreais em áreas menores e mais próximas dos polos. Durante os últimos 35 milhões de anos, o clima da Terra tornou-se mais frio e mais seco, e os ambientes tropicais retrocederam.

Tanto as altas quanto as baixas latitudes sofreram drásticas flutuações no clima, particularmente durante a era do gelo dos últimos dois milhões de anos. As regiões temperadas e polares testemunharam a expansão e a retração das geleiras, que fizeram grandes zonas de *habitats* se deslocarem geograficamente e, possivelmente, desaparecerem. Os períodos de expansão glacial foram acompanhados de uma baixa precipitação e reduzidas temperaturas nos trópicos. Pensa-se que a floresta pluvial amazônica, que hoje cobre a maior parte da vasta bacia do Rio Amazonas, deve ter ficado repetidamente restringida aos pequenos e isolados refúgios durante os períodos de seca relacionados com a expansão glacial no norte. A restrição e a fragmentação do *habitat* de floresta pluvial pode ter causado a extinção de muitas espécies; inversamente, o isolamento de populações nos fragmentos de floresta pluvial pode ter facilitado a formação de novas espécies.

## CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A vida tem se desenvolvido por milhões de anos do tempo geológico
- A deriva continental influencia a geografia da evolução
- As regiões biogeográficas refletem o isolamento evolutivo de longo prazo
- A mudança do clima influencia as distribuições de organismos
- Organismos em ambientes semelhantes tendem a convergir em forma e função
- Espécies intimamente aparentadas apresentam tanto convergência quanto divergência nas distribuições ecológicas
- A riqueza de espécies em ambientes semelhantes normalmente falha em convergir entre regiões diferentes
- Os processos em macroescalas geográficas e temporais influenciam a biodiversidade

A Terra proporciona um pano de fundo em eterna mudança para o desenvolvimento das comunidades biológicas. Os milhões de anos da história da Terra incluem mudanças no clima e outras condições físicas, rearranjos dos continentes e bacias oceânicas, crescimento e desgaste das cadeias de montanhas, impactos catastróficos com corpos extraterrestres, e uma evolução contínua de formas de vida. A história de vida se revela a nós por si só no registro geoquímico dos ambientes passados, nos traços fósseis deixados por táxons há muito extintos, e nas distribuições geográficas e relações evolutivas das espécies vivas.

A consequência mais óbvia da história da Terra é a distribuição heterogênea de formas de animais e plantas sobre a superfície da Terra. A Austrália, por exemplo, tem muitas formas únicas — coalas, cangurus e árvores de eucalipto (Fig. 21.2) — por causa de seu longo isolamento como uma ilha continental circundada por barreiras oceânicas à dispersão dos organismos terrestres. Todas as partes da Terra têm sua própria fauna e flora distintas. Mesmo as grandes bacias oceânicas, interconectadas como o são por corredores contínuos de água, têm biotas parcialmente diferenciadas, isoladas por milhões de anos por barreiras ecológicas de temperatura e salinidade.



**FIG. 21.2** A Austrália tem muitos animais e plantas terrestres únicos. Fotografados aqui estão (a) folhas e (b) flores da espécie do *Eucalyptus*, (c) a inflorescência de uma espécie de *Banksia* e (d) um canguru-vermelho (*Macropus rufus*). Estas formas de vida distintas evoluíram no isolamento da Austrália e não são encontradas em nenhuma outra parte da Terra. Fotografias de R. E. Ricklefs.

A estrutura e o funcionamento dos organismos refletem sua ancestralidade tanto quanto o faz o ambiente local. Por exemplo, o modo marsupial de reprodução (envolvendo, entre outras características, um nascimento antecipado e subsequente desenvolvimento do filhote numa bolsa) é unicamente uma propriedade da linha evolutiva dos mamíferos marsupiais. Não é o resultado de características ecológicas únicas do continente da Austrália, onde os marsupiais agora são mais diversos. Os biólogos se referem a tais características compartilhadas por uma linhagem, a despeito dos fatores ambientais, como **efeitos filogenéticos**. Estes efeitos refletem a inércia da evolução — a ausência de mudança de alguns atributos em face da mudança no ambiente.

Os ecólogos reconhecem que os efeitos filogenéticos podem influenciar os sistemas ecológicos, embora isto seja difícil de demonstrar experimentalmente. Imagine se as plantas e os animais da Austrália fossem substituídos por um número semelhante de táxons de outras regiões com climas semelhantes, talvez o sudoeste e o meio oeste dos Estados Unidos. Os novos sistemas funcionariam da mesma maneira como os daqueles substituídos, e seriam os níveis de produtividade biológica e respostas às perturbações ambientais semelhantes?

A história e a geografia também refletem a diversificação das espécies. Cada região da Terra tem uma história diferente, e cada história tem efeitos que se estendem até as comunidades locais, de forma que cada região tem um nível único de diversidade de espécies. Neste capítulo, examinaremos primeiro brevemente alguns processos históricos que têm moldado a distribuição e o desenvolvimento dos sistemas ecológicos. Então examinaremos o princípio da convergência, que estabelece que habitantes de ambientes semelhantes com origens históricas distintas normalmente se assemelham uns aos outros e se adaptam a fatores ecológicos semelhantes. Este princípio pode também ser aplicado à diversidade das comunidades biológicas. Veremos que a história e a biogeografia têm de fato influenciado o caráter das comunidades locais e representado um papel importante no desenvolvimento dos padrões da diversidade.

## A vida tem se desenrolado por milhões de anos do tempo geológico

A Terra se formou há cerca de 4,5 bilhões de anos, e a vida surgiu dentro de seu primeiro bilhão de anos. Por grande parte da história da Terra, as formas de vida permaneceram primitivas. As condições físicas na superfície da Terra e os sistemas ecológicos que se desenvolveram eram fantásticamente diferentes dos do presente. A atmosfera tinha pouco oxigênio, e os primeiros micróbios usaram estritamente um metabolismo anaeróbico. De fato, não foi até que os micróbios fotossintetizadores se desenvolvessem, e começassem a produzir oxigênio como um subproduto de seu metabolismo, que os níveis de oxigênio na atmosfera começaram a crescer. Em grande parte, a vida criou o seu próprio ambiente. Em algum ponto, a concentração atmosférica de oxigênio se tornou alta o bastante para sustentar um metabolismo oxidativo e tornar possível para as formas de vida mais complexas evoluir.

A célula eucariótica, que é o bloco de construção básico de todos os organismos complexos modernos, é um produto do último bilhão de anos em evolução. Nós mal tocamos a ponta do *iceberg* dos registros do desenvolvimento inicial dos animais multicelulares, porque a maioria das formas ancestrais de vida

não possuíam esqueletos duros ou conchas que se fossilizassem mais prontamente. Grande parte das evidências das formas iniciais de vida complexa consistem em rastros e covas na lama nas quais viveram.

Tudo isto mudou cerca de 540 Maa (milhões de anos atrás), quando a maioria dos modernos filos dos organismos invertebrados subitamente aparecem no registro fóssil. Os equinodermos, artrópodes, moluscos e braquiópodes surgiram nos oceanos naquela época, assim como o fizeram outras formas de vida — experimentos evolutivos, assim por dizer — que não se encontram mais entre nós (Fig. 21.3). Ninguém sabe com certeza por que os animais começaram a se proteger com conchas duras ou exoesqueletos naquele momento da história, mas os paleontólogos olham seu surgimento como o início da vida na sua forma moderna. O intervalo entre o momento crítico e o presente, ocupando cerca de um oitavo da história total da Terra, foi dividido em três grandes eras, com diversos períodos e épocas alinhados dentro delas.

As divisões no tempo geológico coincidem com as mudanças na fauna e na flora da Terra que são facilmente percebidas do registro fóssil. A primeira grande divisão, a era Paleozoica (o nome significa “animais velhos”), estende-se desde a primeira aparição de animais com esqueletos duros de 542 Maa até o evento de maciça extinção no fim do período Permiano, 251 Maa. A era Mesozoica (“animais do meio”, também conhecida como a Era dos Répteis, em homenagem aos animais que dominavam a Terra naquela época), estendeu-se de 251 a 65 Maa. Seu fim também coincidiu com a extinção maciça de táxons inteiros de animais, incluindo os dinossauros. Estamos vivendo na era Cenozoica (“animais recentes”, também conhecida como Era dos Mamíferos), que se estende de 65 Maa até o presente. O tempo do início da era Cenozoica até o início da Era do Gelo, 2 Maa, é normalmente chamado de período Terciário.

A maioria dos tipos de organismos presentes durante a era Paleozoica já se foram. A era Mesozoica foi o tempo da evolução inicial de muitos grupos contemporâneos proeminentes, como as plantas com flores, os mamíferos e os insetos modernos, mas a maioria da biodiversidade contemporânea é produto do passado recente. A diversificação evolutiva da vida continuou



**FIG. 21.3** Muitos habitantes dos mares no início da era Paleozoica tinham conchas exteriores duras. Esta reconstrução mostra diversos invertebrados representando esponjas, vermes segmentados e artrópodes, bem como muitas formas que não deixaram descendentes nas faunas posteriores. Pintura de D. W. Miller; de D. Erwin, J. Valentine e D. Jablonski, *Am. Sci.* 85(2):126–137 (1997).

ininterruptamente, para a maioria, durante os últimos 65 milhões de anos da era Cenozoica, o tempo mais relevante para os sistemas ecológicos contemporâneos.

## A deriva continental influencia a geografia da evolução

A superfície da Terra não tem descansado através de sua história. Os continentes são ilhas de rocha de baixa densidade flutuando sobre o material mais denso do interior da Terra. As gigantescas correntes de convecção no material semiderretido do manto subjacente carrega os continentes como gigantescas toras de madeira na superfície do oceano. Algumas vezes, no passado, os continentes coalesceram, em outros períodos se separaram. Este movimento de massas ao longo da superfície da Terra, chamado de **deriva continental**, tem duas consequências importantes para os sistemas ecológicos. Primeiro, as posições dos continentes e das grandes bacias oceânicas influenciam profundamente os padrões climáticos. Segundo, a deriva continental cria e quebra barreiras à dispersão, alternativamente conectando e desconectando biotas em evolução em diferentes regiões da Terra.

Mais para o fim da era Paleozoica, cerca de 250 Maa, os continentes se juntaram numa gigantesca massa conhecida como **Pangeia** (Fig. 21.4). Por volta de 150 Maa, Pangeia separou-se numa massa de terra do norte, conhecida como **Laurásia**, e uma no sul, conhecida como **Gondwana**, com o Oceano Tétis no es-

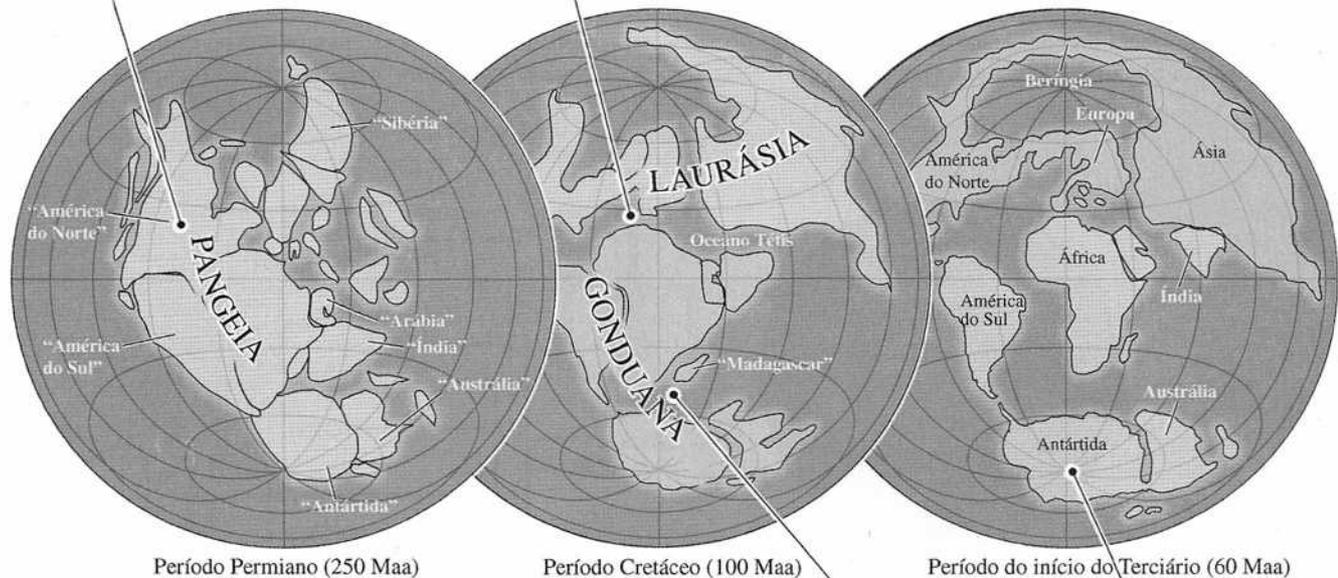
paço entre elas. Cerca de 100 Maa, Gondwana ela própria começou a se quebrar em três partes: Gondwana do Oeste, incluindo as atuais África e América do Sul, as quais estavam, elas próprias, começando a se separar; Gondwana do Leste, incluindo a Antártida e a Austrália; e a Índia, que tinha se separado da atual África e foi derivando em direção a uma colisão com a Ásia, que finalmente ocorreu cerca de 45 Maa.

Pelo fim da era Mesozoica (65 Maa), a América do Sul e a África já estavam completamente separadas. A conexão entre a Austrália e a América do Sul através da Antártida temperada finalmente se dissolveu 50 Maa. Aproximadamente cerca da mesma época, no Hemisfério Norte, o oceano Atlântico se expandindo separou a Europa e a América do Norte, mas uma ponte de terra já tinha se formado 70 Maa no outro lado do mundo, entre a América do Norte e a Ásia. Os eventos mais recentes de significância foram o fechamento do Oceano Tétis, pela união da Europa e África cerca de 17 Maa, e a completação da ponte de terra entre as Américas do Sul e do Norte, 3–6 Maa.

Os movimentos continentais afetaram profundamente o clima bem como a biogeografia. A Austrália, por exemplo, derivou em direção ao norte através de diferentes zonas climáticas, movendo-se de um clima mais úmido e mais temperado no fim do Mesozoico para sua zona climática dos dias atuais, principalmente subtropical e árida. Numa escala maior, as posições mutantes dos continentes alteraram os padrões de circulação dos oceanos e da distribuição do calor através da superfície da Terra. No início da era Cenozoica, a Antártida derivou para o Polo Sul, e o

Cerca de 250 Maa, a maioria das massas terrestres estavam juntas num único continente gigante chamado Pangeia.

Por volta de 150 Maa, a Pangeia tinha se separado em duas massas de terra, Laurásia e Gondwana, separadas pelo Oceano Tétis.



Período Permiano (250 Maa)

Período Cretáceo (100 Maa)

Período do início do Terciário (60 Maa)

Cerca de 100 Maa, Gondwana estava se dividindo.

Por volta de 60 Maa, a Antártida estava se movendo em direção ao Polo Sul e foi quase totalmente circundada por água.

**FIG. 21.4** As posições dos continentes mudaram ao longo do tempo geológico. No fim da era Paleozoica, cerca de 250 Maa, os continentes formavam uma única massa de terra, conhecida como Pangeia. A deriva subsequente dos continentes até suas posições atuais isolou as biotas das regiões biogeográficas distintas. Segundo E. C. Pielou, *Biogeography*, Wiley, New York (1979).

oceanos Ártico se tornou quase todo cercado pela América do Norte e Eurásia, causando temperaturas mais frias nas altas latitudes. A separação da Antártida da Austrália e da América do Sul estabeleceu uma corrente oceânica circumpolar em torno da Antártida e esfriou ainda mais a região. A formação do istmo do Panamá, cerca de 3 Maa, finalmente fechou o movimento de água entre o Pacífico tropical e o Atlântico.

## As regiões biogeográficas refletem o isolamento evolutivo de longo prazo

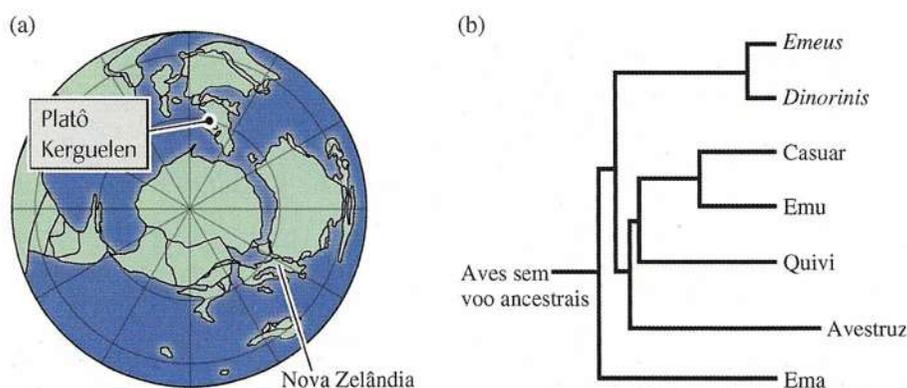
Muitos detalhes da deriva continental ainda precisam ser resolvidos, particularmente em áreas complicadas como a do Mar do Caribe, a Australásia e a região do golfo do Mar Mediterrâneo-Persa. Contudo, a história das conexões entre os continentes persiste nas distribuições de animais e plantas. Temos apenas que olhar para a distribuição das aves ratitas sem voo para ver a conexão entre os continentes do sul que formavam Gondwana. Os emus e os casuares na Austrália e Nova Guiné, as emas na América do Sul, os avestruzes na África e os extintos moas da Nova Zelândia, todos descendem de um ancestral comum que habitava Gondwana antes de ela se dividir (Fig. 21.5). A separação de uma população ancestral amplamente distribuída pela deriva continental, ou alguma outra barreira à dispersão, é denominada **vicariância**.

As distribuições de animais levaram Alfred Russel Wallace a delinear seis grandes regiões zoogeográficas, que são reconhecidas até hoje (Fig. 21.6). Agora sabemos que estas regiões correspondem às massas de terra isoladas há muitos milhões de anos pela deriva continental. Durante o processo de isolamento, os animais e as plantas em cada região desenvolveram características distintas, independentemente das mudanças evolutivas em outras regiões. Os botânicos reconhecem seis grandes regiões biogeográficas com limites que coincidem muito proximamente com os das regiões zoogeográficas. Além disso, os botânicos distinguem a flora incomum da região do Cabo na África do Sul como a Província Florística do Cabo.

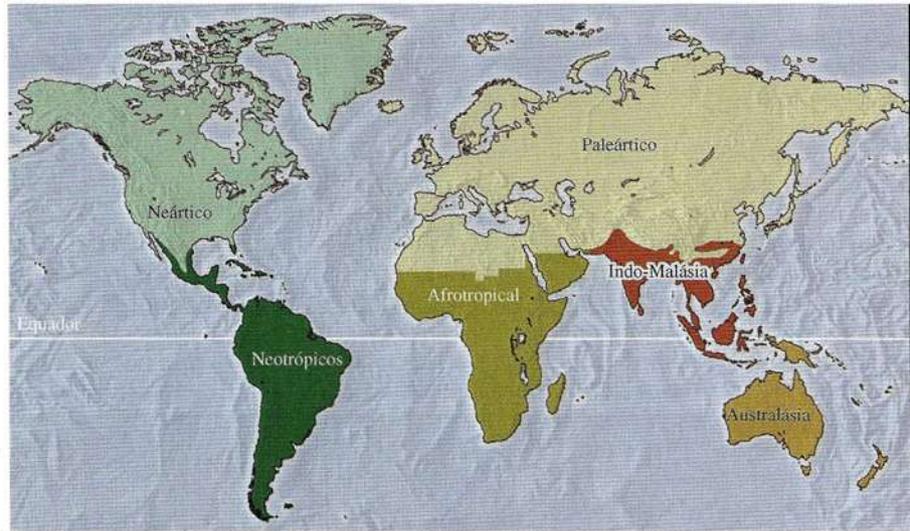
As **regiões Neártica e Paleártica**, correspondendo aproximadamente à América do Norte e à Eurásia, respectivamente, mantiveram conexões ao longo do que é hoje a Groenlândia ou o Estreito de Bering entre o Alasca e a Sibéria durante a maior parte dos últimos 100 milhões de anos. Consequentemente, estas duas áreas compartilham muitos grupos de animais e plantas. As florestas europeias parecem semelhantes aos viajantes da América do Norte, e vice-versa; poucas espécies são as mesmas, mas ambas as regiões têm representantes de muitos dos mesmos gêneros e famílias.

Os continentes do Hemisfério Sul, incluindo a África (a **Região Afrotropical**, ou *Região Etiopiana*), a América do Sul (a **Região Neotropical**, incluindo a América Central e as West Indies tropicais) e a Austrália e a Nova Guiné (a **Região Australasiana**), passaram por longas histórias de isolamento do resto do mundo terrestre, durante os quais muitas formas distintas de vida se desenvolveram. Por exemplo, uma linhagem distinta de mamíferos, denominada Afrotéria, evoluiu e se diversificou no continente da África enquanto estava isolada de outras massas de terra entre 100 e 20 Maa. Este grupo inclui, entre os mamíferos vivos, os elefantes e os musaranhos-elefantes, tanques, porcos-da-terra, híraces e peixes-boi. Após a África ter derivado em direção ao norte para se conectar com as massas de terra da Eurásia, os elefantes se dispersaram para outras regiões do mundo, incluindo América do Norte (mamutes e mastodontes). Naturalmente, outras espécies de animais se moveram na outra direção, para povoar a África com primatas, carnívoros, ungulados e roedores.

A **Região Indomalásia**, ou *Região Oriental*, compreende a biota do sudeste da Ásia e Índia, que estavam isolados das áreas tropicais da África e da América do Sul. Como poder-se-ia esperar, a Ásia temperada (Paleártica) e a tropical (Indomalásia) têm afinidades mais próximas do que a América do Norte temperada (Neártica) e a América do Sul trópica (Neotropical) por causa da conexão contínua de terra entre elas. De fato, as flores temperadas da Ásia contêm uma alta percentagem de espécies de árvores descendentes das áreas tropicais, enquanto as da Amé-



**FIG. 21.5** As linhagens das aves ratitas estavam separadas pela fragmentação de Gondwana. (a) O Hemisfério Sul, 80 Maa, mostrando as posições das massas de terra à medida que Gondwana se separava. (b) Os ancestrais das aves ratitas uma vez ocuparam a área através da massa de terra contínua de Gondwana. As relações evolutivas destas aves sem voo têm sido construídas das sequências de DNA, incluindo um DNA "ancestral" obtido dos fósseis dos moas extintos da Nova Zelândia. As emas se isolaram cerca de 89 Maa com a separação da América do Sul de Gondwana. A formação de três linhagens levando a (1) moas (*Emeus* e *Dinorinis*), (2) emu, casuares e quivis, e (3) avestruzes ocorreu cerca de 82 Maa com a separação da Nova Zelândia de Gondwana. Os quivis aparentemente chegaram lá mais tarde por dispersão sobre a água. Os avestruzes devem ter saltado das ilhas ao longo do Platô Kerguelen (agora em sua maior parte embaixo da água), da Índia e de Madagascar até a África. Segundo A. Cooper et al., *Nature* 409:704-707 (2001).



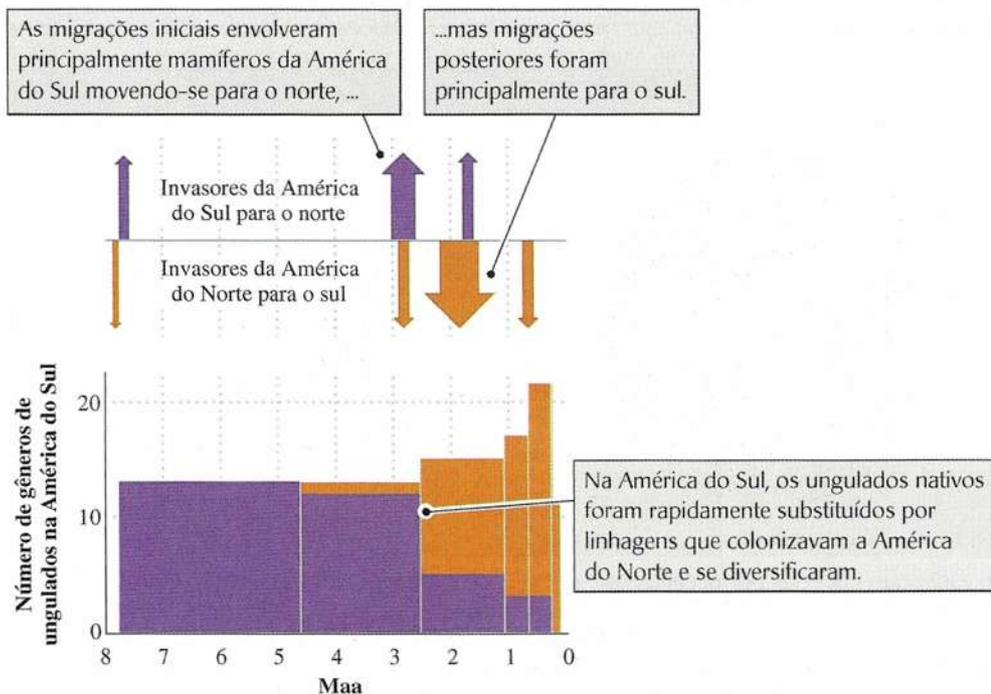
**FIG. 21.6** As grandes regiões zoogeográficas da Terra estão baseadas na distribuição dos animais. Este esquema, que é amplamente aceito hoje, originou-se de Alfred Russel Wallace, em 1876. As regiões biogeográficas baseadas nas distribuições de plantas são semelhantes.

rica do Norte temperada têm poucas dessas espécies (entre aquelas poucas, contudo, estão a *Catalpa* e *Asimina*).

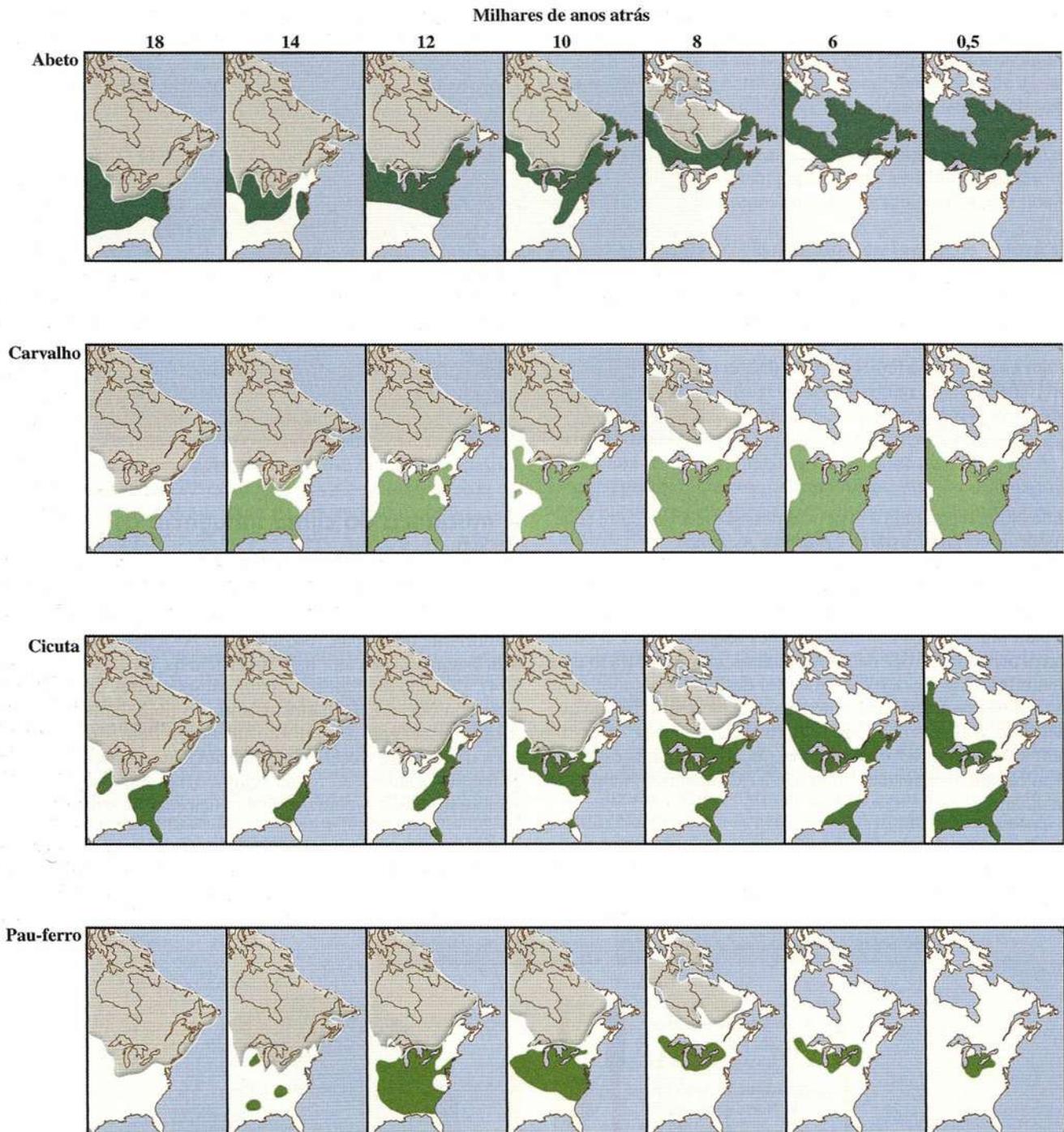
Uma conexão de terra entre as américas do Norte e do Sul através do istmo do Panamá formou-se durante a época do Plioceno, cerca de 3 Maa. Embora alguns táxons tenham saltado de ilha para ilha entre os continentes antes daquela época, a ponte de terra permitiu a troca de muitos táxons, como mostrado para os mamíferos na Fig. 21.7. A troca foi desigual, contudo. Mais linhagens norte-americanas entraram na América do Sul do que o contrário, e alguns dos grupos da América do Norte diversificaram-se e podem ter causado a extinção de muitas espécies endêmicas sul-americanas, incluindo a rica fauna de mamíferos marsupiais.

### A mudança do clima influencia as distribuições de organismos

Os padrões climáticos da Terra em última instância dependem da energia do Sol, que aquece terras e mares e evapora as águas. As correntes oceânicas, restritas pelas posições dos continentes, distribuem aquele calor pela superfície da Terra (veja o Capítulo 4). Quando as regiões polares são ocupadas por massas de terras ou oceanos fechados, como são hoje, podem tornar-se muito frias. O gelo tem um alto albedo e reflete a maior parte da luz e do calor que recebe, intensificando ainda mais o frio. Mas as regiões polares não foram sempre frias como são hoje. Elas sempre receberam relativamente pouca energia solar. No passa-



**FIG. 21.7** A formação do istmo do Panamá resultou no intercâmbio entre as biotas das Américas do Norte e do Sul. Os dados resumidos aqui são para os mamíferos, que deixaram um registro fóssil detalhado. Dados de D. S. Webb, *Paleobiology* 2:220-234 (1976).



**FIG. 21.8** A mudança de clima após a glaciação mais recente causou substituições nas distribuições de árvores. Os mapas mostram as rotas de migração de cinco tipos de árvores no leste da América do Norte, dos refúgios glaciais que elas ocupavam há 18.000 anos até as distribuições atuais. Note que as rotas de migração para as cinco espécies diferem. Dessa forma, os grupos de espécies que diferem das comunidades atuais teriam crescido juntos em tempos diferentes. Segundo G. L. Jacobson, T. Webb, III, e E. C. Grimm, in W. F. Ruddiman e H. E. Wright, Jr. (eds.), *North America during Deglaciation*, Geological Society of America, Boulder, CO (1987), pp. 277–288.

do, contudo, quando estiveram cobertas por oceanos que se estendiam até as áreas tropicais, as correntes oceânicas distribuíam o calor mais homogeneamente, e os climas temperados se estendiam até próximo dos polos.

Entre 50 e 35 Maa, grandes partes da América do Norte e da Europa eram tropicais. Sabemos dos restos fósseis de plantas que as florestas tropicais atingiram até o Canadá, e que as flo-

restas temperadas quentes cobriram a ponte do Estreito de Bering. A conexão antártica de terra entre a América do Sul e a Austrália sustentou uma vegetação e vida animal temperada luxuriantes. Contudo, à medida que a Antártida derivou para o Polo Sul durante a última metade da era Cenozoica, e como a América do Norte e a Eurásia gradualmente envolviam o Oceano Polar do norte, os climas da Terra se diferenciaram mais for-

temente. Os ambientes tropicais se contraíram numa zona estreita próximo do equador, e as zonas climáticas temperadas e boreais se expandiram.

Estas mudanças de clima têm efeitos profundos nas distribuições geográficas de plantas e animais. Uma consequência da tendência de resfriamento nas altas latitudes foi a retração de plantas e animais que não conseguem tolerar o congelamento até as latitudes mais baixas. Esta mudança na distribuição resultou numa maior distinção entre as biotas temperadas e tropicais. Trinta e cinco milhões de anos atrás, o que é agora a América do Norte temperada sustentou uma mistura de formas temperadas e tropicais crescendo lado a lado. Hoje estas plantas e animais ocupam zonas climáticas diferentes. Assim, uma maior estratificação do clima se combinou com uma maior estratificação da biota.

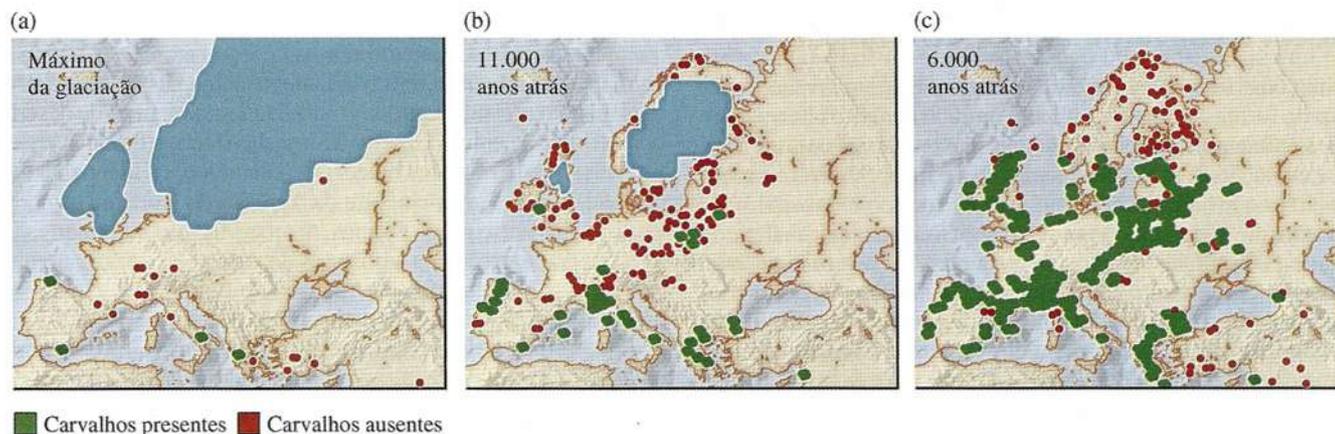
Cerca de 2 Ma, o resfriamento gradual da Terra deu margem a uma série de oscilações dramáticas do clima que tiveram efeitos igualmente dramáticos nos *habitats* e nos organismos na maior parte do mundo. Esta foi a Era do Gelo, ou época do Pleistoceno. Os períodos alternados de resfriamento e aquecimento levaram a um avanço e retração das calotas de gelo nas altas latitudes em grande parte do Hemisfério Norte e causaram ciclos de climas frios e secos, e climas quentes e úmidos, nos trópicos. As calotas de gelo chegaram até o sul de Ohio e Pensilvânia na América do Norte e cobriram grande parte do norte da Europa, empurrando as zonas de vegetação para o sul, possivelmente restringindo as florestas tropicais a refúgios isolados, onde as condições permaneciam úmidas, e geralmente rompendo comunidades biológicas por todo o mundo.

Um exemplo notável deste rompimento é a migração das árvores de floresta no leste da América do Norte e Europa. No extremo do período glacial mais recente, muitas espécies de árvores estavam restritas aos refúgios do sul, mas após o gelo começar a retroceder, cerca de 18.000 anos atrás, as florestas começaram a se espalhar para o norte novamente. Os grãos de pólen depositados nos lagos e brejos deixados pelas geleiras retrocedendo registram as idas e vindas das espécies de plantas. Estes registros mostram que a composição das associações de plantas mudou à medida que as espécies migraram por diferentes rotas pela paisagem.

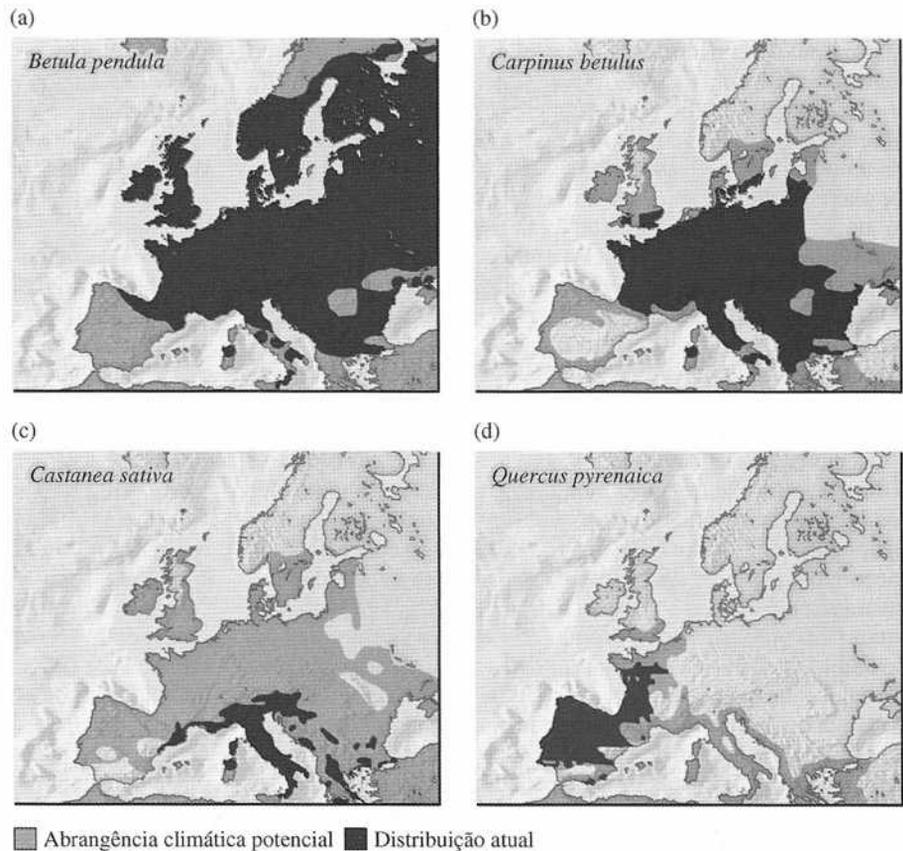
As migrações de algumas espécies de árvores representativas de seus refúgios no sul estão mapeadas na Fig. 21.8. A distribuição de abetos mudou para o norte seguindo as geleiras em retração. Os carvalhos se expandiram para fora de seus refúgios no sul para cobrir a maior parte do leste da América do Norte temperada, desde o sul do Canadá até a costa do Golfo. Alguns pinheiros tinham refúgios glaciais nas Carolinas, e suas distribuições mudaram para norte e oeste, onde estão atualmente centrados próximo aos Grandes Lagos. Os pinheiros agora distribuídos ao longo do Atlântico, e das terras baixas da Costa do Golfo do sudoeste dos Estados Unidos, resistiram ao período glacial mais ao sul, na Flórida e nas Bahamas. As cicutas tiveram um refúgio mais restrito nos vales das Montanhas Apalachianas e estenderam-se para o norte e através das montanhas até a Pensilvânia, Nova York e Nova Inglaterra. O pau-ferro se expandiu para fora dos pequenos refúgios nos estados do Golfo para cobrir a maior parte do leste da América do Norte de 12.000 a 10.000 anos atrás, e então se retraiu com um aquecimento climático adicional para a sua presente abrangência centrada em Michigan e sul de Ontário.

Com esse movimento em resposta à mudança do clima, a composição das florestas nos últimos 18.000 anos incluiu combinações de espécies que não ocorrem em parte alguma do leste da América do Norte atualmente; inversamente, algumas das combinações de espécies que ocorrem no presente não ocorriam no passado. Para algumas espécies, o ambiente mudou tão rapidamente durante os ciclos do Pleistoceno de expansão e retração glacial que elas desapareceram completamente.

As florestas da Europa sofreram da dispersão das geleiras até mais do que aquelas da América do Norte, porque as populações estavam bloqueadas em direção ao sul pelos Alpes e pelo Mar Mediterrâneo. Diversas espécies de árvores do norte da Europa se extinguíram. Muitas espécies que sobreviveram ficaram restritas aos refúgios no sul da Europa, a partir dos quais se expandiram após as geleiras retrocederem, começando há cerca de 18.000 anos (Fig. 21.9). Os ecólogos dinamarqueses Jens-Christian Svenning e Fleming Skov estimaram as abrangências potenciais das espécies de árvores na Europa a partir dos climas das áreas que ocupam hoje, uma abordagem conhecida como modelagem de nicho ecológico (veja o Capítulo 10). Usando uma combinação de distribuição de população e idades climáti-



**FIG. 21.9** Carvalhos decíduos na Europa mudaram suas distribuições após o fim do período glacial mais recente. (a) Os carvalhos estavam presentes somente em uns poucos refúgios na região do Mediterrâneo durante o pico da glaciação mais recente há 18.000 anos, e ausentes de outras partes da Europa amostrada. (b) Os carvalhos se expandiram a partir daqueles refúgios após as geleiras retrocederem. (c) A expansão dos carvalhos atingiu seu máximo cerca de 6.000 anos atrás. Os registros são baseados nos depósitos de pólen em lagos rasos e pequenos lagos rasos. Segundo P. Taberlet e R. Cheddadi, *Science* 297:2009–2010 (2002).



**FIG. 21.10** Algumas espécies de árvores na Europa avançaram, com alcances variados, para áreas ecológicas adequadas após a glaciação mais recente. O vidoeiro-prateado (*Betula pendula*, a) foi capaz de se expandir tão rapidamente quanto os ambientes adequados se desenvolveram para o norte, e a faia-azul (*Carpinus betulus*, b) quase tanto. Contudo, a noqueira-doce (*Castanea sativa*, c) e especialmente o carvalho-pardo (*Quercus pyrenaica*, d) não conseguiram se dispersar para todas as áreas de clima adequado. Ambos produzem grandes sementes que não podem ser transportadas por distâncias longas. Segundo J.-C. Svenning e F. Skov, *Ecol. Lett.* 7:565–573 (2004).

cas, eles estimaram um envelope ecológico — isto é, combinações de condições sob as quais cada espécie poderia sustentar uma população. Então mapearam as distribuições atuais de condições adequadas para aquelas espécies (Fig. 21.10). Descobriram que muitas espécies de árvores ainda não se expandiram completamente para suas abrangências potenciais. Estas descobertas sugerem que a flora europeia ainda não retornou a um estado de equilíbrio.

## Organismos em ambientes semelhantes tendem a convergir em forma e função

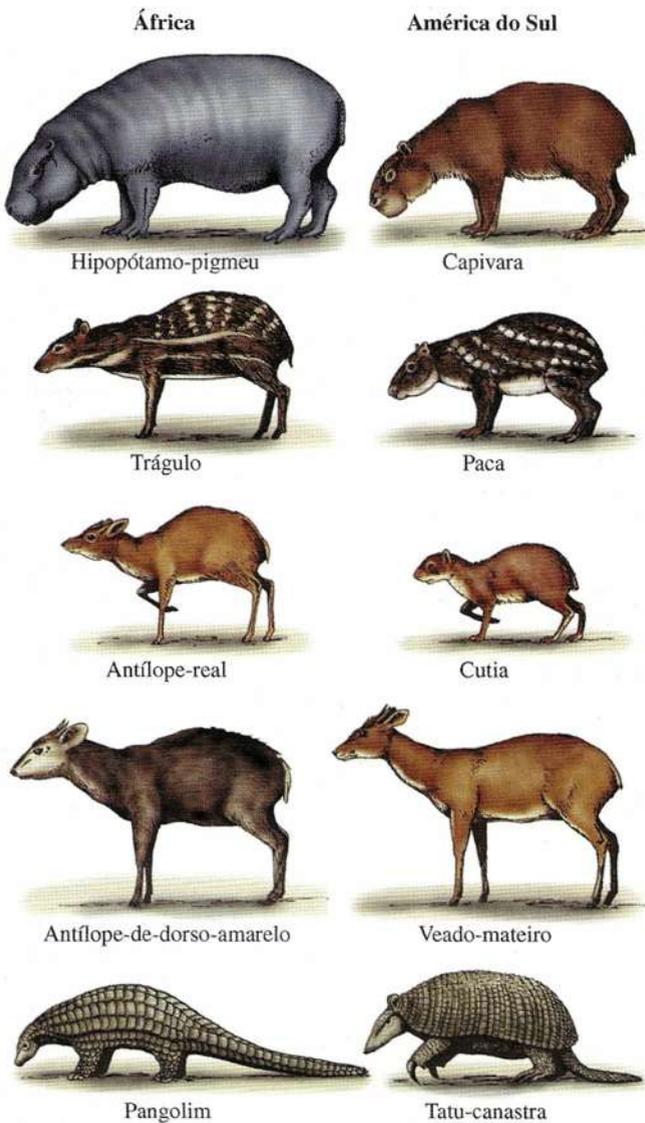
Assim como um longo período de isolamento tem levado à evolução de formas únicas de vida em muitas regiões da Terra, condições ambientais semelhantes em cada uma destas regiões levaram à evolução de soluções semelhantes para problemas comuns. As plantas que habitam áreas nos climas subtropicais no México e no leste da África têm origens evolutivas diferentes, refletindo mais de 100 milhões de anos de isolamento, mas compartilham formas de crescimento semelhantes e adaptações às condições áridas (veja a Fig. 5.1). Assim, as histórias evolutivas e afinidades taxonômicas diferentes da biota das regiões da Terra estão parcialmente veladas pela convergência na forma e função.

A **convergência** é o processo pelo qual espécies não aparentadas, vivendo sob condições ecológicas semelhantes, evoluem para se assemelhar umas às outras mais do que seus ancestrais o fizeram. Por exemplo, muitas duplas de espécies de mamíferos da África e das florestas pluviais da América do Sul apresentam semelhanças íntimas a despeito de suas histórias evolutivas diferentes (Fig. 21.11). As plantas e os animais dos desertos da América

do Norte e do Sul assemelham-se uns aos outros morfologicamente mais do que se esperaria considerando suas diferentes origens filogenéticas. As similaridades também foram notadas no comportamento e na ecologia dos lagartos australianos e norte-americanos, a despeito do fato de que pertencem a famílias diferentes e evoluíram independentemente por talvez 100 milhões de anos. Os golfinhos e os pinguins evoluíram de ancestrais terrestres, mas ambos têm formas de corpo mais proximamente semelhantes às do atum, cujo estilo de nado eles compartilham.

A convergência reforça nossa crença de que as adaptações se conformam a certas regras gerais que governam a estrutura e a função na relação do ambiente. Contudo, estudos detalhados frequentemente apresentam diferenças notáveis entre as plantas e os animais em ambientes relativamente semelhantes. A despeito da notável convergência entre as comunidades habitantes de deserto, por exemplo, o antigo Deserto Monte da América do Sul (Argentina) não possui roedores bípedais, sementíferos e independentes da água como os ratos-canguru da América do Norte ou os gerbilos da Ásia. Entre as rãs e sapos, diversas formas sul-americanas levaram a adaptação aos ambientes do deserto um passo além do que as suas contrapartes da América do Norte. Eles constroem ninhos de espuma para proteger seus ovos da dessecação.

O equilíbrio relativo entre a história evolutiva e o ambiente na determinação do resultado da evolução e na montagem das comunidades biológicas não foi ainda completamente resolvido. Falando genericamente, contudo, a convergência de forma e função sob condições ambientais semelhantes é um princípio amplamente aplicável na ecologia e na biologia evolutiva. Este princípio pode ser testado localmente pelo exame das adaptações das espécies com diferentes histórias evolutivas no mesmo ambiente. Por exemplo, David Ackerly, da Universidade



**FIG. 21.11** Pares de mamíferos de floresta pluvial, não aparentados, africanos e sul-americanos, com estilos de vida e adaptações semelhantes, mostrando uma notável convergência. Cada par está desenhado na mesma escala. Segundo F. Boulrière, in B. J. Meggers, E. S. Ayensu e W. D. Duckworth (eds.), *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. A Comparative Review*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. (1973), pp. 279-292.

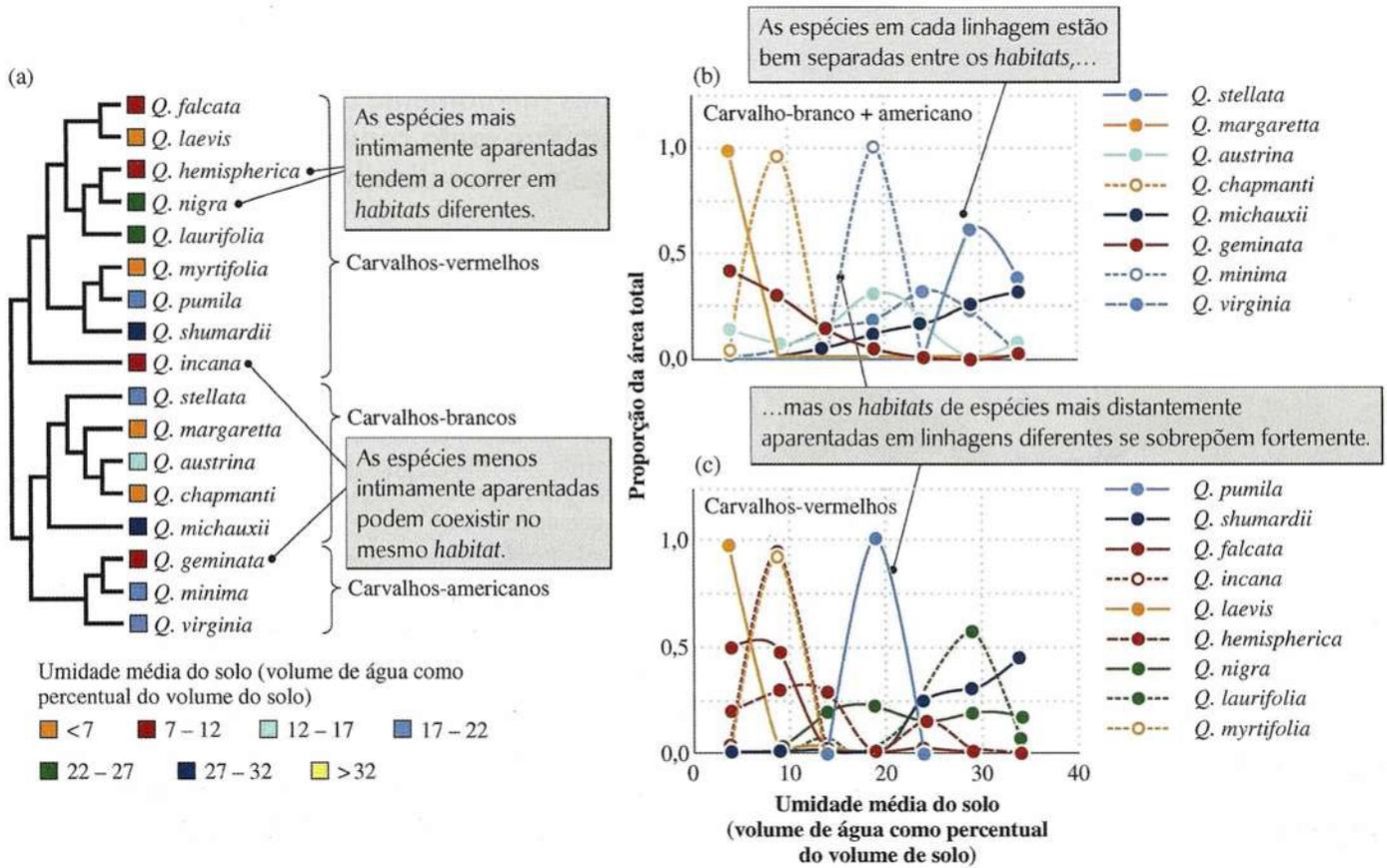
da Califórnia em Berkeley, comparou o tamanho da folha e a área de folha padronizada (SLA, área de folha por grama de tecido de folha) em 12 linhagens evolutivas dos arbustos de chaparral e seus parentes mais próximos fora do chaparral. Os arbustos de chaparral tipicamente têm folhas pequenas e grossas. À medida que as linhagens do bioma do chaparral fizeram a transição para o clima mediterrâneo, a SLA, mas não o tamanho da folha, foi significativamente reduzida em diversas delas. A maioria dessas mudanças adaptativas ocorreu em linhagens originalmente de *habitats* frios e úmidos; as linhagens de plantas de ambientes subtropicais mais quentes caracteristicamente têm folhas pequenas, que foram portanto pré-adaptadas para se moverem para climas mediterrâneos à medida que se formaram na Califórnia.

## Espécies intimamente aparentadas apresentam tanto convergência quanto divergência nas distribuições ecológicas

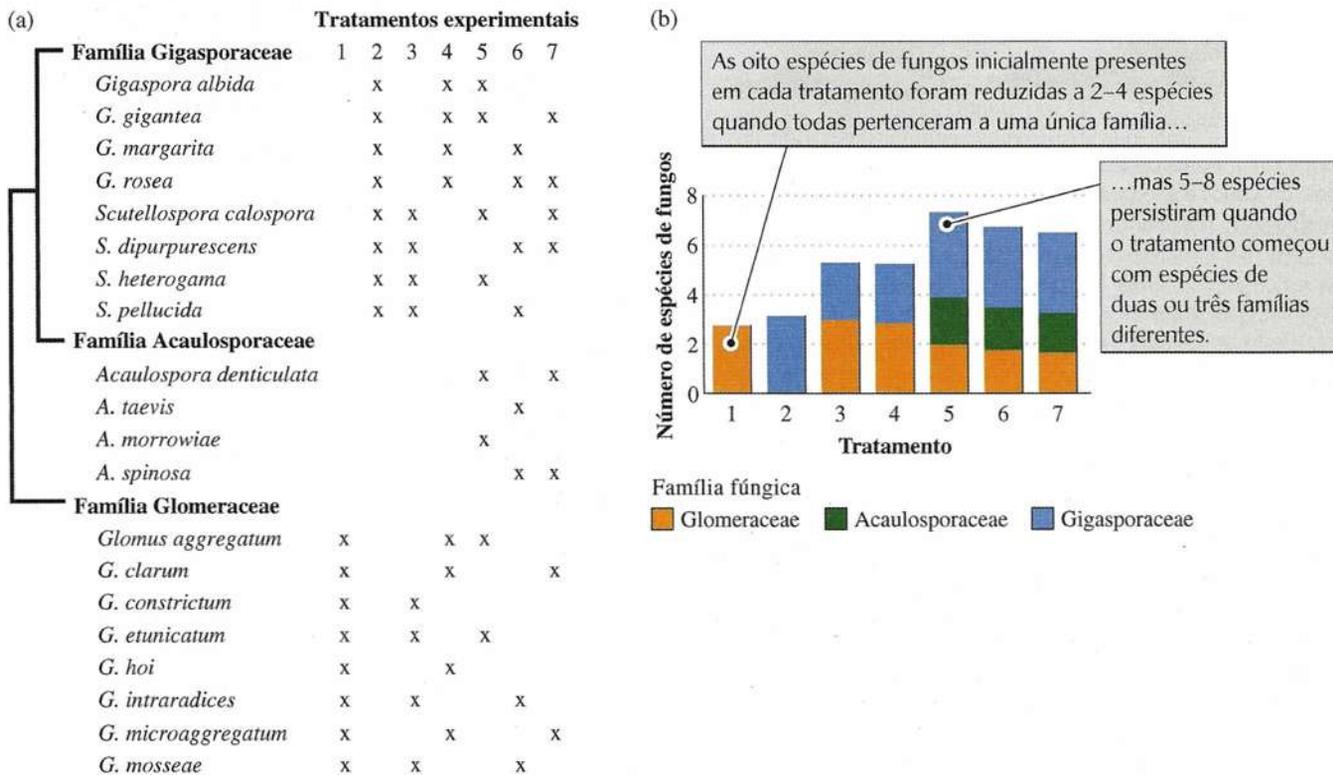
Os organismos com adaptações semelhantes tendem a prosperar no mesmo tipo de *habitat*. Mas, como vimos, a coexistência de espécies da mesma comunidade depende em parte de elas não competirem tão intensamente que uma seja excluída. Espécies intimamente aparentadas compartilham uma grande parte de suas adaptações por causa de seu ancestral comum. Portanto, poderíamos esperar que tais espécies competissem intensamente quando elas são membros da mesma comunidade. Espécies menos intimamente aparentadas poderiam ter adaptações ligeiramente mais divergentes que as possibilitariam a particionar os recursos de uma comunidade e assim competir menos intensamente. Analogamente, podemos prever que espécies menos intimamente aparentadas deveriam ser capazes de coexistir na mesma comunidade. Espécies aparentadas mais intimamente poderiam apresentar deslocamentos de caractere como adaptações divergentes que permitiriam a elas persistir à medida que ambientes diferentes se desenvolvessem.

A ecóloga da Universidade de Minnesota Jeannine Cavender-Bares e seus colegas testaram estas previsões com espécies de carvalho ao longo de um gradiente de umidade na Flórida. As espécies pertenciam a duas linhagens evolutivas: uma, do carvalho-vermelho, e outra, do carvalho-branco e do carvalho-americano. As espécies de cada uma destas linhagens foram distribuídas amplamente ao longo do gradiente de umidade (Fig. 21.12). Os pesquisadores descobriram que espécies diferentes de carvalho-vermelho não estavam presentes no mesmo *habitat*, mas espécies diferentes de carvalho-vermelho e branco estavam. Assim, os carvalhos-vermelhos são muito semelhantes uns aos outros tal que não conseguem coexistir facilmente, enquanto os vermelhos e brancos diferem o bastante para permitir viverem juntos. Os atributos evolutivamente conservados, associados com as posições diferentes das espécies em cada linhagem, junto com o gradiente ambiental são características estruturais primordiais das folhas e da madeira que influenciam a vulnerabilidade ao congelamento. Os atributos adaptáveis que convergem de imediato, e proporcionam a algumas espécies de carvalhos-vermelhos e brancos viverem juntas, incluem o rebrotamento de rizoma e a taxa de crescimento. Estes atributos influenciam a rapidez com que as árvores se recuperam de um incêndio. Como a frequência dos incêndios varia ao longo do gradiente de umidade, faz sentido que espécies na mesma posição do gradiente de umidade tenham adaptações semelhantes ao fogo.

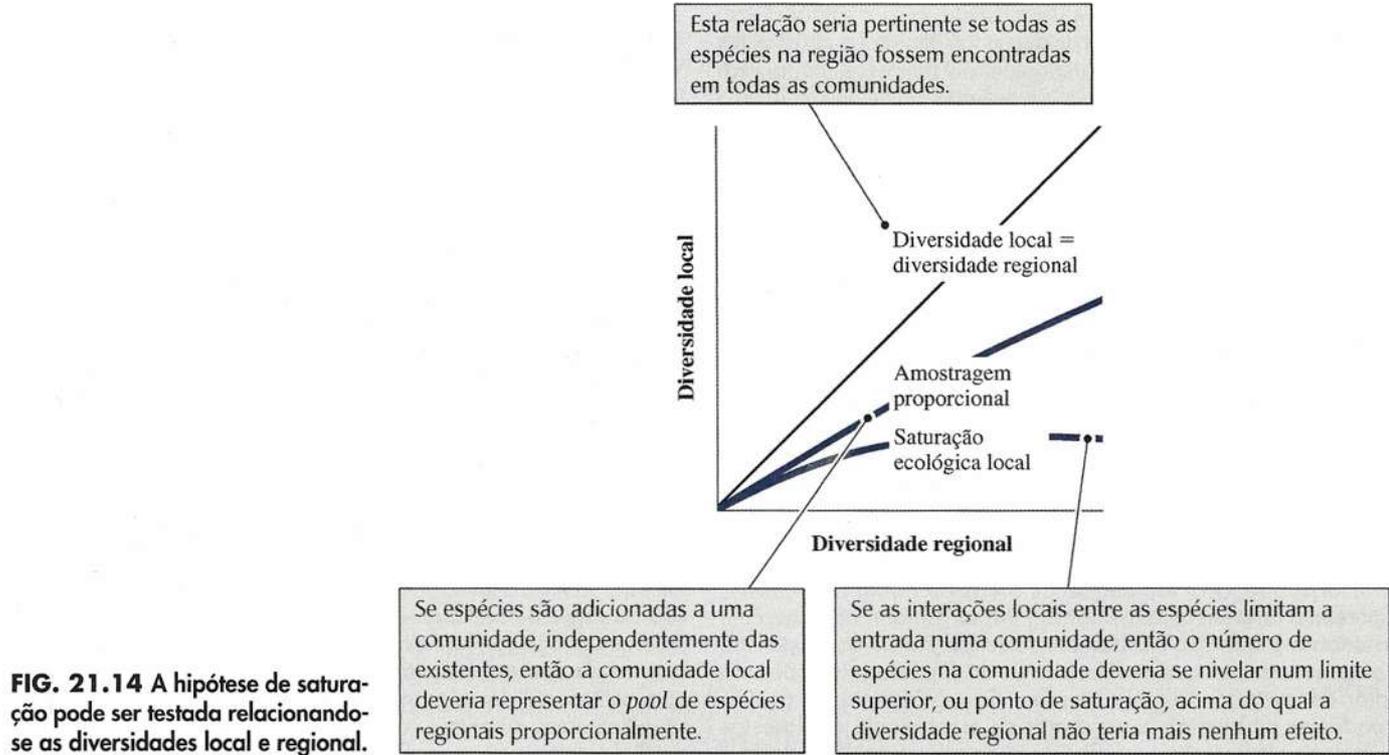
A influência das relações evolutivas na montagem da comunidade também aparece num experimento de Hafiz Maherali e John Klironomos, da Universidade de Guelph. Estes pesquisadores cultivaram tanchagens (*Plantago lanceolata*) junto com oito espécies de fungos micorrizais. A espécie fúngica pertencia ou a uma única família taxonômica (Gigasporaceae ou Glomeraceae), ou estava misturada quatro a quatro com cada família. As comunidades de fungos micorrizais retiveram mais espécies após um ano, quando o solo original continha uma mistura de espécies de ambas as famílias. Ao adicionar espécies de uma terceira família (Acaulosporaceae), a diversidade aumentou ainda mais do que nas comunidades fúngicas (Fig. 21.13). Assim, entre os fungos micorrizais, somente um número limitado de espécies da mesma família pode coexistir, mas espécies de famílias diferentes presumivelmente exercem efeitos competitivos mútuos mais fracos. Incidentalmente, quanto mais espécies de



**FIG. 21.12** Espécies de carvalho intimamente aparentadas se excluem mutuamente de comunidades locais. (a) Diagrama das relações evolutivas de espécies de carvalho (*Quercus*) encontradas em habitats, com condições de umidade variáveis no solo, no centro-norte da Flórida. (b, c) Distribuições de espécies de (b) linhagens de carvalho-branco e carvalho-americano e (c) linhagens de carvalho-vermelho ao longo do gradiente de umidade. Segundo J. Cavender-Bares et al., *Am. Nat.* 163:823-843 (2004).



**FIG. 21.13** As espécies menos intimamente aparentadas de fungos micorrizais têm uma probabilidade maior de coexistir. Os pesquisadores cultivaram diferentes combinações de espécies de fungos micorrizais com plantas hospedeiras (*Plantago lanceolata*). (a) Diagrama das relações evolutivas dos fungos micorrizais de três famílias taxonômicas usadas nos tratamentos experimentais. (b) Número de espécies fúngicas presentes em cada tratamento após um ano. Segundo H. Maherali e J. N. Klironomos, *Science* 316:1746-1748 (2007).



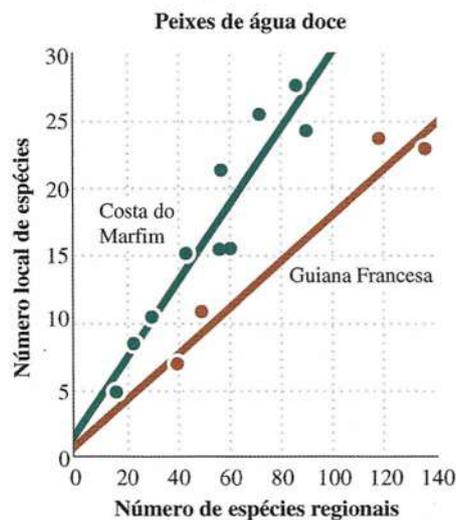
**FIG. 21.14** A hipótese de saturação pode ser testada relacionando-se as diversidades local e regional.

fungos estão presentes, mais elas estimulam o crescimento da planta, demonstrando as funções complementares das espécies fúngicas nos mutualismos micorriza-planta.

### A riqueza de espécies em ambientes semelhantes normalmente falha em convergir entre regiões diferentes

O princípio de convergência se aplica às comunidades assim como às espécies? Se a quantidade de espécies e outros aspectos da estrutura e função da comunidade refletem principalmente as condições ambientais locais, então poderíamos esperar comunidades independentemente derivadas em regiões diferentes que ocupam *habitats* semelhantes terem números semelhantes de espécies, a despeito do número de espécies no *pool* de espécies regional. Além disso, se os processos locais, como a competição, restringem o número de espécies que coexistem, então a riqueza de espécies local num determinado tipo de *habitat* poderia atingir um limite superior, ou *ponto de saturação*. Acima daquele ponto de saturação, aumentos adicionais no *pool* de espécies regional poderiam não aumentar a diversidade local (Fig. 21.14). Inversamente, se os processos regionais também influenciam as comunidades locais, então as diversidades local e regional deveriam variar conjuntamente.

Discutimos a relação entre a diversidade local (dentro do *habitat*) e a regional nas West Indies no Capítulo 20 (veja a Fig. 20.16). Naquela situação, a diversidade local aumentou com o aumento da diversidade regional, mas a substituição de espécies entre os *habitats* (diversidade beta) também aumentou. Assim, aparentemente, espécies podem ser adicionadas às comunidades locais à medida que o *pool* regional aumenta, mas se associar a uma comunidade local também se torna mais difícil à medida que seu número de espécies cresce.



**FIG. 21.15** O número de espécies em comunidades de peixes tropicais varia em proporção aos *pools* de espécies regionais. Os dados da Costa do Marfim, no oeste da África, e Guiana Francesa, no norte da América do Sul, claramente indicam que estas comunidades não estão saturadas. Segundo B. Huegney *et al.*, *Oikos* 80:583-587 (1997).

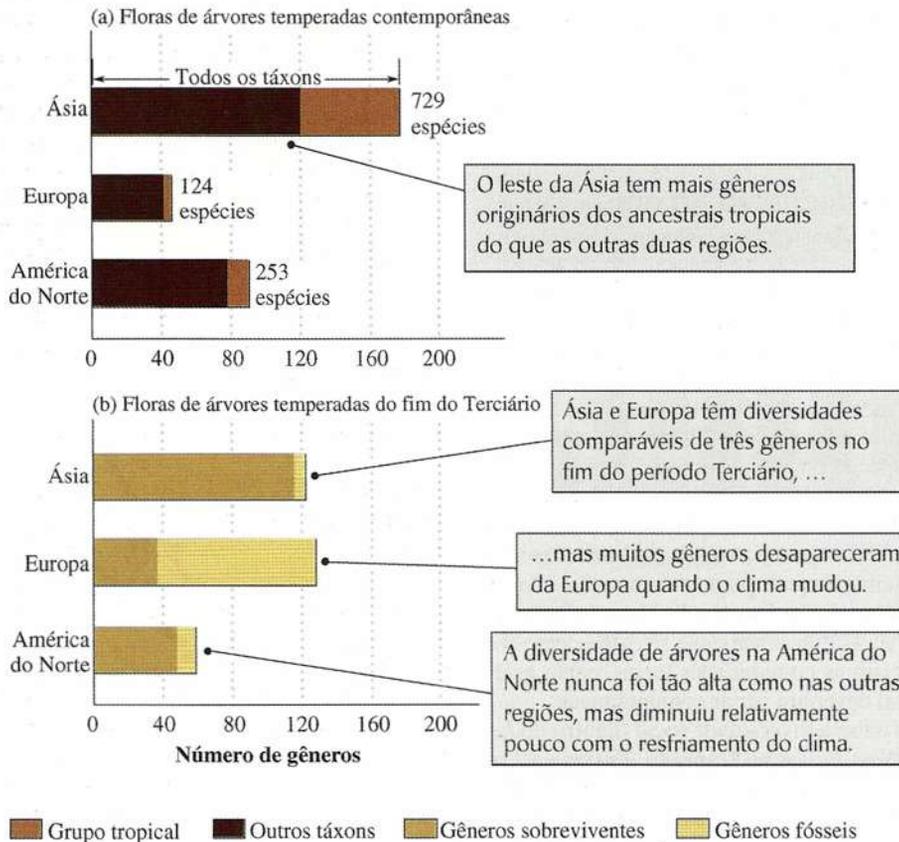
Estudos da relação entre a diversidade local e regional têm geralmente sustentado a ideia de que as comunidades são abertas à invasão quando espécies adicionais são produzidas numa região. Por exemplo, o número de espécies de peixes em pequenos trechos de um córrego (comunidades locais) reflete o *pool* regional de espécies de toda a bacia do rio no norte da América do Sul e oeste da África (Fig. 21.15). O fato de as comunidades locais terem menos espécies do que o *pool* regional confirma a ideia da seleção de espécies, com exclusão competitiva e limitação à dispersão.

**ECÓLOGOS EM CAMPO**

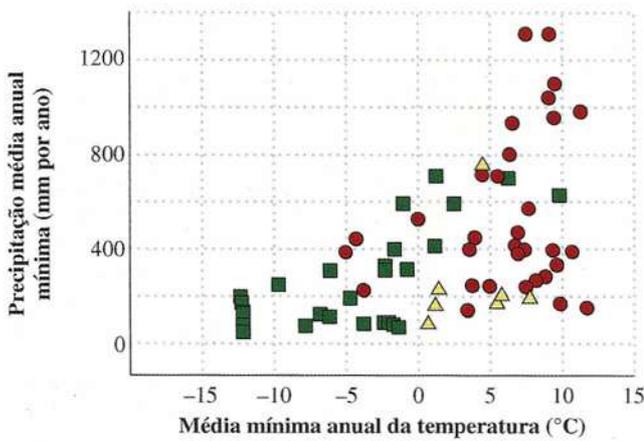
**Por que há tantas mais espécies de árvores temperadas na Ásia?** O *pool* de espécies regional para as florestas decíduas temperadas do leste da América do Norte inclui 253 espécies de árvores, mais do que duas vezes o número encontrado em *habitats* semelhantes na Europa (124). A Ásia temperada do leste, cujo clima também se assemelha àquele do leste da América do Norte, tem 729 espécies de árvores (Fig. 21.16a). Estes números representam a diversidade total de cada região, mas a diversidade local em pequenas áreas de *habitats* uniformes apresenta diferenças semelhantes. Roger Latham, na época um estudante graduado da Universidade da Pensilvânia, pensou compreender por que a diversidade de espécies varia por um fator de quase 6 ao longo dessas três regiões mesmo que as condições ambientais e as formas de crescimento de florestas — principalmente árvores decíduas de folhas largas — sejam semelhantes.

Latham determinou que estes padrões de diversidade refletem as histórias e as posições geográficas únicas das regiões das árvores. A diversidade maior na Ásia resulta parcialmente da proporção de suas espécies (32%) que pertenciam aos gêneros tropicais predominantes. Através do tempo evolutivo, o corredor contínuo de *habitat* de floresta dos trópicos do sudeste da Ásia para o norte permitiu que as plantas e os animais tropicais invadissem e se adaptassem aos ecossistemas temperados. Nas Américas, os trópicos úmidos da América Central estão separados das áreas temperadas úmidas da América do Norte por uma ampla faixa subtropical de condições áridas. Na Europa, o Mar Mediterrâneo e o norte da África árido isolam os ecossistemas temperados da África tropical.

O registro fóssil sugere uma origem antiga para diferença de diversidade entre o leste da América do Norte, a Europa e o leste da Ásia. Quase duas vezes mais gêneros de árvores são encontrados nos fósseis no leste da Ásia do que na América do Norte (veja a Fig. 21.16b), igualando a diferença na diversidade observada hoje. É provável que a geografia mais complexa do leste da Ásia comparado com o leste da América do Norte, assim como a conexão consistente do leste temperado da Ásia com o sudeste da Ásia tropical, resultou numa taxa mais alta de produção de espécies ao longo dos últimos 60 milhões de anos. Mas note que o registro fóssil da Europa inclui muito mais gêneros de árvores do que aqueles da América do Norte, em comparação com o presente. Uma grande proporção dos gêneros europeus se extinguiram durante o resfriamento climático que levou à Era do Gelo, enquanto poucos gêneros das árvores da América do Norte desapareceram. À medida que a Europa esfriou, os Alpes



**FIG. 21.16** A riqueza de espécies de árvores varia entre as regiões de florestas temperadas nos três continentes. O número de espécies em (a) floras contemporâneas e (b) floras do fim do período Terciário são mostradas. Segundo R. E. Latham e R. E. Ricklefs, in R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 294–314.



Status atual na Europa

● Extintas ▲ Relictos ■ Dispersas

**FIG. 21.17** Os gêneros de árvores que desapareceram da Europa durante o fim do Terciário não podiam tolerar temperaturas anuais médias baixas. Os gêneros das árvores encontrados no registro fóssil do Plioceno na Europa, mas que atualmente vivem fora daquela região, não conseguem tolerar temperaturas anuais médias abaixo de 0°C, embora muitos destes gêneros sejam mais tolerantes à seca do que as espécies existentes na Europa. Segundo J.-C. Svenning, *Ecol. Lett.* 6:646–653 (2003).

e o Mar Mediterrâneo colocaram barreiras ao movimento para o sul (veja a Fig. 26.10), e muitos táxons de plantas intolerantes ao frio morreram (Fig. 21.17). Na América do Norte, a migração para o sul para áreas que bordejam o Golfo do México foi sempre possível durante os períodos frios (veja a Fig. 21.8).

Comparadas com estas diferenças nas florestas temperadas, a diferença na riqueza de espécies entre os alagados de manguezal da região do Atlântico-Caribe e da região do Pacífico Indo-Oeste é ainda mais notável. Os manguezais são árvores tropicais que ocorrem nas zonas entremaré ao longo da linha da costa e foz de rios. Os manguezais apresentam adaptações convergentes às altas concentrações de sal e às condições anaeróbicas nos sedimentos saturados de água nos quais eles enraízam (veja a Fig. 2.13). Quinze linhagens de árvores terrestres têm de forma independente colonizado o *habitat* de manguezal, e diversos testes têm subsequentemente se diversificado lá.

No presente, a flora do manguezal do Atlântico e do Caribe inclui 7 espécies em 4 gêneros, 3 das quais são cosmopolitas (ocorrem em todo o mundo). Por outro lado, a flora de manguezal da região do Pacífico Indo-Oeste inclui pelo menos 40 espécies em 17 gêneros, 14 das quais endêmicas à região. A extensão de *habitats* não pode explicar a maior diversidade dos manguezais do Pacífico Indo-Oeste; ambas as regiões têm aproximadamente as mesmas áreas de manguezais. Em vez disso, esta grande diferença de diversidade parece ter resultado dos táxons de plantas invadindo os *habitats* de manguezal mais frequentemente no Pacífico Indo-Oeste do que na região do Atlântico-Caribe. Muito do Arquipélago Malásio na região do Pacífico Indo-Oeste consiste em ilhas de diversos tamanhos espalhadas numa plataforma continental rasa, talvez proporcionando condições ideais para as populações se tornarem isoladas em *habitats* de manguezal e novas espécies de especialistas em manguezal se formarem. Este tipo de geografia raramente existe nas Américas.

Os ecólogos concordam que os *pools* de espécies regionais para vários grupos de organismos podem diferir entre as grandes massas continentais. Contudo, as causas dessas diferenças, e o grau ao qual elas influenciam a estrutura das comunidades locais, são tópicos ativos de discussão.

## Os processos em macroescalas geográficas e temporais influenciam a biodiversidade

A história e a geografia de uma região claramente influenciam a diversidade da região toda e seus habitantes locais. Como vimos no Capítulo 20, a geografia é importante porque grandes regiões com clima e topografia variados contêm uma variedade maior de *habitats*, que sustentam uma variedade maior de espécies. As barreiras à dispersão, tais como montanhas de oceanos, isolam as populações tempo o bastante para que distintas linhagens evoluam. A variação ecológica proporciona uma base para a especialização.

Vamos revisitá-la questão que nós colocamos no Capítulo 20, “Por que há tantas espécies nos trópicos?”, da perspectiva destes processos históricos.

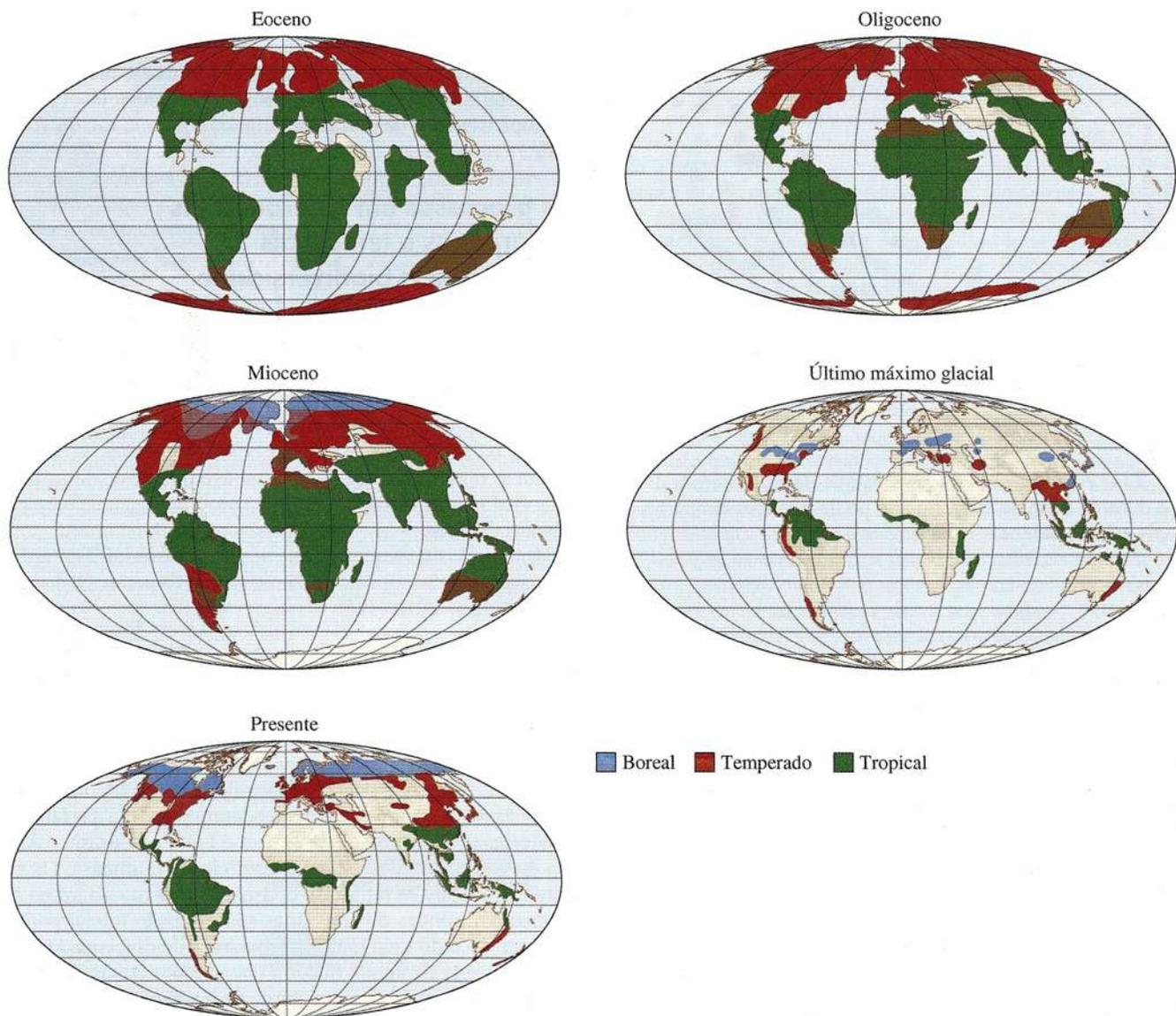
## Idade e área

Ao longo da história do Terciário da Terra, quando os padrões geográficos contemporâneos em riqueza de espécies estavam se estabelecendo, os ambientes tropicais ocupavam uma área muito maior do que os ambientes temperados e boreais. Como vimos, os climas tropicais uma vez se estenderam para fora das latitudes equatorianas da atualidade bem para o norte na Eurásia e América do Norte, e a área global dos trópicos era imensa. Os ambientes tropicais se retraíram consideravelmente ao longo dos últimos 35 milhões de anos, mas sua extensão inicial poderia ainda ter deixado uma marca nos padrões de diversidade. Uma análise recente da área e história das grandes zonas climáticas da Terra demonstrou que a riqueza de espécies está fortemente conectada com a idade e a área destas zonas (Fig. 21.18). Embora a maioria das espécies que viveram há 35 milhões de anos estejam extintas, muitas delas se tornaram os ancestrais das espécies modernas.

## Produção e extinção de espécies

O equilíbrio entre especiação e extinção numa região também influencia a riqueza de espécies. Diversas hipóteses propuseram razões pelas quais as taxas de especiação podem ser mais altas nos trópicos do que nas regiões temperadas. Primeiro, os climas iguais dos trópicos poderiam favorecer histórias de vida mais sedentárias. As populações nas quais os indivíduos não se dispersam para longe poderiam mais facilmente se isolar e se desenvolver independentemente, por fim formando novas espécies. Consistente com esta hipótese, rios e vales montanhosos grandes parecem bloquear a dispersão para muitas espécies nas regiões tropicais. Assim, encontram-se mais espécies distribuídas localmente, e uma substituição muito maior de espécies com a distância (diversidade beta), nas baixas latitudes do que nas altas.

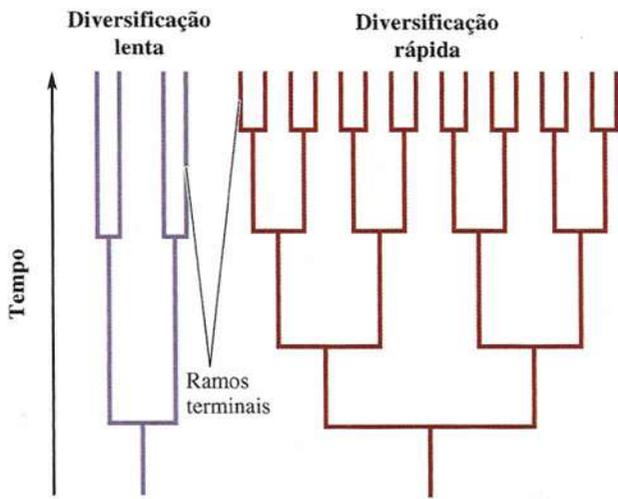
Segundo, climas tropicais semelhantes impõem menos estresse ambiental do que os climas temperados e boreais, e assim as interações das espécies assumem papéis mais proeminentes como fatores seletivos. Como os parceiros nessas interações evo-



**FIG. 21.18** A extensão histórica das zonas de clima ajuda a explicar os padrões globais de riqueza de espécies. Os climas tropicais eram muito mais abrangentes durante a época do Eoceno (56–34 Maa) e se retrairam desde a época do Oligoceno (34–23 Maa). Os ambientes boreais apareceram somente durante a época do Mioceno (23–5 Maa). A riqueza de espécies atual das árvores em onze tipos de floresta boreal, temperada e tropical é prevista melhor pela área ocupada por aqueles tipos de floresta durante o meio e o fim do Terciário do que pela área ocupada hoje. Segundo P. V. A. Fine e R. H. Ree, *Am. Nat.* 168:796–804 (2006).

luem um em resposta ao outro, a evolução nunca para, e esta constante mudança provavelmente acelera a divergência entre as populações e, assim, a formação de novas espécies. Analogamente, as interações predador–presa, hospedeiro–patógeno e mutualistas são os promotores mais fortes da evolução nos trópicos, enquanto a adaptação a estresses ambientais relativamente fixos é mais importante nas latitudes mais altas. A complexidade das interações de espécies nos trópicos também proporciona diversas formas pelas quais as populações podem se especializar, seja como consumidores ou como recursos, defendendo-se contra os consumidores. Vimos como os consumidores podem promover uma riqueza de espécies ao deplecionar as populações de espécies de competidores superiores. O grau no qual as interações entre as espécies promovem a diversificação permanece indeterminado, mas os ecólogos estão empreendendo um esforço considerável para avaliar esta hipótese.

É a taxa de diversificação (isto é, especiação menos extinção) de fato maior nos trópicos? As árvores filogenéticas poderiam proporcionar uma resposta, porque uma rápida diversificação poderia aparecer como ramos curtos próximos aos extremos da árvore filogenética. Uma especiação mais frequente e uma extinção menos frequente reduziriam o tempo de divergência entre espécies irmãs e os comprimentos dos ramos finais da árvore (Fig. 21.19). Os biólogos Jason Weir e Dolph Schluter, da Universidade de British Columbia, construíram árvores filogenéticas para aves e mamíferos computando as distâncias genéticas entre as espécies irmãs a partir da similaridade de suas sequências de DNA. Eles descobriram, ao contrário do esperado, que novas espécies se formam mais frequentemente nas regiões temperadas do que nas tropicais, mas como a diferença em extinção ainda é maior do que na especiação, a diversificação é mais baixa lá. Sua análise focalizou períodos relativamente recentes dominados



**FIG. 21.19** Numa árvore filogenética, as taxas de diversificação podem ser reconhecidas pelas distâncias genéticas entre as espécies irmãs. Quando a especiação procede rapidamente, comparada com a extinção, o número de espécies cresce rapidamente, e os eventos de divisão de linhagens são relativamente recentes.

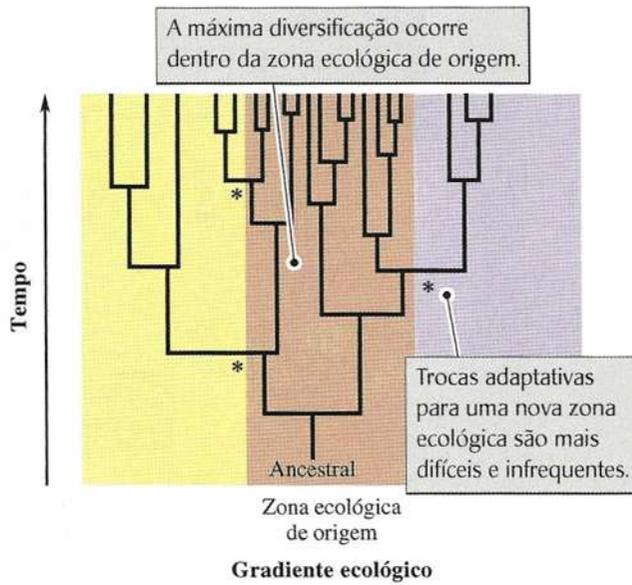
pelos resfriamentos climáticos nas altas latitudes, e assim estes resultados podem não representar diferenças de longo prazo entre as taxas destes processos nas diferentes latitudes. Contudo, ilustram o princípio de que a informação filogenética pode ser usada para testar as hipóteses baseadas em processos de longo prazo.

**Conservadorismo e diversificação evolutiva**

A evolução tende a ser conservadora; isto é, pequenas mudanças evolutivas são mais prováveis do que *trocas adaptativas* — mudanças que permitem ao organismo ocupar um tipo diferente de *habitat*. Se a evolução teve mais tempo para operar nos trópicos, e uma proporção maior de linhagens ancestrais estavam adaptadas às condições tropicais, então a diminuição na riqueza de espécies com a latitude poderia refletir a falha daquelas linhagens tropicais primordiais de se adaptarem às condições mais estressantes dos ambientes temperados e boreais (Fig. 21.20). Mesmo nos trópicos, relativamente poucas linhagens têm sido capazes de se adaptar a ambientes estressantes, como os alagados de manguezais e os desertos. As condições congelantes apresentam outra barreira adaptativa difícil de ser vencida. Para resistir ao congelamento, as plantas exigem adaptações de seus estemas e da anatomia do tronco para impedir a formação de bolhas de gás nos elementos condutores de água, brotos capazes de resistir ao congelamento e folhas decíduas ou protegidas do gelo, entre outros. Embora a maioria das plantas temperadas tenham evoluído dentro de grupos com distribuições primordialmente tropicais, somente metade das famílias das plantas de flores fizeram esta transição. Além disso, muitos grupos tropicais de plantas lenhosas aparecem em regiões temperadas somente com herbáceas, que passam o inverno como sementes ou cujos brotos estão protegidos do congelamento na superfície do solo ou abaixo dela.

**O registro fóssil da diversidade**

Em relação à riqueza de espécies, os trópicos têm sido favorecidos por sua idade mais antiga e possivelmente por condições



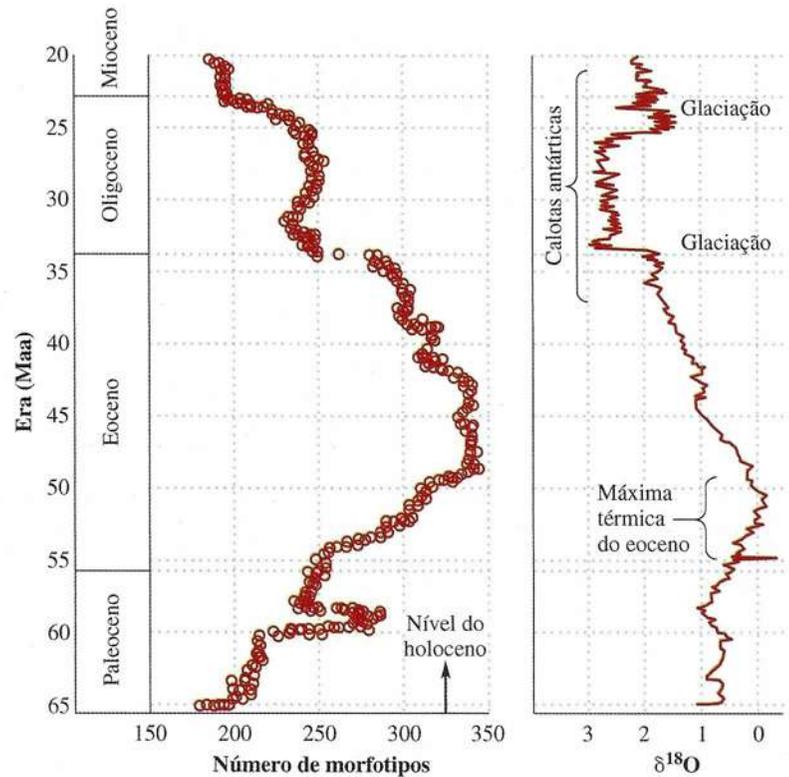
**FIG. 21.20** A diversificação de uma linhagem dentro de sua zona ecológica de origem reflete o conservadorismo evolutivo. As mudanças adaptativas ocasionais (asteriscos) a zonas ecológicas diferentes podem ser difíceis e raras, dando surgimento a um gradiente na diversidade contemporânea que favorece a zona ecológica de origem. Segundo R. E. Ricklefs, *Ecology* 87:53-513 (2006).

que aceleraram a produção de novas espécies lá. Se estes fatores foram responsáveis pela diferença na riqueza de espécies entre as regiões temperadas e tropicais, então ela deveria aumentar continuamente ao longo do tempo. Para determinar o curso da riqueza de espécies através do tempo no passado, devemos voltar os olhos para o registro fóssil.

O cientista smithsoniano Carlos Jaramillo e seus colaboradores montaram um registro da diversidade de plantas de flores de cerca de 65 até 25 Maa usando depósitos fósseis de pólen encontrados no noroeste da América do Sul. A pesquisa em floras contemporâneas mostra que os morfotipos dos polens — isto é, os grãos de pólen com características morfológicas distintas (veja a Fig. 4.25) — representam a diversidade local razoavelmente bem. O registro fóssil de pólen mostra períodos alternados de aumento e diminuição na diversidade das plantas, correspondendo aos períodos de aquecimento e resfriamento (Fig. 21.21). Notavelmente, este registro contém cerca de o mesmo número de morfotipos no fim e no início — um período de 40 milhões de anos, através do qual as espécies se substituíram umas às outras muitas vezes. Nenhum dos morfotipos presentes no fim da sequência estava presente no início. O quadro geral, então, é um de diversidade relativamente constante através de longos períodos, a despeito da contínua diversificação evolutiva e extinção.

Montagens bem documentadas de fósseis de mamíferos fornecem uma outra oportunidade para estudar a diversidade das comunidades biológicas através de períodos longos, durante os quais as comunidades sofrem mudança de clima, movimentos de macroescala de espécies através dos continentes e mudanças evolutivas entre as espécies. Onde é possível amostrar bastantes fósseis de muitas localidades, torna-se possível levantar questões sobre as mudanças na diversidade em resposta à mudança ambiental, bem como acerca da relação entre as diversidades local e regional.

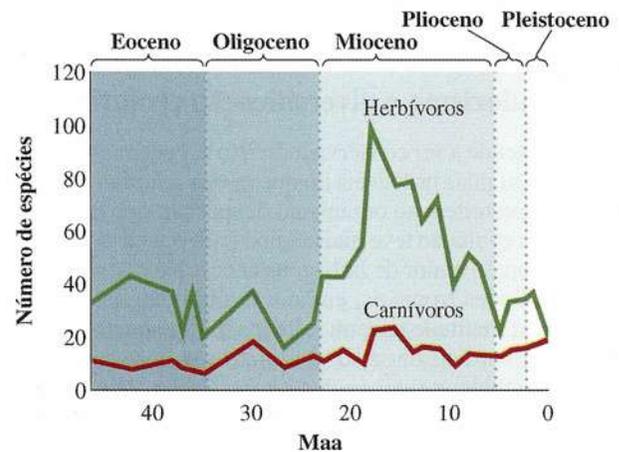
**FIG. 21.21** A diversidade de plantas no noroeste da América do Sul variou relativamente durante a maior parte do Terciário. A partir do Eoceno (56 Maa), a diversidade de morfotipos de pólen acompanha a temperatura média global (como indicado pela curva de isótopo de oxigênio; veja a Fig. 4.15 para uma descrição deste método de reconstrução de temperaturas antigas). Segundo C. Jaramillo et al., *Science* 311:1893–1896 (2006).



Blaire Van Valkenburgh, da Universidade da Califórnia em Los Angeles, e Christine Janis, da Universidade Brown, estudaram 115 montagens de fósseis de mamíferos em locais diferentes na América do Norte, a maioria no oeste dos Estados Unidos. Sua amostragem cobriu o período de cerca de 44 Maa até o presente. O início deste período representa o ponto mais alto das condições de aquecimento e umidade no Hemisfério Norte — um tempo quando a maior parte do que é hoje os Estados Unidos estava coberto de floresta tropical. Cerca de 35 Maa, e novamente cerca de 25 Maa, o clima da América do Norte tornou-se notavelmente mais frio e mais seco, uma tendência que continuou até o presente. Os números totais das espécies de herbívoros e carnívoros em todas as montagens de fósseis mostraram que a diversidade dos herbívoros aumentou até um máximo em 12–15 Maa, quando os campos tinham se expandido por grande parte do continente. A diversidade de herbívoros começou então a declinar, lentamente no início e então rapidamente durante os últimos 300.000 anos, à medida que as geleiras se expandiam e retraíam por boa parte da América do Norte, dramaticamente alterando o ambiente (Fig. 21.22). Esta análise dos fósseis de mamíferos mostra que a diversidade não aumenta necessariamente de forma persistente com o tempo, e que seu máximo normalmente não ocorre durante os períodos mais quentes.

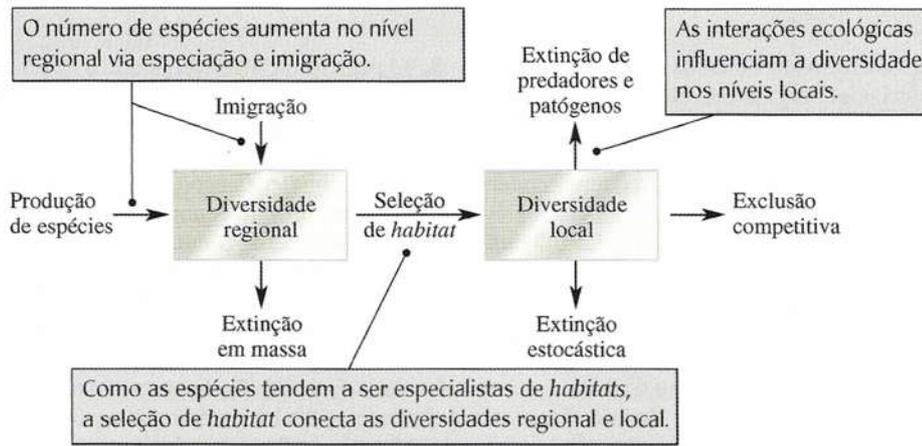
### A interação dos processos locais e regionais

Como vimos, muitos processos são importantes na regulação da biodiversidade, cada um numa escala característica diferente de tempo e espaço (Fig. 21.23). A escala no espaço varia desde os intervalos de atividade nos indivíduos, passando pela distância de dispersão de indivíduos nas populações, até a expansão e contração das abrangências geográficas da espécie. A escala no tempo varia dos movimentos individuais (comportamento), passando pela morte e substituição de indivíduos nas populações

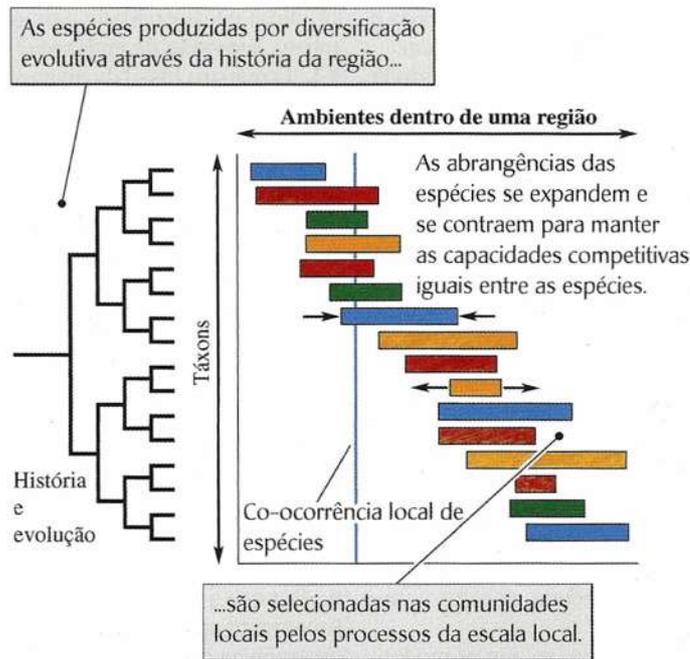


**FIG. 21.22** A riqueza de espécies de herbívoros no oeste da América do Norte variou com as mudanças no clima e na vegetação durante o período Terciário. O número de espécies herbívoras era relativamente constante durante o Eoceno e o Oligoceno, mas aumentou para um máximo com os climas secando e a dispersão dos campos durante o Mioceno, finalmente declinando com o resfriamento climático no fim do Terciário. A riqueza de espécies de carnívoros variou relativamente pouco durante o mesmo período. Segundo B. Van Valkenburgh e C. M. Janis, in R. E. Ricklefs e D. Schlüter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 330–340.

(regulação da demografia e da população), interações entre populações (exclusão competitiva) e substituição seletiva de genótipos nas populações (evolução), até a formação de novas espécies (especiação).



**FIG. 21.23** Muitos fatores influenciam a diversidade de espécies regional e local. As extinções em massa são causadas por fatores que agem sobre grandes áreas, enquanto a extinção estocástica afeta independentemente pequenas populações. Segundo R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), in R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago (1993), pp. 350–363.



**FIG. 21.24** Os processos regionais e locais agem juntos para determinar os padrões de diversidade e de riqueza de espécies locais na região. Segundo R. E. Ricklefs, *Am. Nat.* 170:S56–S70 (2007).

A diversidade de espécies local depende das taxas locais de extinção — resultando de predadores, patógenos, exclusão competitiva, mudanças no ambiente físico e mudanças estocásticas em pequenas populações — e das taxas regionais de produção e imigração de espécies. Cada lugar na Terra tem um acesso limitado, via dispersão, para as fontes de colonização de espécies. A diversidade local depende não somente da acessibilidade de uma região aos colonizadores, mas também da capacidade da

queixa região em sustentar uma variedade de espécies para gerar novas formas através da especiação, e para sustentar a diversidade taxonômica em face da variação ambiental (Fig. 21.24). Embora a ecologia tenha tradicionalmente se focalizado nos sistemas locais e contemporâneos, ela tem recentemente expandido sua visão para abraçar os processos geográficos e históricos que tradicionalmente pertenceram às disciplinas da sistemática, da evolução, da biogeografia e da paleontologia.

## RESUMO

1. Os sistemas ecológicos refletem diversos processos regionais, bem como as histórias geológica e evolutiva, em adição aos resultados das interações locais das populações com seus ambientes e umas com as outras. Assim, a história e a geografia da vida proporcionam importantes contextos para compreender as comunidades biológicas.

2. A vida surgiu no início da história da Terra há 4,5 bilhões de anos, mas o registro fóssil abundante das formas de vida modernas aparece primeiramente cerca de 540 Maa, um ponto que marca o início da era Paleozoica. A era Mesozoica, durante a qual os répteis dominavam a Terra, começou cerca de 251 Maa; a era dos mamíferos, a era Cenozoica, começou 65 Maa.

3. A deriva continental mudou as posições dos continentes continuamente através da evolução da vida, abrindo e fechando vias de dispersão entre as massas continentais e as bacias oceânicas e grandemente alterando os climas na Terra.

4. Os animais e as plantas evoluíram independentemente em continentes diferentes durante os períodos prolongados de isolamento geográfico. Consequentemente, podemos distinguir seis grandes regiões biogeográficas, com floras e faunas distintas, que foram uma vez isoladas de outras massas de Terra.

5. O clima da Terra esfriou consideravelmente durante a última metade da era Cenozoica, fazendo com que as zonas de clima tropical se contraíssem para uma faixa equatorial mais estreita e fazendo as zonas de clima temperado e boreal se expandirem.

6. A tendência de resfriamento cenozoico culminou na Era do Gelo há dois milhões de anos, durante a qual os períodos alternados de glaciação avançaram e recuaram, causando substituições nas distribuições e extinções de muitas espécies no Hemisfério Norte.

7. A modelagem de nicho ecológico baseada na distribuição atual de espécies revela que muitas espécies não ocupam todas as áreas ambientalmente adequadas. Esta discrepância sugere que muitas populações de comunidades existem fora de equilíbrio com as mudanças climáticas.

8. O princípio da convergência estabelece que, a despeito de suas diferentes histórias de evolução independente, habitantes de ambientes semelhantes em diferentes continentes normalmente assemelham-se uns aos outros em forma e função, porque se adaptam a condições ecológicas semelhantes.

9. Parentes próximos podem se assemelhar uns com os outros tanto que não conseguem coexistir em comunidades locais, e podem estar muito dispersos ao longo dos gradientes ecológicos. Inversamente, espécies menos intimamente aparentadas mas com maiores diferenças ecológicas podem compartilhar recursos de forma tal que as permitam coexistir.

10. Se a diversidade da comunidade fosse regulada somente pelas interações locais entre as espécies, cujo resultado é determinado principalmente pelas condições ambientais, então a biodiversidade apresentaria convergência entre as regiões. A constatação de que isso não acontece demonstra que as histórias únicas e os cenários biogeográficos de cada continente influenciam a diversidade local.

11. A biodiversidade reflete um grande conjunto de processos locais, regionais e históricos de eventos operando numa hierarquia de escalas temporais e espaciais. A diversidade reflete a idade e a área de uma região. A diversidade moderna deixa as raízes principalmente nos ambientes tropicais, e o gradiente latitudinal na diversidade parcialmente reflete as barreiras adaptativas à invasão de ambientes mais estressantes.

12. O registro fóssil da diversidade regional às vezes revela uma estabilidade de longo prazo no número das espécies, particularmente em comparação com a troca de espécies através do tempo. Esta observação sugere que a diversidade regional é regulada dentro de limites amplos.

13. Compreender os padrões da diversidade de espécies exige a consideração da história de uma região e a integração do estudo da ecologia com as disciplinas relacionadas da sistemática, da evolução, da biogeografia e da paleontologia.

## QUESTÕES DE REVISÃO

1. Por que os ecólogos pensam que os efeitos históricos e evolutivos explicam melhor as características das espécies de mamíferos da Austrália do que os efeitos ambientais?

2. Ao estudar os padrões globais de diversidade, por que é importante compreender a deriva continental?

3. Qual é a relação entre a duração do tempo em que os modernos continentes ficaram conectados e a similaridade entre as espécies de cada continente?

4. Como o conhecimento dos padrões climáticos históricos afeta a nossa interpretação dos padrões atuais de diversidade de espécies?

5. O que a observação dos atributos convergentes entre espécies distantemente aparentadas nos diz acerca da evolução pela seleção natural?

6. Por que a similaridade de atributos iniciais entre espécies intimamente aparentadas frequentemente favorece a evolução da divergência de atributos?

7. De que forma a idade e a área de uma região afetam sua riqueza de espécies?

8. Como pode o registro fóssil nos informar acerca das diferenças atuais na diversidade entre as regiões temperadas e tropicais?

## LEITURAS SUGERIDAS

Ackerly, D. D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist* 163:654–671.

Ackerly, D. D., D. W. Schilck, and C. O. Webb. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology* 87: S50–S61.

Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Cavender-Bares, J., et al. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163:823–843.

Farrell, B. D., C. Mitter, and D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect–plant interface. *BioScience* 42:34–42.

- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
- Jablonski, D., K. Roy, and J. W. Valentine. 2006. Out of the tropics: Evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102–106.
- Latham, R. E., and R. E. Ricklefs. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity: Historical and Geographical Perspectives*, pp. 294–314. University of Chicago Press, Chicago.
- Latham, R. E., and R. E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy–diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67:325–333.
- Lomolino, M. V., B. R. Riddle, and J. H. Brown. 2006. *Biogeography*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Maherali, H., and J. N. Klironomos. 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316:1746–1748.
- Marshall, L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76:380–388.
- Mittelbach, G. G., et al. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381–2396.
- Mittelbach, G. G., et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315–331.
- Orians, G. H., and R. T. Paine. 1983. Convergent evolution at the community level. In D. J. Futuyma and M. Slatkin (eds.), *Coevolution*, pp. 431–458. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimatic envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.
- Pielou, E. C. 1991. *After the Ice Age*. University of Chicago Press, Chicago.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.
- Qian, H., and R. E. Ricklefs. 2000. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature* 407:180–182.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1–15.
- Ricklefs, R. E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity/environment relationship. *Ecology* 87:S3–S13.
- Ricklefs, R. E. 2007. History and diversity: Explorations at the intersection of ecology and evolution. *American Naturalist* 170:S56–S70.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Roy, K., and E. E. Goldberg. 2007. Origination, extinction, and dispersal: Integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist* 170:S71–S85.
- Svenning, J. C., and F. Skov. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7:565–573.
- Van Valkenburgh, B., and C. M. Janis. 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. In R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, pp. 330–340. University of Chicago Press, Chicago.
- Vermeij, G. J. 1991. When biotas meet: Understanding biotic interchange. *Science* 253:1099–1104.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist* 156:145–155.
- Webb, C. O., et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.
- Weir, J. T., and D. Schluter. 2007. The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* 315:1574–1576.
- Wiens, J. J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *American Naturalist* 170:S86–S106.
- Wiens, J. J., and M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639–644.
- Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36:519–539.