

Amazônia Através do Tempo: Elevação Andina, Mudanças Climáticas, Paisagem Evolução e Biodiversidade

A FLORESTA AMAZÔNICA É SEM DÚVIDA O ECOSISTEMA TERRESTRE MAIS RICO EM ESPÉCIES DO MUNDO, MAS O MOMENTO DA ORIGEM E AS CAUSAS EVOLUTIVAS DESSA DIVERSIDADE SÃO UMA QUESTÃO DE DEBATE. REVISAMOS AS EVIDÊNCIAS GEOLÓGICAS E FILOGENÉTICAS DA AMAZÔNIA E AS COMPARAMOS COM REGISTROS DE ELEVAÇÃO DOS ANDES. ESSA ELEVAÇÃO E SEU EFEITO NO CLIMA REGIONAL MUDARAM FUNDAMENTALMENTE A PAISAGEM AMAZÔNICA, RECONFIGURANDO OS PADRÕES DE DRENAGEM E CRIANDO UM VASTO INFLUXO DE SEDIMENTOS PARA A BACIA. NESTE SUBSTRATO “ANDINO”, DESENVOLVEU-SE UM MOSAICO EDÁFICO EM TODA A REGIÃO QUE SE TORNOU EXTREMAMENTE RICO EM ESPÉCIES, PARTICULARMENTE NA AMAZÔNIA OCIDENTAL. MOSTRAMOS QUE A ELEVAÇÃO ANDINA FOI CRUCIAL PARA A EVOLUÇÃO DAS PAISAGENS E ECOSISTEMAS AMAZÔNICOS, E QUE OS PADRÕES ATUAIS DE BIODIVERSIDADE ESTÃO PROFUNDAMENTE ENRAIZADOS NO PRÉ-QUATERNÁRIO.

Os remanescentes da floresta do Pleistoceno (“refúgio”) foram há muito tempo considerados responsáveis pela diversidade amazônica (1). Na década de 1990, os centros de diversidade, postulados como a principal evidência para a teoria do refúgio, mostraram ser uma amostra de fatos de artigos (2). Com o tempo, a teoria foi abandonada e uma origem mais antiga para a diversidade amazônica foi proposta (3). Talvez mais importantes, eventos de diversificação regional, como inferido do registro fóssil e dos estudos filogenéticos moleculares, principalmente antes do Pleistoceno (4, 5). Embora os mecanismos de diversificação permaneçam indescritíveis e a especiação possa ocorrer com barreiras (6) e mesmo sem barreiras claras (7), agora é geralmente reconhecido que o desenvolvimento da biota amazônica tem sido um processo longo e complexo (3, 8)

Em escala global, o Neogene (os 20 milhões de anos que precederam o Pleistoceno) foi um período definidor durante o qual grande parte da atual geografia e composição biótica foi formada (9). O processo de diversificação de espécies está fortemente ligado ao tectonismo e ao clima, tanto nos reinos terrestres (10, 11) quanto no marinho (12). A história geológica dinâmica da América do Sul deve, portanto, ser muito relevante para entender as origens da diversidade atual.

Avanços recentes nos campos da geologia e filogenética andina e amazônica avançaram em paralelo. A comunidade de geociências forneceu novos dados sobre a construção de montanhas nos Andes e sobre o momento e os tipos de mudanças bióticas e paleoambientais na Amazônia das terras baixas. Os climatologistas modelaram os padrões atmosféricos que resultaram da formação da barreira orográfica andina. Ao mesmo tempo, novas análises moleculares baseadas na variação da sequência de DNA de organismos vivos lançam mais luz sobre a sequência e o momento aproximado das diversificações.

Esses novos dados deixam claro que a história da elevação do Cenozóico dos Andes e seu efeito no clima regional (13, 14) tiveram um grande impacto na evolução da paisagem em todo o norte da América do Sul, incluindo a Amazônia (15, 16). Embora as ligações entre a orogenia andina e a diversificação neotropical tenham sido sugeridas há muito tempo (17), só recentemente os pesquisadores começaram a explorar árvores filogenéticas datadas

[por exemplo, (18, 19)], em combinação com cenários geológicos mais realistas e complexos (8, 20).

Aqui, revisamos o momento e a extensão da construção de montanhas no norte da América do Sul e a comparamos com evidências geológicas de bacias sedimentares na Amazônia. Exploramos as origens dos ecossistemas e da biodiversidade amazônica com o uso de uma combinação de conjuntos de dados geológicos (incluindo paleontológicos) e ecológicos, bem como filogenias moleculares datadas. Através da representação esquemática dessas descobertas, resumimos a evolução geológica desta área, descrevemos a estrutura etária de sua biodiversidade e fornecemos uma orientação para futuros estudos geológicos, biogeográficos e de conservação integrados.

Amazônia Antes da Influência Andina: Uma Paisagem Antiga Dominada pelo Rio

A área conhecida hoje como Amazônia já fez parte de uma região “pan-amazônica” muito maior, que, antes do final do Mioceno [até 10 milhões de anos atrás (Ma)], incluía a área das atuais bacias de drenagem da Amazônia, Orinoco e Magdalena (Fig. 1A). Às vezes, essa região se estendia para o sul, até a região norte do Paraná (21). Chamamos essa vasta área de pan-Amazonia porque sabemos pelo registro fóssil que existia uma fauna diversificada, cujos elementos agora estão restritos à Amazônia.

A maior parte da história geológica da Amazônia estava centrada no Cratão Amazônico, o núcleo de rocha dura na parte oriental da América do Sul, mas essa situação mudou durante o curso do Cenozóico. Após o rompimento continental (135 a 100 Ma), tanto o crescente Oceano Atlântico quanto os ajustes tônicos de placas ao longo da margem do Pacífico (22) causaram deformação dentro do Cratão Amazônico e, mais tarde, a formação dos Andes (figs. S1 a S4) (23). Os arquivos desta história regional são armazenados dentro de uma série de bacias de fronteira de tendência norte-sul ao longo dos Andes, nas bacias intracratônicas de tendência leste-oeste e no ventilador de submarinos da Amazônia no Atlântico (24–26).

O testemunho das mudanças pós-distensão no cráton são depósitos fluviais aluviais e trançados da Idade do Cretáceo que se acumularam nas bacias sedimentares leste-oeste. Esses sistemas de drenagem foram capturados em um rio tronco “revertido” com fluxo para o oeste (27), bastante diferente do atual rio Amazonas. A divisão de drenagem estava inicialmente situada no leste da Amazônia, mas durante os tempos do Paleógeno (~65 a 23 Ma) migrou para o oeste (25, 28), dando lugar ao precursor do moderno baixo rio Amazonas (Fig. 1, A e B). No final do Paleogene, a divisão continental estava localizada na Amazônia Central e nos rios amazônicos de fluxo leste e oeste (24).

Durante o Paleogênio, as partes ocidental e noroeste das planícies pan-amazônicas foram caracterizadas por condições fluviais alternadas e baías marinhas marginais (26). Fósseis mostram que uma fauna diversificada de mamíferos, incluindo roedores, marsupiais, ungulados e xenarthrans, existia na parte centro-oeste da pan-Amazônia [por exemplo, (29)]. Fósseis paleogênicos também revelam a diversificação de uma variedade de bagres de água doce, characins e ciclídeos agora proeminentes nas águas amazônicas (21, 30). Mamíferos típicos da América do Sul, como os xenarthrans (preguiças, tatus e formigas), bem como tartarugas podocnemídeas e grupos de plantas como *Nothofagus*, *Araucaria*,

Gunnera e Winteraceae, podem ter colonizado a América do Sul através da conexão do sul "Gondwanan" com a Antártica e a Austrália, que durou até o Eoceno Superior (31-33). Mas o papel da dispersão versus vicariância na formação de distribuições disjuntas no hemisfério sul é intensamente debatido. Apesar do isolamento continental ao norte durando até o Plioceno, ondas de imigrantes (por exemplo, morcegos e famílias de plantas como Malpighia-ceae, Fabaceae, Annonaceae e Rubiaceae) chegaram das regiões boreotropicais, enquanto roedores caviomorfos e primatas platirrinas possivelmente cruzaram o Atlântico da África (Fig. 2A).

Andean Uplift, um dos principais impulsionadores da mudança na paisagem amazônica e na biota

A elevação nos Andes Central e do Norte foi um processo parcialmente síncrono causado por placas Reajustes tectônicos [(23); veja também referências em (16)]. A subducção de placas ao longo da margem do Pacífico causou elevação nos Andes Centrais durante o Pa-leogene [65 a 34 Ma; veja as referências em (14, 16)].

A ruptura posterior da placa no Pacífico (~23 Ma) e a subsequente colisão das novas placas com as placas da América do Sul e do Caribe resultaram na intensificação da construção de montanhas nos Andes do Norte (fig. S1 para S4) (16). A construção da montanha atingiu o pico pela primeira vez nesta região no final do Oligoceno até o início do Mioceno (~23 Ma), em uma idade que coincide com a diversificação dos primeiros gêneros vegetais e animais de montanha modernos (Fig. 2B). No entanto, os picos mais intensos da construção da montanha andina seguiram durante o final do Mioceno médio (~12 Ma, Fig. 1C) e o início do Plioceno (~4,5 Ma, Fig. 1E e figos. S3 a S5) (16). A reorganização da placa acabou resultando no fechamento do Istmo do Panamá durante o Plioceno (em ~3,5 Ma) (34) e levou ao Grande Intercâmbio Biótico Americano (veja abaixo).

A construção de montanhas nos Andes gerou carga tectônica e espaço de acomodação renovado nas bacias de antelândia adjacentes. À medida que a construção da montanha progrediu e uma elevação crítica (~2000 m; figos. S3 a S5) foi superado, a precipitação aumentou ao longo do flanco oriental. Esse acoplamento de processos tectônicos e climáticos resultou em maior elevação, erosão e suprimento de água e sedimentos (13, 14, 35) e está de acordo com as mudanças no registro deposicional da bacia de frente da cadeia andina e da Amazônia (fig. S5). No entanto, o fluxo de sedimentos andinos que engoliu a Amazônia das terras baixas (36) não era contínuo; as bacias intramontanas e as bacias perimontanas podem ter capturado o influxo por períodos de milhões de anos, resultando em pulsos de deposição para o leste.

Paralelamente à elevação intensificada nos Andes, um grande pântano de lagos rasos e pântanos desenvolvidos na Amazônia Ocidental (Fig. 1C) (37). Esses novos ambientes aquáticos do "Pebas" o sistema foi colonizado irradiando rapidamente faunas invertebrados endêmicos compostas de moluscos e ostracodos (38). Este também foi o palco para uma fauna de répteis diversificada, incluindo ghariais, jacarés e tartarugas (Fig. 2A). Um dos representantes mais notáveis dessa fauna agora extinta foi Purussaurus, o maior jacaré conhecido, que atingiu ~12 m de comprimento (39).

O pântano fragmentou as florestas tropicais preexistentes, mas uma floresta diversificada que já tinha semelhança com a floresta moderna (em termos de composição da família das plantas) permaneceu à margem deste novo sistema aquático (15, 40). Embora menor do que no Paleogene, a diversidade de plantas (conforme indicado pelos tipos de pólen) atingiu o pico de 13 Ma, perto do final do Ótimo Climático do Mioceno Médio (Fig. 2A).

Evidências geoquímicas de conchas de moluscos indicam ainda que um tipo moderno de clima de monção já estava presente e forneceu um influxo sazonal de água para o sistema de zonas úmidas (41). Táxons terrestres, como xenarthrans, lagartixas Gonatodes e besouros de folhas, bem como peixes ciclídeos nos ambientes aquáticos, viveram e se diversificaram nas zonas úmidas (Fig. 2B e tabela S1).

Os táxons de ascendência marinha no Mioceno (42) ou anterior (43), como as arraias potamotrygonid, prosperaram nas terras úmidas de água doce da Amazônia. Períodos com salinidades um pouco elevadas também são indicados por foraminíferos bentônicos, cracas, moluscos marinhos (marginais) e a assinatura geoquímica nas conchas de moluscos (44). Esses invertebrados marinhos, no entanto, foram chegando de Neogene e desapareceram com a retirada de condições marinhas marginais. Outros indicadores de influência marinha nas zonas úmidas foram dinoflagelados, pólen de manguezais e icnofósseis marinhos. Reconstruções bio-geográficas baseadas em filogenias também se encaixam nesse cenário (8, 20, 42). Apesar de tais evidências, a extensão da influência marinha na Amazônia ainda é debatida (45).

No final do Mioceno médio (~12 Ma), a construção mais rápida e difundida das montanhas andinas levou ao pico de crescimento topográfico. Isso criou uma profunda incisão e erosão no cânion nos Andes Central e do Norte, especialmente nas Cordilheiras Orientais e na Venezuela

Andes (figs. S1 a S4) (16, 46), onde megafãs aluviais se desenvolveram (47, 48). Também coincidiu com o aumento das taxas de sedimentação nas bacias das terras andes, que eventualmente ficaram superlotadas. Em ~10 Ma, coincidindo com a queda global do nível do mar e o resfriamento climático, os sedimentos andinos chegaram à costa atlântica através do sistema de drenagem amazônica, e o rio Amazonas se estabeleceu totalmente em ~7 Ma (24, 49).

Enquanto isso, o pântano amazônico ocidental mudou de um lacustrino para um sistema fluvial ou fluvial (Fig. 1D) (37, 45, 50), que se assemelhava ao atual Pantanal no sul da Amazônia (45). Este chamado sistema "Acre" abrigava uma fauna de vertebrados aquáticos muito rica que incluía mega-dimensionados, caimaninos e tartarugas de pescoço lateral (39), que eventualmente diminuiu com o desaparecimento de megaúmidas na Amazônia Ocidental em ~7 Ma (Fig. 2A) (21, 38, 39). A maior parte da fauna endêmica de moluscos não conseguiu se adaptar às condições fluviais iniciais e foi fortemente reduzida em torno de 10 Ma (38). As plantas de inundação deste sistema eram dominadas por gramíneas (51) e eram habitadas por uma fauna xenarthran mais diversificada do que atualmente (52).

Evidências palinológicas preliminares indicam um aumento de ~10 a 15% na diversidade de plantas entre ~7 e 5 Ma, logo após as zonas úmidas terem sido substituídas por habitats florestais (Fig. 2A). Estudos moleculares de gêneros de árvores, como Guatteria (Annonaceae, ~250 espécies) e Inga (Fabaceae, ~300 espécies) mostram uma tendência

semelhante de diversificação após o desaparecimento das zonas úmidas amazônicas (53, 54). Isso sugere que o estabelecimento de condições terrestres na Amazônia Ocidental pode ter sido um pré-requisito importante para a diversificação da biota atual desta região. No entanto, os gatilhos reais da especiação nestes e em outros casos podem ter sido muito mais complexos, envolvendo fatores como adaptação do solo e interações planta-herbívoros (55).

A partir de então, a Amazônia Ocidental carregou as principais características geográficas da paisagem como a conhecemos hoje (Fig. 1, E e F). Ele mudou de um afogamento, alívio negativo para um alívio positivo incisado por um sistema fluvial cada vez mais entrincheirado com alta carga de sedimentos. No final do Mioceno, bons nadadores, como os proboscídeos, haviam cruzado o estreito relativamente pequeno que permaneceu entre a América Central e do Sul e estava na frente de uma grande onda de imigração (56, 57).

As cenas finais desta história são caracterizadas por uma maior elevação andina (Fig. 1F), fechamento do Istmo do Panamá (~3,5 Ma), as idades glaciais do Quaternário (2,5 a 0,01 Ma) e restrição de mega-fãs na zona da bacia do foreland. Isso, juntamente com processos neotectônicos na Amazônia Terras baixas (28), causou elevação dos depósitos de Neogene, desenvolvimento de sistemas generalizados de terraços fluviais e reajustes de padrões de rios, e levou à paisagem terrestre do tipo mosaico do presente (58). As fases de elevação aceleradas durante os últimos 10 Ma promoveram radiações espetaculares de plantas das terras altas, como tremons (59), bem como tanagers, abelhas e alguns roedores (Fig. 2B e tabela S1). Este também foi um período de extensa migração, quando tanto a Amazônia quanto os novos habitats montados nos Andes foram colonizados por táxons de ascendência norte-americana durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI) (56).

O GABI causou um declínio no número de famílias endêmicas de mamíferos da América do Sul durante o Plioceno e especialmente o Quaternário. No entanto, a diversidade genética geral dos táxons mamíferos da América do Sul permaneceu estável, e o número total de gêneros aumentou pela forte diversificação de táxons derivados dos imigrantes norte-americanos (56) (Fig. 2A). Estudos moleculares sugerem que muitas linhagens de aves também participaram do GABI (60, 61). Por outro lado, as plantas têm sido mais capazes de distribuição no exterior, e muitas linhagens cruzaram o Istmo do Panamá antes de seu fechamento final (62), enquanto outras provavelmente chegaram à América do Sul diretamente da África (63). Esses resultados, baseados em estudos moleculares e fósseis, sugerem que os imigrantes de outras massas de terra desempenharam um papel importante na assembléia histórica da biota amazônica (64).

A História Geológica Pode Nos Ajudar a Entender a Biodiversidade Atual na Amazônia?

Uma comparação dos padrões atuais de biodiversidade com unidades geológicas e edáficas mostra que as maiores concentrações de mamíferos terrestres e riqueza de anfíbios são encontradas em solos amazônicos ocidentais que se desenvolveram nos sedimentos do Neógeno (andinos) (Fig. 3A e figs. S6 e S7). Esses solos mostram uma variação muito maior nos níveis de nutrientes e estão em forte contraste com os solos geneticamente pobres em nutrientes no cráton na Amazônia Oriental (65). A produtividade florestal e a floresta dinâmica também é maior nesses solos (fig. S8), que sugere que a

composição do leito rochoso, a diversidade e a produtividade do ecossistema estão inter-relacionadas (66).

A geoquímica da água, a composição dos sedimentos e a fertilidade das planícies de inundação confirmam ainda mais a riqueza desproporcional de nutrientes do sistema andino versus a relativa pobreza de nutrientes no sistema aquático “cratônico” (67). Parece paradoxal que o antigo Cratão Amazônico, que teve a oportunidade de acumular táxons por um período muito mais longo do que as áreas jovens da Amazônia Ocidental, tenha menos espécies, gêneros e famílias.

Nutrientes e heterogeneidade do habitat são primordiais na diversidade amazônica, mas não são o único ingrediente. A diversidade de árvores (ou seja, a diversidade medida em parcelas de 1 ha) atinge picos na parte úmida e menos sazonal da Amazônia Ocidental (Fig. 3B), que sugere um papel para o clima na manutenção (e talvez também na condução) da diversidade (66). Por outro lado, os níveis mais altos de diversidade de mamíferos parecem pouco afetados pela sazonalidade das chuvas, desde o Equador sazonal até a Bolívia altamente sazonal (Fig. 3A e fig. S6D); isso sugere que fatores adicionais, como produtividade, precisam ser considerados.

Embora a transição de um sistema “cratônico” para um sistema dominado pelos andinos tenha sido uma mudança fundamental na evolução das paisagens amazônicas e da composição das espécies, todos os dados sugerem que essa mudança foi um processo complexo e gradual. A acumulação de espécies foi impulsionada por mais de um único mecanismo abrangente, e a biodiversidade amazônica certamente não era um subproduto apenas das eras glaciais do Pleistoceno, mas resultante de um período muito mais prolongado de evolução. No entanto, após a drenagem das zonas úmidas (final do Mioceno), a diversificação na Amazônia Ocidental deve ter sido particularmente rápida, já que a diversidade desta área supera em muito a diversidade nas áreas cratônicas.

Muitas questões de pesquisa pendentes sobre a Amazônia permanecem. Compreender os mecanismos subjacentes à montagem e evolução da biodiversidade amazônica continua a ser um grande desafio que exigirá uma colaboração científica interdisciplinar até então não realizada. Estudos evolutivos ligados a filogenias moleculares e conjuntos fósseis devem se concentrar em registros de Neogene e em áreas ricas em espécies, mas mal amostradas. Pesquisas futuras devem ser concentradas na interface entre as áreas do Cenozóico e do Cratônico, e na zona de transição entre os Andes e a Amazônia Ocidental (terras baixas) (fig. S6). Esta área, juntamente com a franja sul da Amazônia, tornou-se rapidamente ocupada por humanos, mas, no entanto, permanece cientificamente pouco conhecida.