

Filogeografia da Mata Atlântica

Phylogeography of the Atlantic Forest

Henrique Batalha Filho, Cristina Yumi Miyaki

Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP Brasil

Resumo. A filogeografia procura entender os princípios e os processos que governam a distribuição geográfica de linhagens intra-específicas ou de espécies próximas, baseada na distribuição espacial de genealogias gênicas. Estudos filogeográficos de alguns organismos da Mata Atlântica (MA) publicados até o momento têm apontado para a existência de três principais descontinuidades filogeográficas associadas às glaciações e atividades neo-tectônicas ocorridas no Quaternário. Entretanto, ainda é necessário agregar mais estudos filogeográficos de organismos desse bioma para ser possível traçar uma hipótese sobre a diversificação que gerou a diversidade na MA.

Palavras-chave. *Mata Atlântica, filogeografia, Quaternário.*

Abstract. Phylogeography aims to understand the principles and processes governing the geographic distribution of intra-specific or closely related species' lineages, based on the spatial distribution of gene genealogies. Some phylogeographic studies of Atlantic Forest (AF) organisms revealed three main phylogeographic discontinuities occurring in different organisms associated to glaciations and neo-tectonic activities during the Quaternary. However, it is still necessary to study more organisms from this biome to build a hypothesis on dynamics of diversification that generated the diversity in the AF.

Key words. *Atlantic Forest, phylogeography, Quaternary.*

Contato do autor:
rickbio@hotmail.com

Apoio: FAPESP, CNPq, CAPES

Recebido 03set10

Aceito 15dez10

Publicado 07nov11

Mata Atlântica: extensão e biodiversidade

A Mata Atlântica (MA) é um dos principais biomas do Brasil e se estende por toda porção leste do território brasileiro, incluído ainda Misiones na Argentina e o leste do Paraguai (Galindo-Leal e Câmara, 2005). Ela não faz fronteira com os outros biomas florestados da América do Sul e está circundada pela diagonal seca da América do Sul que é formada pelos biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, tornando a MA uma ilha florestada na porção leste do continente sul americano (Ab'Saber, 1977).

Sua extensão original era de aproximadamente 1.360.000 km², sendo 70% de sua cobertura de formações florestais arbóreas densas e o restante, áreas abertas e campos (Rizzini, 1997; MMA, 2002). A MA é uma das 25 áreas de maior biodiversidade (no inglês, *biodiversity hotspots*) reconhecidas no mundo (Myers e col., 2000) e abriga mais de 60% de todas as espécies terrestres do planeta (Galindo-Leal e Câmara, 2005).

Entretanto, a despeito desta diversidade, esse bioma vem sendo devastado desde a chegada dos primeiros europeus na costa brasileira por volta dos anos 1500. Atualmente a MA está reduzida a menos de 8% de sua extensão origi-

nal, sendo representada por fragmentos dispersos ao longo da costa brasileira, no interior da região Sul e da Sudeste, no sul dos estados de Goiás e de Mato Grosso do Sul, no interior dos estados do Nordeste e em Misiones na Argentina (MMA, 2002; Galindo-Leal e Câmara, 2005).

Atualmente a MA está entre os biomas mais ameaçados do mundo, e essa perda da biodiversidade pode trazer consequências danosas, tais como as perdas de ecossistemas, de populações, de variabilidade genética, de espécies e dos processos evolutivos que mantêm a biodiversidade (Galindo-Leal e Câmara, 2005). Estima-se que nos últimos 400 anos cerca de 250 espécies de aves, mamíferos, répteis e anfíbios foram extintas (Galindo-Leal e col., 2005).

Filogeografia: conceito e aplicações

A Biogeografia é uma ciência que procura entender a distribuição geográfica dos organismos, tanto no passado como no presente, e que padrões e processos ocorridos na Terra estão relacionados à biodiversidade que observamos atualmente (Brown e Lomolino, 2006). Com o advento das metodologias de Biologia Molecular surgiu um novo ramo da Biogeografia, a

Filogeografia.

O termo Filogeografia foi cunhado por Avise e col. (1987), e tem como objetivo entender os princípios e processos que governam a distribuição geográfica das linhagens intra-específicas ou de espécies próximas, baseada na distribuição espacial de genealogias gênicas (Avise, 2000). Nos últimos 10 anos essa área de investigação cresceu muito devido ao desenvolvimento de novos métodos de sequenciamento de DNA e conseqüente diminuição dos custos relacionados a essa metodologia. O marcador molecular inicial escolhido para os estudos filogeográficos de animais foi o DNA mitocondrial, pois possui algumas características que o torna mais adequado para o estudo, tais como ser herdado maternalmente, ser haplóide, não apresentar recombinação significativa, evoluir rapidamente e ser de fácil extração (Avise e col., 1987). Em plantas, os estudos filogeográficos têm focado no DNA de cloroplasto (Avise, 2008). Entretanto, existem alguns problemas ao uso de apenas um tipo de marcador molecular, pois a hipótese da história pode refletir somente a história do determinado marcador, e não a história dos organismos (Edwards e Beerli, 2000). Assim, diferentes marcadores podem resultar em genealogias diferentes e no caso dos estudos filogeográficos, como são diversificações recentes essa discordância entre marcadores é ainda mais expressiva.

Surgiu então a filogeografia multilocos com o intuito de tentar diminuir o efeito da estocasticidade de genealogias gênicas (revisado por Brito e Edwards, 2009). Essa abordagem utiliza vários marcadores dispersos ao longo do genoma nuclear e baseia-se em abordagens coalescentes complexas (Kuhner, 2009). Porém, existem alguns problemas associados ao DNA nuclear que podem atrapalhar as estimativas, tais como, altas taxas de recombinação (a recombinação gera haplótipos misturados e isso prejudica a análise das assinaturas demográficas históricas), genes parálogos (genes duplicados no genoma que tornam mais difícil estabelecer a homologia de genes de espécies diferentes), baixa taxa de mutação em comparação com o DNA mitocondrial e ainda um fenômeno conhecido como *incomplete lineage sorting*. Uma interpretação deste último fenômeno é que diferentes locos no genoma apresentam suas idiosincrasias associadas à taxa de mutação, ao tamanho efetivo populacional e a pressões seletivas, e isso resulta no fato de que alguns genes

refletem melhor a separação entre os organismos e outros não. Contudo, apesar destes problemas a filogeografia multilocos é considerada a mais adequada na reconstrução da história evolutiva das espécies, uma vez que ela permite recuperar diversas informações históricas e demográficas pelo acesso a um grande número de marcadores.

A filogeografia tem uma grande importância na genética da conservação, pois ela permite identificar populações geneticamente diferenciadas que podem ser consideradas unidades evolutivas (no inglês, *evolutionary significant units*, ESUs; Avise, 2000). Nesse sentido, as ESUs podem auxiliar na indicação de áreas para estabelecimento de unidades de conservação. Dados de estudos filogeográficos também podem ser utilizados para inferir a história geológica da terra, e complementar estudos de paleontologia e sistemática, criando assim, uma ponte entre as inferências micro e macro-evolutivas (Avise, 2008).

O estado da arte da filogeografia da Mata Atlântica

Poucos estudos filogeográficos de organismos da MA foram realizados até o momento, e por isso ainda não é possível levantar um padrão geral. Porém, estes estudos apontam para a existência de descontinuidades filogeográficas recorrentes para diferentes grupos de organismos tais como: abelhas (Batalha-Filho e col., 2010), anfíbios (Carnaval e col., 2009; Thomé e col., 2010), répteis (Pellegrino e col., 2005; Graziotin e col., 2006), aves (Cabanne e col., 2007, 2008), morcegos (Martins e col., 2009) e plantas (Ribeiro e col., 2010). A figura 1 mostra a localização geográfica aproximada das três principais descontinuidades filogeográficas observadas na MA recorrentes em diferentes táxons.

A principal hipótese de diversificação utilizada por estes estudos para explicar as descontinuidades observadas foi a teoria dos refúgios florestais (Haffer, 1969; Vanzolini e Williams, 1970; Brown e Ab'Sáber, 1979). Segundo a teoria, os refúgios são ilhas de florestas densas úmidas isoladas por vegetação aberta. Essas florestas úmidas se retraíam durante os períodos de máximo glacial (formando os refúgios) e se expandiriam durante os períodos mais quentes (períodos interglaciais), enquanto as áreas de vegetação aberta se comportavam de maneira contrária. Como os períodos seriam cíclicos,

a expansão e a retração da vegetação também seriam cíclicas. Assim, espécies dependentes de ambientes florestais teriam acompanhado esses ciclos de retração e expansão das florestas durante o Pleistoceno, fazendo com que populações associadas a diferentes refúgios se diversificassem de maneira alopátrica caso o tempo de isolamento tenha sido suficiente para acumular diferenças entre elas.

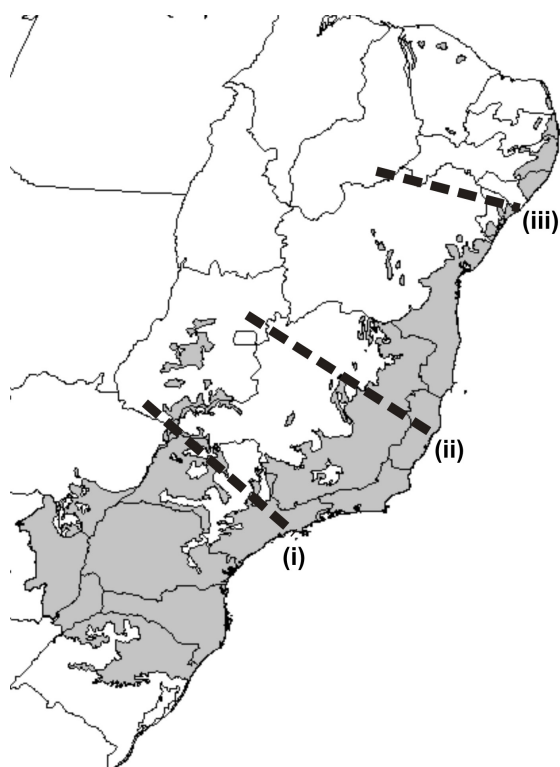


Figura 1. Localização geográfica aproximada das principais descontinuidades filogeográficas na Mata Atlântica. Em cinza a área original da Mata Atlântica. As linhas pontilhadas representam as descontinuidades. Descontinuidade (i) observada por Grazziotin e col. (2006), Cabanne e col. (2007, 2008), Carnaval e col. (2009), Martins e col. (2009), Batalha-Filho e col. (2010) e Thomé e col. (2010). Descontinuidade (ii) observada por Cabanne e col. (2007, 2008), Carnaval e col. (2009) e Thomé e col. (2010). Descontinuidade (iii) observada por Cabanne e col. (2008) e Carnaval e col. (2009).

Carnaval e Moritz (2008) realizaram um estudo com modelagem paleoclimática do último máximo glacial para a MA (21 mil anos atrás) e revelaram a existência de putativos refúgios florestais pleistocênicos no corredor central da MA (Bahia) e no Pernambuco. Os autores ainda mostraram a provável existência de uma região florestada instável em São Paulo durante o final do Pleistoceno. Entretanto, os autores não incorporaram no modelo diferenças no gradiente altitudinal, o que possivelmente resultou na ausência de áreas florestadas estáveis ao sul da

MA. A localização dessas possíveis zonas de estabilidade florestal durante o último máximo glacial (refúgios) é congruente com a distribuição geográfica de linhagens genéticas de estudos filogeográficos de pássaros e de anfíbios (Cabanne e col., 2007, 2008; Carnaval e col., 2009). Entretanto, no estudo filogeográfico de uma serpente da MA a data estimada do evento vicariante foi mais antiga que o último máximo glacial (Plioceno; Grazziotin e col., 2006). Há ainda outros trabalhos em que a hipótese de diversificação por neo-tectonismo foi evocada para explicar os resultados (Batalha-Filho e col., 2010; Thomé e col., 2010). Finalmente há exemplos de aves sem estrutura genética populacional (Batalha-Filho e Miyaki, com. pess.) e com diferenciação genética mais antiga que o Pleistoceno (Amaral e col, com. pess.).

De acordo com Moritz e col. (2000) a existência, a localização e o tamanho dos refúgios ecológicos durante os máximos glaciais são dependentes das tolerâncias ecológicas e ambientais de cada espécie. Ou seja, embora existam espécies que possuam distribuições geográficas bastante similares, o efeito dos ciclos glaciais e de outros fatores depende do nicho ecológico em que cada táxon está inserido. Portanto, a interpretação dos dados filogeográficos depende da existência de informações sobre a biologia dos organismos.

Assim, podemos concluir que o entendimento da história evolutiva da MA não é uma tarefa simples, e que possivelmente deve existir vários padrões de diversificação. Deste modo, somente com a compilação de um grande número de estudos filogeográficos detalhados utilizando-se diferentes táxons será possível hipotetizar a dinâmica de diversificação que gerou a grande diversidade neste bioma.

Agradecimentos

Agradecemos ao professor Silvio S. Nihei pelo convite para submeter a presente revisão. Também somos gratos aos dois revisores: Felipe M. Martins e Leopoldo F. B. Marchelli pelos comentários. Agradecemos a FAPESP, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro. HBF agradece a FAPESP pela concessão da bolsa de doutorado.

Contribuição dos autores

Redação do artigo: Henrique Batalha Filho e Cristina Yumi Miyaki. Figuras: Henrique Batalha Filho.

Bibliografia

- Ab'Saber, A. N. (1977). Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 53, 1-23.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A. e Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 489-522.
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: the History and Formation of Species*. Cambridge: Harvard University Press.
- Avise, J.C. (2008). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36, 3-15.
- Batalha-Filho, H., Waldschmidt, A. M., Campos, L. A. O., Tavares, M. G. e Fernandes-Salomão, T. M. (2010). Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, 534-547.
- Brito, P. H. e Edwards, S. V. (2009). Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica* 135, 439-455.
- Brown, K.S. e Ab'Sáber, A. N. (1979). Ice - ages forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological, and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas* 5, 1-30.
- Brown, J. H. e Lomolino, M. V. (2006). *Biogeografia*. 2ª ed. Trad: Iulo Feliciano Afonso. Ribeirão Preto: FUNPEC Editora.
- Cabanne, G. S., Santos, F. R. e Miyaki, C. Y. (2007). Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 73-84.
- Cabanne, G. S., d'Horta, F. M., Sari, E. H. R., Santos, F. R. e Miyaki, C. Y. (2008). Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49, 760-773.
- Carnaval, A. C. e Moritz, C. (2008). Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35, 1187-1201.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T. e Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323, 785-789.
- Edwards, S. V. e Beerli, P. (2000). Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. *Evolution* 54, 1839-1854.
- Galindo-Leal, C. e Câmara, I. G. (2005). Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. Capítulo 1. In: Galindo-Leal, C. e Câmara, I.G. (Eds). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*. Belo Horizonte: Conservação Internacional, 3-11 pp.
- Galindo-Leal, C., Jacobsen, T. R., Langhammer, P. F. e Olivieri, S. (2005). Estado dos hotspots: a dinâmica da perda de biodiversidade. Capítulo 2. In: Galindo-Leal, C. e Câmara, I. G. (Eds). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*. Belo Horizonte: Conservação Internacional, 12-23 pp.
- Grazziotin, F. G., Monzel, M., Echeverrigaray, S. e Bonatto, S. L. (2006). Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Ecology* 15, 3969-3982.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- Kuhner, M. K. (2009). Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 86-93.
- Martins, F. M., Templeton, A. R., Pavan, A. C. O., Kohlbach, B. C. e Morgante, J. S. (2009). Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology* 9, 294.
- MMA. (2002). Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias Para a Conservação, Utilização Sustentável e Repartição dos Benefícios da Biodiversidade nos Biomas Brasileiros. Brasília: MMA/SBF.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. e Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 533-563.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. e Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Waite, A. N., Morando, M., Yassuda, Y. Y. e Sites, J. W. (2005). Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 13-26.
- Ribeiro, R. A., Lemos-Filho, J. P., Ramos, A. C. S. e Lovato, M. B. (2010). Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity* 1-12.
- Rizzini, C. T. (1997). *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Rio de Janeiro: Editora Âmbito Cultural.
- Thomé, M. T. C., Zamudio, K. R., Giovanelli, J. G. R., Haddad, C. F. B., Baldissera Jr., F. A. e Alexandrino, J. M. B. (2010). Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 1018-1031.
- Vanzolini, P. E. e Williams, E. E. (1970). South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria: Iguanidae). *Arquivos de Zoologia de São Paulo* 19, 1-298.