A MÁQUINA DO TEMPO BIOLÓGICA

INTEGRAÇÃO DA ECOLOGIA, DA EVOLUÇÃO E DA OCEANOGRAFIA ATRAVÉS DE SUAS DIFERENTES ESCALAS DE TEMPO



Por Moriaki Yasuhara, Huai-Hsuan May Huang, Pincelli Hull, Marina C. Rillo, Fabien L. Condamine, Derek P. Tittensor, Michal Kučera, Mark J. Costello, Seth Finnegan, Aaron O'Dea, Yuanyuan Hong, Timothy C. Bonebrake, N. Ryan McKenzie, Hideyuki Doi, Chih-Lin Wei, Yasuhiro Kubota, e Erin E. Saupe

Tradução de Simone Nunes Brandão e Brunno Luz Anunciação

A geologia marinha e a biologia marinha têm origens comuns. O icônico herói fundador desta conexão foi Charles Darwin.

- Berger, 2011

RESUMO. O escopo temporal das observações diretas nos ecossistemas marinhos é inerentemente limitado. No entanto, as atuais mudanças antropogênicas globais exigem urgentemente uma melhor compreensão dos padrões de longo prazo, uma melhor compreensão da relação entre o clima e a biodiversidade, e o conhecimento das consequências evolutivas de nossas ações. Os testemunhos de sedimentos podem contribuir para esta compreensão, ao vincular dados sobre as respostas da biota marinha às mudanças ambientais e climáticas do passado (através de reconstruções paleoambientais e paleoclimáticas). Devido à sedimentação contínua nos ambientes marinhos profundos e a robustez das estimativas das idades das diferentes camadas de sedimentos, os estudos de testemunhos de sedimentos têm o potencial de reconstruir a dinâmica dos climas e dos ecossistemas do passado em escalas de tempo que vão de séculos a milhões de anos. No presente estudo, revisamos a "paleobiologia da perfuração oceânica" e seus avanços recentes - uma ciência sintética com potencial para iluminar a interação e a importância relativa dos fatores ecológicos e evolutivos durante períodos em que ocorreram mudanças globais. O clima, especificamente a temperatura, parece ter exercido controle sobre os ecossistemas marinhos do Cenozóico em escalas de tempo de milhões de anos, de milênios, e de séculos, e parece continuar sendo importante na escala antropogênica. Embora este certamente não seja o único fator que controla as dinâmicas da biodiversidade, a importância da temperatura é grande em ecossistemas marinhos rasos e de mar profundo.

INTRODUÇÃO

Desde a viagem do HMS Beagle (1831-1836), as expedições oceânicas forneceram novos insights sobre os processos geológicos e biológicos. A expedição do HMS Challenger (1872-1876) foi uma das primeiras a coletar sistematicamente numerosas amostras de sedimentos e organismos marinhos de todo o mundo (Figura 1), criando o cenário para a oceanografia contemporânea, a paleoceanografia e a biologia marinha (Macdougall, 2019). A expedição sueca do Albatross (1947-1948) expandiu os insights da Challenger, extraindo os primeiros testemunhos de sedimentos do oceano profundo, que abrangeram centenas de milhares de anos de sedimentação, e tornaram possíveis estudos paleoceanográficos e micropaleontológicos pioneiros (Arrhenius, 1952; Emiliani, 1955; Parker, 1958; Olausson, 1965; Benson e Sylvester-Bradley, 1971; Benson, 1972; Berger, 2011). Os testemunhos de sedimentos são colunas verticais de sedimentos coletados através de técnicas desenvolvidas para perfurar o fundo do mar (Figura 1). A expedição Albatross fez uso de um protótipo de testemunhador com pistão, projetado por Kullenberg, e capaz de recuperar uma coluna com mais de 10 m de sedimento (Revelle, 1987).

Desde a expedição do navio oceanográfico Albatross, inúmeros testemunhos de sedimento de mar profundo foram coletados em expedições de perfuração, e estas amostras foram depositadas em instituições oceanográficas (Berger, 2011). Estas coleções possibilitaram análises das mudanças climáticas do passado em escala global, como a reconstrução das condições do oceano no contexto global durante a última era glacial pelo projeto CLIMAP (CLIMAP: Long range Investigation, Mapping and Prediction; o que seria em Português, em uma tradução livre, "Investigação, Mapeamento e Previsão de Larga Escala", CLIMAP Project Members, 1976, 1984). O mesmo material também possibilitou investigações sobre dinâmicas de espécies e de comunidades ao longo de diferentes escalas temporais. Por exemplo, o geólogo Ruddiman (1969) usou registros de foraminíferos planctônicos coletados em sedimentos superficiais (ou seja, no fundo marinho, as amostras da camada mais superficial dos sedimentos, e que está em contato com a coluna d'água) do Atlântico Norte, para investigar padrões espaciais de espécies atuais em larga escala espacial, uma contribuição pioneira para a ciência que agora é conhecida como macroecologia (Brown e Maurer, 1989; Brown, 1995; Yasuhara et al., 2017b). A análise de Ruddiman sobre a diversidade dos foraminíferos planctônicos foi possível porque muitas reconstruções paleoclimáticas,

como CLIMAP, utilizam a distribuição atual e a abundância relativa de espécies de microfósseis como indicadores paleoambientais (Caixa 1). Consequentemente, o CLIMAP e outros projetos relacionados (por exemplo, o projeto PRISM do Plioceno ou "Pesquisa, Interpretação e Mapeamento Sinóptico do Plioceno") geraram conjuntos de dados globais abrangentes de censos de comunidades de microfósseis em vários períodos da história da Terra, incluindo os dias atuais, o Último Máximo Glacial e o Plioceno (CLIMAP Project Members, 1976, 1984; Dowsett et al., 1994, 2013). A principio, estes dados não eram estudados na perspectiva biológica, apesar disto, mais tarde, estes se mostraram essenciais no estudo dos padrões de biodiversidade do presente (Rutherford et al., 1999; Fenton et al., 2016; Tittensor et al., 2010) e do passado (Yasuhara et al., 2012c, 2020) em escalas globais e regionais.

As perfurações científicas no oceano começaram com o lançamento internacional do Deep Sea Drilling Project (DSDP, ou Projeto de Perfuração no Mar Profundo em 1968, seguido pelo Ocean Drilling Program (ODP, ou Programa de Perfuração Oceânica) em 1983, o Integrated Ocean Drilling Program (IODP, ou Programa Integrado de Perfuração Oceânica) em 2003, e o International Ocean Discovery Program (IODP, ou Programa Internacional de Descoberta do Oceano) em 2013 (Becker et al., 2019). Estes projetos permitiram aos cientistas recuperar sequências de sedimentos de até vários quilômetros de comprimento, abrangendo cerca de 170 milhões de anos (Figura 1; Becker et al., 2019; Clement e Malone, 2019). A perfuração científica do oceano é considerada uma das colaborações científicas internacionais de maior sucesso já realizada (Berger, 2011), e forneceu dados marinhos inigualáveis em escala global, que resultaram em inúmeras publicações (> 11.000 artigos revisados por pares; Clement e Malone, 2019; Koppers et al., 2019).

Nos últimos 10 anos, a integração de dados paleoceanográficos e paleobiológicos de sedimentos de mar profundo proporcionou uma melhor compreensão da coevolução dos sistemas marinhos e sua biota. Revisamos no pre-



de microscópio estereoscópico (ou seja, "lupa")



FIGURA 1. (a) Visão geral da coleta e processamento de testemunhos de sedimentos para pesquisas micropaleontológicas. Ilustrações de *Simon J. Crowhurst and the Godwin Laboratory*. (b) Amostras de sedimentos do fundo do oceano coletadas com uma draga durante a expedição HMS Challenger em 21 de março de 1876, no Atlântico Sul. Amostra número M.408 da coleção Ocean Bottom Deposit (OBD) mantida pelo *The Natural History Museum* de Londres (para mais informações, consulte Rillo et al. 2019). (c) Resíduos da fração de tamanho areia de uma amostra de sedimento de mar profundo do Pleistoceno do Sítio 925 do ODP no Oceano Atlântico equatorial, que consiste de numerosas carapaças de microfósseis. Barra de escala: 1 mm.

sente artigo estes esforços com o fim de facilitar a compreensão da interação entre as mudanças climáticas e a biosfera marinha em escalas de tempo longas e curtas. Nossa revisão é estruturada temporalmente e foca na influência do clima sobre a biodiversidade em escalas de tempo de milhões de anos, milênios, séculos e escalas mais curtas. Terminamos com uma discussão sobre como as mudanças esperadas para o Antropoceno podem ser melhor estimadas através da compreensão da dinâmica da biodiversidade de mar profundo em escalas de tempo curtas.

DINÂMICA BIÓTICA EM ESCALAS DE MILHÕES DE ANOS

A quantificação de como e por qual motivo a biodiversidade variou ao longo da história da Terra é uma questão fundamental para a macroecologia e para a macroevolução. Amostras de perfurações oceânicas com finalidade científica forneceram um conhecimento sem precedentes destas dinâmicas em escalas de tempo de milhões de anos, particularmente em resposta às mudanças de larga escala no clima global e na tectônica (Figura 2; Kucera e Schönfeld, 2007; Norris, 2000; Fraass et al., 2015; Lowery et al., 2020). Em geral, a correlação entre as mudanças climáticas do Cenozóico e os níveis de biodiversidade em vários clados marinhos sugere que o clima controla a dinâmica da diversificação em escalas de tempo longas (Caixa 2 e Figura 3). Temperaturas mais altas geralmente correspondem a níveis mais elevados de biodiversidade (Caixa 2). No entanto, os mecanismos precisos responsáveis por este acoplamento continuam alvo de debate. Uma possível explicação é que temperaturas mais altas poderiam aumentar a eficiência metabólica e consequentemente a reprodução, o que potencialmente resultaria em um aumento na taxa de especiação e, portanto, na riqueza de espécies (Allen et al., 2002; Yasuhara e Danovaro, 2016).

Além de regular os padrões temporais da biodiversidade, as mudanças climáticas do Cenozóico afetaram os padrões espaciais da biodiversidade marinha. Por exemplo, as mudanças climáticas de larga escala parecem ser responsáveis pela quebra de um dos paradigmas mais importantes da ecologia, o gradiente latitudinal da biodiversidade (GLB) de um padrão de diversidade unimodal com pico nos trópicos (Hillebrand, 2004a, b; Saupe et al., 2019) que, no oceano, muitas vezes tem uma diminuição no equador, resultando em um padrão bimodal (Rutherford et al., 1999; Worm et al., 2005; Chaudhary et al., 2016, 2017; Worm e Tittensor, 2018; Rogers et al., 2020; Yasuhara et al., 2020). Evidências, que vêm se acumulando ao longo do tempo, sugerem que o GLB era menos acentuado durante os períodos quentes (por exemplo, Eoceno, Plioceno) e mais acentuado durante os períodos frios (por exemplo, o Último Máximo Glacial de 20.000 anos atrás; Yasuhara et al., 2012c; Fenton et al., 2016; Lam e Leckie, 2020; Meseguer e Condamine, 2020), provavelmente refletindo um grau de heterogeneidade climática (Saupe et al., 2019). O padrão do GLB com alta diversidade nos trópicos e diversidade mais baixa fora dos trópicos ocorre no Oceano pelo menos desde o Eoceno tanto para o bentos de mar profundo (~37 milhões de anos atrás [Ma]; Thomas e Gooday, 1996) como para o plâncton (~48-34 Ma; Fenton et al., 2016; Figura 3). Notavelmente, a origem do GLB observado hoje no mar profundo é anterior à transição Eoceno-Oligoceno (Thomas e Gooday, 1996), sugerindo que este se originou com a abertura da Passagem de Drake há ~41 Ma (Scher e Martin, 2006; Figura 2), ao invés das mudanças climáticas na transição Eoceno-Oligoceno (Figura 3). De fato, a abertura e o fechamento de importantes passagens marinhas (Figura 2) alteraram a distribuição de organismos marinhos em ambientes rasos e profundos durante todo o Cenozóico, tanto longitudinalmente (por exemplo, as passagens marinhas do mar de Tétis e da América Central), como latitudinalmente (por exemplo, as passagens marinhas do Ártico, O'Dea et al., 2007; Renema et al., 2008; Yasuhara et al., 2019b).

Embora diversas evidências sugiram que o clima seja um fator primário que influenciou as mudanças da biodiversidade no Cenozóico, certamente ele não é o único determinante da dinâmica da biodiversidade (por exemplo, Ezard et al., 2011; Condamine et al., 2019; Lam e Leckie, 2020). Interações ecológicas, além do clima, por exemplo, influenciam a macroevolução de foraminíferos planctônicos (Ezard et al., 2011). Mais estudos sobre características bióticas permitirão análises sobre a importância relativa de fatores abióticos (por exemplo, o clima) versus fatores bióticos na formação de ecossistemas e suas mudanças ao longo do tempo (Schmidt et al., 2004), bem como análises da relação entre a biodiversidade e a dinâmica do ecossistema (Henehan et al., 2016; Yasuhara et al., 2016; Alvarez et al., 2019).

Microfósseis são restos microscópicos de organismos ou de suas partes preservados no registro fóssil. Os microfósseis mais amplamente estudados são estruturas biomineralizadas com alto potencial de fossilização produzidas por uma grande variedade de organismos, incluindo organismos planctônicos fotossintéticos, como cocolitóforídeos e diatomáceas, vários eucariotos unicelulares mixo e heterotróficos (classicamente chamados de protistas), como foraminíferos planctônicos e bentônicos, radiolários planctônicos, e pequenos metazoários como os ostracodes bentônicos (pequenos crustáceos bivalves; Yasuhara et al., 2017b). Os dinoflagelados (plâncton auto, mixo e heterotrófico) também produzem microfósseis abundantes na forma de cistos de resistencia de parede orgânica resistente (e ocasionalmente biomineralizados) (de Vernal, 2013). Muitos microfósseis representam partes de organismos maiores, como escamas e dentes de peixes (Field et al., 2009; Sibert et al., 2017) e dentículos de tubarões (Dillon et al., 2017), conhecidos como ictiolitos. Embora o pólen e os esporos tenham origem terrestre, estes também costumam ser preservados em sedimentos marinhos e em sedimentos de ambientes de água doce (Sánchez Goñi et al., 2018).

Os microfósseis são abundantes nos testemunhos de sedimentos de mar profundo e, em muitos casos, constituem uma grande proporção do sedimento em si (Figura 1; por exemplo, ver Marsaglia et al., 2015). Assim sendo, centenas de milhares a milhões de indivíduos plânctonicos podem ser encontrados em um grama de sedimento de mar profundo. Devido à excelente preservação e alta abundância em testemunhos de sedimentos, os microfósseis são ferramentas essenciais para a estimativa das idades destes sedimentos ou rochas sedimentares, e também para a reconstrução de ambientes do passado. A primeira e a última ocorrência de espécies-chave e grupos de espécies-chave são usadas para deter-

CAIXA 1. MICROFÓSSEIS

minar as idades dos sedimentos em testemunhos (Berggren et al., 1995; Motoyama, 1996), enquanto elementos-traço e a composição isotópica dos microfósseis são usados para reconstruir a história paleoceanográfica a partir de testemunhos de sedimentos em relação a, por exemplo, temperatura, salinidade e volume de gelo pólos (Figura 2; por exemplo, Zachos et al., 2001; Lisiecki e Raymo, 2005; Norris et al., 2013). Da mesma forma, as altas abundância e diversidade de grupos de microfósseis preservados em pequenas quantidades de sedimento (Figura 1) permitem a avaliação quantitativa da composição e da dinâmica de comunidades do passado em uma gama de escalas espaciais e temporais, conforme revisado no presente artigo.

Embora os microfósseis sejam objetos ideais para análises macroecológicas e macroevolutivas, seu estudo é limitado pela compreensão restrita das histórias de vida e das ecologias da maioria das espécies, pela constante evolução dos conceitos de espécie, pela falta de propostas filogenéticas para a maioria dos clados, e pelo baixo potencial de preservação dos outros organismos (que não microfósseis) na comunidade (ou seja, a maioria do ecossistema não chega a ser preservada no registro fóssil). Apesar destas limitações, quase todos os grupos tróficos ou funcionais das comunidades marinhas estão representados por pelo menos um grupo de microfósseis (ou seja, organismos pequenos com alto potencial de fossilização), fornecendo uma base sólida para a síntese macroecológica e macroevolutiva. Exceções importantes são os procariotos e os vírus, que não ficam preservados no registro fóssil. A obtenção de informações sobre a história destes grupos requer abordagens alternativas, como o uso de biomarcadores orgânicos no caso de alguns clados procariotos ou de DNA antigo (ancient DNA, em Inglês) (Armbrecht, 2020, nesta edição).



Principais eventos tectônicos incluem:

- Abertura do Estreito da Tasmânia (33,5–33,7 Ma; Cronin, 2009)
- Abertura do Estreito de Drake (a conexão em águas rasas começou há ~41 Ma e a conexão em águas profundas foi estabelecida há ~30 Ma; Scher e Martin, 2006; Yasuhara et al., 2019a)
- · Colisão Austrália-Pacífico-Eurásia (Aus-Pac-Eur CO, ~23 Ma; Renema et al., 2008)
- Colisão Arabia-Anatolia (Ara-Ana CO, ~20 Ma; Renema et al., 2008)
- Abertura do Estreito de Fram (20–10 Ma; Yasuhara et al., 2019a)
- Última fase de elevação do Himalaia (15-10 Ma; Tada et al., 2016)
- Fechamento da passagem marinha do mar de Tethys (~19 Ma; Harzhauser et al., 2007; Yasuhara et al., 2019b)
- Abertura do Estreito de Bering (7,4–4,8 Ma; Yasuhara et al., 2019a)
- Fechamento da passagem marinha da América Central (CAS, ~25 Ma; O'Dea et al., 2016)
- Conclusão da Formação do Istmo do Panamá (~3 Ma; O'Dea et al., 2016; Jaramillo, 2018)

Principais eventos climáticos incluem:

- PETM: Máximo Térmico do Paleoceno-Eoceno (55,5 Ma; Cronin, 2009)
- EECO: Ótimo Climático do Eoceno (52–50 Ma; Cronin, 2009)
- Transição Eoceno-Oligoceno (EOT, ~34 Ma)
- AMOC: Início da Circulação Termohalina Meridional do Atlântico (~34 Ma; Hutchinson et al., 2019)
- Evento Mi–1 (23 Ma; Cronin, 2009)
- MMCO: Ótimo Climático do Mioceno Médio (18–14 Ma; Cronin, 2009)
- Intensificação da Monção do Leste Asiático (15–10 Ma; Tada et al., 2016)

- Ótimo Climático do Plioceno Médio (MPTO, 4,5–3 Ma; Cronin, 2009)
- MPT: Transição do Pleistoceno Médio (MT, 1,2–0,7 Ma; Elderfield et al., 2012)
- Evento Mid-Brunhes (MBE) (Evento Mid-Brunhes, 0,43 Ma; Holden et al., 2011)

Principais eventos bióticos incluem:

- Extinção de foraminíferos de mar profundo no Paleoceno / Eoceno (P/E foram Ext.) (Thomas, 2007)
- Turnover de foraminiferos de mar profundo no Eoceno / Oligoceno (E/O foram turnover) (Thomas, 2007)
- Extinção de corais caribenhos no Oligoceno / Mioceno (O/M Caribbean coral Ext.) (Johnson et al., 2009)
- Turnover de foraminíferos do mar profundo do Mioceno Médio (Mid-Mio foram turnover) (~15 Ma; Thomas, 2007)
- Hotspot do Oeste do Tethys (Mesozóico a ~30 Ma; Renema et al., 2008)
- Hotspot do Arquipélago Indo-Australiano (IAA) (23–0 Ma; Renema et al., 2008; Yasuhara et al., 2017a)
- Hotspot Arábico (23-16 Ma; Renema et al., 2008),
- Extinção Pós-Istmo do Caribe (2–1 Ma; O'Dea et al., 2007)
- Extinção de Foraminíferos do Mar Profundo na Transição do Pleistoceno Médio (1,2–0,7 Ma; Hayward et al., 2007),
- Evento Mid-Brunhes do Árctico (0,43 Ma; Cronin et al., 2017)
- Turnover de ostracodes de mar profundo do Mar do Japão (JS) (0,43 Ma; Huang et al., 2018)

Mantos de gelo:

 As durações dos mantos de gelo do Hemisfério Norte (NH) e da Antártica são de Zachos et al. (2001).



FIGURA 2. Mudanças globais e principais eventos do Cenozóico. (a) Resumo do Cenozóico e (b) Plio-Pleistoceno. Os registros globais dos isótopos de oxigênio em águas profundas são de Zachos et al. (2001) para (A), e da *stalk* LR04 de Lisiecki e Raymo (2005) para (b). Os principais eventos tectônicos (verde), climáticos (azul claro), bióticos (vermelho) e do manto de gelo (roxo) são ilustrados nesta figura. (c) Mapas paleogeográficos de Leprieur et al. (2016). Azul claro: oceano tropical profundo. Amarelo: recifes tropicais rasos. Branco e cinza claro: oceano profundo e águas rasas fora da fronteira tropical, respectivamente.

DINÂMICA BIÓTICA EM ESCALAS DE MILHARES DE ANOS

Além de fornecer informações sobre a dinâmica da biodiversidade e do clima em escalas de milhões de anos, amostras de testemunhos de sedimento também fornecem informações na escala de milênios. Variações na órbita da Terra ao redor do Sol resultaram em mudancas no clima ao longo da história da Terra em escalas de tempo de 10.000 a 100.000 anos, o que está bem documentado nos registros de microfósseis bentônicos de δ^{18} O (Figura 2B; Raymo et al., 2004; Lisiecki e Raymo, 2005). As condições superficiais e profundas do oceanos mudam de acordo com a forçante orbital do clima global, da mesma forma que mudam as correntes oceânicas e as bio-províncias (em outras palavras, as regiões ou províncias biogeográficas) (Cronin, 2009). Estas mudanças no Oceano são acompanhadas por mudanças na composição das comunidades de organismos marinhos, e os microfósseis destes organismos então indicam as mudanças climáticas nas escalas orbitais (Cronin et al., 1996, 1999; Cronin e Raymo, 1997). A forçante orbital impactou de forma repetida a estrutura das comunidades, com assembléias de microfósseis demonstrando que comunidades semelhantes ocorrem repetidamente em condições ambientais semelhantes (Cronin et al., 1996; Beaufort et al., 1997; Yasuhara e Cronin, 2008; Huang et al., 2018). Esta associação estreita sugere que o clima seja um fator chave para a biodiversidade marinha, com assembléias semelhantes provavelmente refletindo um processo em que as espécies individualmente ocorrem sob suas condições ótimas. Estudos de séries temporais em escala de tempo orbital, por exemplo, mostram consistentemente que a temperatura, e não a produtividade, é o melhor preditor da biodiversidade de mar profundo (Hunt et al., 2005; Yasuhara et al., 2009, 2012b). A temperatura provavelmente controla a biodiversidade nas escalas de tempo ecológicas porque acredita-se que menos espécies tolerem fisiologicamente as condições em lugares mais frios do que em lugares mais quentes (Currie et al., 2004; Yasuhara e Danovaro, 2016). [Comentário dos tradutores: por outro lado, a grande diversidade atual no mar profundo demonstra que temperaturas baixas não são um problema para os seres que habitam estes ecossistemas].

Mudanças no modo dominante da ciclicidade orbital podem, por outro lado, perturbar permanentemente os ecossistemas marinhos (Hayward et al., 2007; DeNinno et al., 2015; Cronin et al., 2017; Huang et al., 2018, 2019), como durante a transição de ciclos de 41.000 para 100.000 anos na Transição do

Pleistoceno Médio e no Evento Mid-Brunhes. Por exemplo, foraminíferos bentônicos de mar profundo mostram um evento de extinção global proeminente durante o Transição do Pleistoceno Médio (Hayward et al., 2007). Da mesma forma, alguns táxons de ostracodes com preferências por temperaturas mais quentes eram abundantes tanto no Ártico quanto no Atlântico Norte antes do Evento Mid-Brunhes (DeNinno et al., 2015; Cronin et al., 2017). No entanto, após o Evento Mid-Brunhes, os táxons adaptados a temperaturas mais altas se extinguiram regionalmente no Ártico, e suas distribuições são agora restritas às regiões mais ao sul (DeNinno et al., 2015; Cronin et al., 2017). No Mar do Japão, espécies japonesas endêmicas de água fria substituíram as espécies circumpolares após o Evento Mid-Brunhes, e muitas espécies circumpolares foram extintas regionalmente (Ozawa e Kamiya, 2005; Cronin e Ikeya, 1987; Huang et al., 2018, 2019). Em suma, quando a ciclicidade orbital é consistente, os microfósseis parecem mostrar estruturas de comunidades de acordo com as condições prevalecentes, indicando que a estrutura das comunidades pode ser determinística. Intensidades mais altas da forçante orbital, entretanto, podem levar à extinção. Como e por quê tais mudanças levam a distúrbios bióticos generalizados

CAIXA 2. PADRÕES DA BIODIVERSIDADE DE MICROFÓSSEIS AO LONGO DO CENOZÓICO

Os padrões da biodiversidade Cenozóica de foraminíferos planctônicos (Ezard et al., 2011; Fraass et al., 2015) é surpreendentemente semelhante aos padrões de outros grupos marinhos, como tubarões (Condamine et al., 2019) e nanofósseis calcários (Lowery et al., 2020; Rabosky e Sorhannus, 2009), e também aos padrões regionais de plantas terrestres neotropicais (Jaramillo et al., 2006; Figura 3). Semelhanças nestes padrões incluem: (1) pico de biodiversidade no Eoceno (56-34 Ma), (2) um grande evento de extinção no limite Eoceno-Oligoceno, (3) uma fase de diversificação no Mioceno (para foraminíferos planctônicos e tubarões), e (4) uma alta diversidade do Plioceno (para foraminíferos planctônicos e tubarões) (Figura 3). Os dinoflagelados também mostram um pico semelhante na diversidade no Eoceno (Katz et al., 2005; Stover et al., 1996).

Em contraste com alguns microfósseis calcários como foraminíferos planctônicos e nanofósseis calcários, alguns grupos de microfósseis silicosos como diatomáceas e radiolários mostram padrões de biodiversidade distintos (Lowery et al., 2020). Por exemplo, a diversidade de diatomáceas aumentou durante os períodos mais frios, atingindo o pico na transição Eoceno-Oligoceno, e atingindo níveis mais altos durante o Plio-Pleistoceno (Figura 3; Katz et al., 2005, 2007; Lazarus et al., 2014; Lowery et al., 2020). Os cetáceos apresentam tendências semelhantes às das diatomáceas, o que pode ser um indicativo de co-evolução dos dois grupos (Berger, 2007; Marx e Uhen, 2010). Os contrastes entre os padrões de biodiversidade de microfósseis calcários e silicosos podem ocorrer porque pelo menos atualmente os microfósseis calcários tendem a ser dominantes e diversos em latitudes tropicais e subtropicais, enquanto os grupos silicosos são dominantes em mares polares (Rutherford et al., 1999; Powell e Glazier, 2017; Dutkiewicz et al., 2020; Lowery et al., 2020). Assim, períodos mais frios podem favorecer diversidades mais altas em grupos de microfósseis silicosos, dada sua preferência por águas mais frias, ou talvez as diferenças reflitam viéses resultantes de processos de preservação e amostragem de microfósseis silicosos (Lowery et al., 2020).





FIGURA 3. Clima e biodiversidade (vários grupos taxonômicos) do Cenozóico. De cima para baixo: registros isotópicos de oxigênio (Zachos et al., 2001); curvas de biodiversidade de morfo-espécies globais (Lowery et al., 2020); linhagens (Ezard et al., 2011) de foraminíferos planctônicos; tubarões lamniformes globais (Condamine et al., 2019), palinoflora neotrópica (Jaramillo et al., 2006), nanofósseis calcários globais (Lowery et al., 2020), diatomáceas globais (Lazarus et al., 2014), gêneros de cetáceos globais (Marx e Uhen, 2010; Uhen, 2020), e foraminíferos bentônicos de profundidade do Oceano Austral e do Pacífico Equatorial (Thomas e Gooday, 1996). A formação inicial do gradiente latitudinal de biodiversidade (GLB) dos foraminíferos bentônicos de mar profundo ocorreu há cerca de 37 milhões de anos.

não é bem compreendido, mas talvez possa ser explicado pela escala de perturbação ambiental. Mudanças em grande escala podem exceder as tolerâncias das espécies e / ou eliminar potenciais refúgios (Hayward et al., 2012).

DINÂMICAS BIÓTICAS EM ESCALAS DE SÉCULOS

Estudos paleoceanográficos recentes de alta resolução (Bond et al., 1997; Bianchi e McCave, 1999; deMenocal et al., 2000; Oppo et al., 2003; McManus et al., 2004; Yasuhara et al., 2019a) melhoraram nossa compreensão das respostas bióticas às mudanças climáticas em escalas de séculos, preenchendo a lacuna entre as escalas de tempo geológica e ecológica. Por muito tempo, a escala de tempo de séculos permaneceu como um "ponto cego" na análise ecológica, pois esta estava entre a as escalas de tempo de estudos de monitoramento ambiental baseados em dados biológicos sem reconstruções históricas e a resolução da maioria das pesquisas paleontológicas (Yasuhara, 2019). Registros paleobiológicos com escala de séculos podem ser obtidos a partir de microfósseis preservados em sedimentos depositados sob altas taxas de acumulação de sedimentos e ou sob condições que minimizam a mistura pós-deposicional dos sedimentos. Estes registros podem ser encontrados em depósitos de sedimentos transportados por correntes oceânicas. Por exemplo, sedimentos coletados no Site 1055 do ODP no talude da Carolina [EUA] registram taxas de sedimentação de ~23 cm por mil anos (Yasuhara et al., 2008). Este tipo de registro também pode ser encontrado em ambientes restritos de bacias oceânicas marginais, que atuam como armadilhas naturais de sedimentos, e onde a anóxia [falta de oxigênio] local impede a mistura de sedimentos por animais. Por exemplo, as bacias da margem da Califórnia, a Bacia de Cariaco, e os fiordes íngremes (Yasuhara et al., 2019c). Embora os padrões sazonais e anuais sejam provavelmente atenuados pela bioturbação [mistura de diferentes camadas de sedimentos por animais], em muitos destes testemunhos de sedimentos, a turbação costuma ser minimizada em amostras de bacias anóxicas [sem oxigênio]. Ao se estudar estes testemunhos minimamente perturbados, as mudanças decadais na comunidade podem ser reconstruídas, preenchendo-se assim lacunas entre diferentes escalas de tempo (Kuwae et al., 2017; Salvatteci et al., 2018; vide a próxima seção).

Estudos pioneiros usando este tipo de registro no Golfo do México e na Bacia de Santa Bárbara, na Califórnia, documentaram respostas da biodiversidade a mudanças climáticas abruptas em escala de séculos (Flower e Kennett, 1995; Cannariato et al., 1999). Recentemente, resultados preliminares documentando a resposta dos foraminíferos bentônicos a eventos de desoxigenação em escala centenária na Bacia de Santa Bárbara (Cannariato et al., 1999) foram complementados por dados de vários outros grupos bentônicos, incluindo moluscos, foraminíferos, ostracodes e ofiuróides (Moffitt et al., 2015; Myhre et al., 2017). Registros em escala de séculos que abrangem os últimos 20.000 anos no Atlântico Norte revelaram que a diversidade dos ostracodes bentônicos de mar profundo respondeu de forma rápida às mudanças na circulação oceânica profunda durante as mudanças climáticas abruptas dos intervalos Heinrich I (17.000-14.600 anos AP) e Younger Dryas (12.900-11.700 anos AP) e há 8,2 ka (8200 anos AP) (Yasuhara et al., 2008, 2014; Yasuhara, 2019). Estes estudos também documentaram um rápido rearranjo nas comunidades locais após as mudanças climáticas abruptas. Assim sendo, mesmo em escalas de tempo de séculos, o clima tem efeitos dramáticos sobre a biodiversidade marinha. Pelo menos localmente, a resposta predominante às mudanças climáticas parece envolver mudanças na ocorrência geográfica de espécies e a recolonização posterior pelo mesmo pool de espécies (Yasuhara e Cronin, 2008; Yasuhara et al., 2009; Yasuhara e Danovaro, 2016). Extinções excessivas no futuro podem portanto afetar a resiliência destes ecossistemas.

MICROFÓSSEIS E O ADMIRÁVEL NOVO ANTROPOCENO

A camada de sedimentos na superfície do fundo do oceano representa uma assembléia de microfósseis com mistura temporal, ou seja, organismos que viveram em momentos diferentes. Por causa da sedimentação lenta no mar profundo (normalmente menos de 10 cm a cada 1.000 anos) e da mistura de sedimentos por animais até uma profundidade de 10 cm (bioturbação), uma amostra típica de sedimento superficial de 1 cm de espessura representa em média a deposição ao longo de séculos a milênios (Jonkers et al., 2019). Assim, a proporção dos microfósseis que registra condições do Antropoceno (isto é, a partir de 1950) nos sedimentos superficiais é insignificante, o que significa que os sedimentos do topo de testemunhos pode ser um indicador do estado das comunidades marinhas no período pré-industrial, preservado em carapaças e restos mineralizados de diversos organismos (Jonkers et al., 2019; Yasuhara et al., 2020).

Recentemente, Jonkers et al. (2019) compararam assembléias de foraminíferos planctônicos coletados de sedimentos superficiais, que segundo eles fornecem uma linha de base pré-industrial, com assembléias de armadilhas de sedimentos, que monitoraram o fluxo de partículas para o fundo do mar nos últimos 40 anos. Estes autores examinaram se as mudanças climáticas antropogênicas modificaram a composição das comunidades de plâncton marinho. Eles descobriram que as assembléias do Antropoceno diferem das comunidades pré-industriais, e as diferenças observadas na composição das espécies são consistentes com o efeito esperado devido às tendências atuais de mudança de temperatura (Jonkers et al. 2019). Similarmente, Moy et al. (2009) usaram carapaças de foraminíferos planctônicos coletadas em sedimentos superficiais como referência para estudar a calcificação em foraminíferos planctônicos vivos. Estes autores descobriram que as carapaças de Globigerina bulloides modernas são cerca de um terço mais leves do que as dos sedimentos, o que é coerente com a redução na calcificação que se espera como resultado da acidificação do Oceano no Antropoceno. Estes resultados foram recentemente confirmados por Fox et al. (2020), que observaram carapaças mais finas em amostras recentes (Tara Oceans, 2009-2016) do que em amostras coletadas pela HMS Challenger entre 1872-1876.

Grandes coleções de amostras de sedimentos superficiais, tanto modernas quanto históricas (ou seja, das últimas décadas e últimos séculos) (Rillo et al., 2019), estão disponíveis para estudo, proporcionando uma oportunidade de quantificar os impactos antrópicos na composição de uma variedade de ecossistemas marinhos e nas características de suas espécies.

Áreas com taxas particularmente altas de sedimentação (por exemplo, ~50-100 cm por cem anos na Baía de Osaka, Japão, e >120 cm por mil anos na Bacia de Santa Bárbara, EUA; Barron et al., 2010; Field et al., 2006; Yasuhara et al., 2007) podem fornecer informações sobre os efeitos que a Humanidade está tendo sobre os ecossistemas marinhos em escalas temporais ainda menores. O estudo destes sedimentos revelou uma degradação significativa de ecossistemas marinhos marginais causada pela eutrofização induzida pela Humanidade, resultando na hipóxia de águas profundas (Barmawidjaja et al., 1995; Cooper, 1995; Cronin e Vann, 2003; Weckström et al., 2007; Willard e Cronin, 2007; Yasuhara et al., 2007, 2019c; Tsujimoto et al., 2008).

Embora a forçante antropogênica seja o principal impulsionador das atuais mudanças na biodiversidade (Díaz et al., 2019), a variabilidade natural na composição da comunidade também está em jogo, e a sobreposição destes dois fatores pode impedir a quantificação dos efeitos antropogênicos. Medir a variabilidade temporal da linha de base [ou seja, a variabilidade "natural", sem o efeito antropogênico] é crucial para o cálculo da proporção da contribuição humana, mas é difícil alcançá-la sem estudos ecológicos de longo prazo que precedem o Antropoceno. Os microfósseis fornecem estes dados de séries temporais sobre a composição das comunidades em várias esca-



Outra vantagem dos microfósseis é que está se tornando cada vez mais possível automatizar etapas importantes na coleta e no procestamento de dados, devido em parte, ao pequeno tamanho das amostras e dos espécimes. Uma vez que o testemunho tenha sido obtido, as principais etapas de coleta de dados são: lavar e peneirar os sedimentos; triar, identificar e montar os espécimes em suportes; e, para estudos de evolução fenotípica, medir características morfológicas dos espécimes. Os recentes avanços tecnológicos e metodológicos podem reduzir substancialmente o tempo e o esforço necessários para algumas destas etapas.

Sistemas de triagem automatizados que utilizam frações peneiradas de tamanhos específicos, separam os componentes das amostras em partículas individuais, e fazem imagens de cada partícula individualmente, podendo reduzir muito o tempo de triagem (de Garidel-Thoron et al., 2017; Itaki et al., 2020). Com base em amostras que já foram triadas e montadas, centenas ou milhares de microfósseis podem ser analisados simultaneamente em três dimensões, e analisados algoritmicamente a partir de imagens de cada espécime. Características morfométricas básicas podem ser extraídas e analisadas automaticamente na escala de assembléias (Beaufort et al., 2014; Elder et al., 2018; Hsiang et al., 2018, 2019; Kahanamoku et al., 2018).

Estas novas técnicas são o resultado de décadas de trabalho de automação de metodologias, onde extraíam-se dados sobre partículas de maior tamanho, e que eram relativamente mais trabalhosas (Bollmann et al., 2005; Knappertsbusch et al., 2009). Com base em um número suficiente de conjuntos de dados, que podem ser usados no treinamento destes sistemas de informação, as redes neurais convolucionais agora conseguem identificar foraminíferos planctônicos, cocolitoforídeos e radiolários com precisão semelhante à de taxonomistas (Beaufort e Dollfus, 2004; de Garidel-Thoron et al., 2017; Hsiang et al., 2019; Itaki et al., 2020). Dado este contínuo desenvolvimento, é possível de se imaginar um futuro próximo em que todo o fluxo de trabalho de processamento de amostras e extração de dados seja simplificado e amplamente automatizado, com taxonomistas orientando e supervisionando o processo, mas gastando a maior parte de seu tempo analisando conjuntos de dados, que poderão ser muito maiores, mais densos e com mais quantidade de dados do que é viável atualmente.

las temporais, embora para um conjunto limitado de táxons. Por exemplo, usando dados de foraminíferos planctônicos, Lewandowska et al. (2020) comparam a magnitude da mudanca da biodiversidade em escalas temporais de décadas a milhões de anos. Eles descobriram que, como esperado, a mudança na biodiversidade foi a maior na escala de tempo mais longa (multi-milhões de anos) e diminuiu em escalas de tempo mais curtas. No entanto, elas observaram mais recentemente mudanças relativamente grandes na composição da comunidade, comparáveis à magnitude das mudanças na escala de tempo mais longa. A magnitude da turnover [substituição de espécies por outras em uma comunidade] recente é sugestiva de um grande efeito antropogênico, mas também podem ser o resultado da metodologia usada, isto é, séries temporais de armadilhas de sedimentos onde as médias anuais (que foram as unidades utilizadas no estudo) podem conter "ruído estatístico".

De forma semelhante, estudos paleobiológicos com escamas de peixes forneceram informações sobre a variabilidade da linha de base nas populações de peixes. Por exemplo, os sedimentos de ambientes marinhos marginais e da margem continental no Pacífico estenderam o conhecimento da dinâmica populacional de anchovas e sardinhas até o século XIX e até milênios antes (Baumgartner et al., 1992; Field et al., 2009; Checkley et al., 2017; Kuwae 2014), especialmente nos trópicos (Dornelas et al., 2018; Blowes et al., 2019), mas aquelas que estão disponíveis são extremamente valiosas para a comparação entre a magnitude da mudança da biodiversidade observada no registro fóssil, com aquela observada em resposta a forçantes antropogênicas e climáticas.

PERSPECTIVAS PARA O FUTURO

Devido à continuidade e a grande amplitude nas idades dos dados de testemunhos de sedimentos marinhos é possível avaliar a importância relativa das mudanças climáticas abruptas em comparação com as graduais para as espécies e as comunidades, levando--nos a um entendimento refinado (e que está melhorando cada vez mais) das mudanças climáticas passadas. A importância das escalas espaciais e temporais na (macro)ecologia e (macro)evolução é bem conhecida (Brown e Maurer, 1989; Benton, 2009; Blois et al., 2013), com os padrões e forçantes diferindo no espaço (Chiu et al., 2019; Jöst et al., 2019; Kusumoto et al., 2020) e no tempo (Huang et al., 2018; Yasuhara et al., 2016, 2019b). Testemunhos de sedimento marinho permitem a investigação destas dinâmicas em múltiplas escalas temporais (Lewandowska et al., 2020). As interações bióticas geralmente tendem a controlar a dinâmica em escalas espaciais e temporais menores, enquanto os fatores físicos do clima, parecem dominar a

66 Embora não tenhamos uma verdadeira máquina do tempo, a oportunidade oferecida por esta "máquina do tempo biológica" permanece excepcional.

et al., 2017; Salvatteci et al., 2018). Estes registros mostram que a dinâmica das populações de peixes é mais complexa e específica para cada região do que aquelas descritas com base em dados de pesca do século XX, com clara correlação em todo o Pacífico entre as populações de anchova e sardinha e as oscilações decadais do Pacífico (Chavez et al., 2003; Kuwae et al., 2017; Salvatteci et al., 2018). Em suma, séries temporais modernas e históricas de monitoramento biológico de longo prazo são escassas (por exemplo, Chavez et al., 2003; Engelhard, 2005; Lotze e McClenachan, dinâmica biótica em escalas maiores (Benton, 2009; Yasuhara et al., 2016). No entanto, existem lacunas em nosso entendimento teórico dos por quês disso ocorrer, das escalas temporais nas quais os fatores físicos começam a dominar, e da importância relativa de eventos abruptos curtos, mudanças cíclicas e tendências seculares de longo prazo na dinâmica de espécies e ecossistemas. Estudos continuados de testemunhos de sedimentos marinhos podem ajudar a preencher estas lacunas, particularmente com comparações entre as escalas de tempo do Antropoceno, de séculos, de milênios e de milhões de anos.

Independentemente da escala temporal, os estudos paleobiológicos, especialmente aqueles que examinam a relação entre o clima, a biodiversidade e o funcionamento do ecossistema, fornecem informações sobre a resposta potencial da biodiversidade às mudanças climáticas atuais. O ritmo e a escala dos impactos antrópicos sobre os ecossistemas e serviços ecossistêmicos continuam sendo uma grande preocupação (Díaz et al., 2019). Estima-se que as mudanças climáticas tenham um impacto acelerado sobre o oceano, mas os desafios no uso de dados ecológicos de relativamente curto prazo para entender as consequências de longo prazo para a biodiversidade e os ecossistemas permanecem significativos. Testemunhos de sedimentos com microfósseis podem ajudar a elucidar as relações entre o clima e padrões espaciais da biodiversidade (por exemplo, Yasuhara et al., 2012c, 2020), riscos de extinção (por exemplo, Harnik et al., 2012; Finnegan et al., 2015), linhas de base naturais (por exemplo, Yasuhara et al., 2012a, 2017b), e consequências bióticas nas escalas de tempo evolutivas (por exemplo, Ezard et al., 2011).

No entanto, estudos que relacionem percepções paleoecológicas às mudanças ecológicas modernas permanecem escassos, e estas percepções não necessariamente contribuem para informar a política global. Identificar e circunscrever os limites de tal transposição permanece um desafio, particularmente devido aos vieses taxonômicos da preservação e à rapidez das mudanças modernas. Para enfrentar esses desafios e garantir que os dados paleoecológicos complementem os dados ecológicos modernos e, quando apropriado, contribuam para avaliações e políticas (por exemplo, IPBES [Plataforma Intergovernamental de Políticas Científicas sobre Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos], o Quadro Global de Biodiversidade pós-2020 da CDB [Convenção sobre Diversidade Biológica]) pode oferecer uma oportunidade a ser explorada. Estudos a partir de testemunhos de sedimento fornecem uma perspectiva de longo prazo sobre as relações entre clima e biodiversidade, que pode contextualizar as mudanças ecológicas nos ambientes marinhos modernos e fornecer percepções que ficariam desconhecidas. 🙋

REFERENCES

- Allen, A.P., J.H. Brown, and J.F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297:1,545–1,548, https://doi.org/10.1126/science.1072380.
- Alvarez, S.A., S.J. Gibbs, P.R. Bown, H. Kim, R.M. Sheward, and A. Ridgwell. 2019. Diversity decoupled from ecosystem function and resilience during mass extinction recovery. *Nature* 574(7777):242–245, https://doi.org/10.1038/ s41586-019-1590-8.
- Armbrecht, L.H. 2020. The potential of sedimentary ancient DNA to reconstruct past ocean ecosystems. *Oceanography* 33(2):116–123, https://doi.org/ 10.5670/oceanog.2020.211.
- Arrhenius, G.O.S. 1952. Sediment cores from the east Pacific. *Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition 1947–1948* 5(1):1–227.
- Barmawidjaja, D.M., G.J. van der Zwaan, F.J. Jorissen, and S. Puskaric. 1995. 150 years of eutrophication in the northern Adriatic Sea: Evidence from a benthic foraminiferal record. *Marine Geology* 122:367–384, https://doi.org/ 10.1016/0025-3227(94)00121-Z.
- Barron, J.A., D. Bukry, and D. Field. 2010. Santa Barbara Basin diatom and silicoflagellate response to global climate anomalies during the past 2200 years. *Quaternary International* 215:34–44, https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.08.007.
- Baumgartner, T.R., A. Soutar, and V. Ferreira-Bartrina. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara Basin, California. *CalCOFI Reports* 33:24–40.
- Beaufort, L., Y. Lancelot, P. Camberlin, O. Cayre, E. Vincent, F. Bassinot, and L. Labeyrie. 1997. Insolation cycles as a major control of equatorial Indian Ocean primary production. *Science* 278(5342):1,451–1,454, https://doi.org/ 10.1126/science.278.5342.1451.

Beaufort, L., and D. Dollfus. 2004. Automatic recognition of coccoliths by dynamical neural networks. *Marine Micropaleontology* 51(1–2):57–73, https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2003.09.003.

- Beaufort, L., N. Barbarin, and Y. Gally. 2014. Optical measurements to determine the thickness of calcite crystals and the mass of thin carbonate particles such as coccoliths. *Nature Protocols* 9(3):633–642, https://doi.org/10.1038/ nprot.2014.028.
- Becker, K., J.A. Austin, N. Exon, S. Humphris, M. Kastner, J.A. McKenzie, K.G. Miller, K. Suyehiro, and A. Taira. 2019. 50 years of scientific ocean drilling. *Oceanography* 32(1):17–21, https://doi.org/ 10.5670/oceanog.2019.110.
- Benson, R.H., and P.C. Sylvester-Bradley. 1971. Deepsea ostracodes and the transformation of ocean to sea in the Tethys. *Bulletin du Centre de recherches de Pau - SNPA* 5 supplément:63–91.
- Benson, R.H. 1972. The *Bradleya* problem, with descriptions of two new psychrospheric ostracode genera, *Agrenocythere* and *Poseidonamicus* (Ostracoda: Crustacea). *Smithsonian Contributions* to *Paleobiology* 12:1–138, https://doi.org/10.5479/ si.00810266.12.1.
- Benton, M.J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: Species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323(5915):728–732, https://doi.org/10.1126/ science.1157719.
- Berger, W.H. 2007. Cenozoic cooling, Antarctic nutrient pump, and the evolution of whales. *Deep Sea Research Part II* 54:2,399–2,421, https://doi.org/ 10.1016/j.dsr2.2007.07.024.
- Berger, W.H. 2011. Geologist at sea: Aspects of ocean history. *Annual Review of Marine Science* 3:1–34, https://doi.org/10.1146/ annurev-marine-120709-142831.
- Berggren, W.A., F.J. Hilgen, C.G. Langereis, D.V. Kent, J.D. Obradovich, I. Raffi, M.E. Raymo, and N.J. Shackleton. 1995. Late Neogene chronology: New perspectives in high-resolution

stratigraphy. Geological Society of America Bulletin 107(11):1,272–1,287, https://doi.org/10.1130/ 0016-7606(1995)107<1272:LNCNPI>2.3.CO;2.

- Bianchi, G.G., and I.N. McCave. 1999. Holocene periodicity in North Atlantic climate and deep-ocean flow south of Iceland. *Nature* 397(6719):515–517, https://doi.org/10.1038/17362.
- Blois, J.L., P.L. Zarnetske, M.C. Fitzpatrick, and S. Finnegan. 2013. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science* 341(6145):499–504, https://doi.org/10.1126/ science.1237184.
- Blowes, S.A., S.R. Supp, L.H. Antão, A. Bates, H. Bruelheide, J.M. Chase, F. Moyes, A. Magurran, B. McGill, and I.H. Myers-Smith. 2019. The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science* 366(6463):339–345, https://doi.org/10.1126/science.aaw1620.
- Bollmann, J., P.S. Quinn, M. Vela, B. Brabec,
 S. Brechner, M.Y. Cortés, H. Hilbrecht, D.N. Schmidt,
 R. Schiebel, and H.R. Thierstein. 2005. Automated particle analysis: Calcareous microfossils.
 Pp. 229–252 in *Image Analysis, Sediments and Paleoenvironments*. P. Francus, ed., Springer, Dordrecht, The Netherlands, https://doi.org/10.1007/1-4020-2122-4_12.
- Bond, G.C., W. Showers, M. Cheseby,
 R. Lotti, P. Almasi, P. deMenocal, P. Priore,
 H. Cullen, I. Hajdas, and G. Bonani. 1997.
 A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *Science* 278(5341):1,257–1,266, https://doi.org/ 10.1126/science.278.5341.1257.
- Brown, J.H., and B.A. Maurer. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science* 243(4895):1,145–1,150, https://doi.org/10.1126/science.243.4895.1145.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cannariato, K.G., J.P. Kennett, and R.J. Behl. 1999. Biotic response to late Quaternary rapid climate switches in Santa Barbara Basin: Ecological and evolutionary implications. *Geology* 27(1):63–66, https://doi.org/10.1130/0091-7613(1999)027 <0063:BRTLQR>2.3.CO;2.
- Chaudhary, C., H. Saeedi, and M.J. Costello. 2016. Bimodality of latitudinal gradients in marine species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 31(9):670–676, https://doi.org/10.1016/ j.tree.2016.06.001.
- Chaudhary, C., H. Saeedi, and M.J. Costello. 2017. Marine species richness is bimodal with latitude: A reply to Fernandez and Marques. *Trends in Ecology & Evolution* 32(4):234–237, https://doi.org/ 10.1016/j.tree.2017.02.007.
- Chavez, F.C., J. Ryan, S.E. Lluch-Cota, and M. Ñiquen. 2003. From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299:217–221, https://doi.org/10.1126/ science.1075880.
- Checkley, D.M. Jr., R.G. Asch, and R.R. Rykaczewski. 2017. Climate, anchovy, and sardine. *Annual Review* of Marine Science 9:469–493, https://doi.org/ 10.1146/annurev-marine-122414-033819.
- Chiu, W.T.R., M. Yasuhara, T.M. Cronin, G. Hunt, L. Gemery, and C.L. Wei. 2019. Marine latitudinal diversity gradients, niche conservatism and out of the tropics and Arctic: Climatic sensitivity of small organisms. *Journal of Biogeography* 47:817–828, https://doi.org/10.1111/jbi.13793.
- Clement, B., and M. Malone. 2019. Published scientific ocean drilling results. *Oceanography* 32(1):119, https://doi.org/10.5670/oceanog.2019.132.
- CLIMAP Project Members. 1976. The surface of the Ice Age earth. *Science* 191:1,131–1,137, https://doi.org/10.1126/science.191.4232.1131.
- CLIMAP Project Members. 1984. The last interglacial ocean. *Quaternary Research* 21:123–224, https://doi.org/10.1016/0033-5894(84)90098-X.
- Condamine, F.L., J. Romieu, and G. Guinot. 2019. Climate cooling and clade competition likely drove the decline of lamniform sharks. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences of the United States of America 116(41):20,584–20,590, https://doi.org/10.1073/pnas.1902693116.

- Cooper, S.R. 1995. Chesapeake Bay watershed historical land use: Impact on water quality and diatom communities. *Ecological Applications* 5:703–723, https://doi.org/10.2307/1941979.
- Cronin, T.M., and N. Ikeya. 1987. The Omma-Manganji ostracod fauna (Plio-Pleistocene) of Japan and the zoogeography of circumpolar species. *Journal* of Micropalaeontology 6:65–88, https://doi.org/ 10.1144/jm.6.2.65.
- Cronin, T.M., M.E. Raymo, and K.P. Kyle. 1996. Pliocene (3.2–2.4 Ma) ostracode faunal cycles and deep ocean circulation, North Atlantic Ocean. *Geology* 24(8):695–698, https://doi.org/10.1130/ 0091-7613(1996)024<0695:PMOFCA>2.3.CO;2.
- Cronin, T.M., and M.E. Raymo. 1997. Orbital forcing of deep-sea benthic species diversity. *Nature* 385(6617):624–627, https://doi.org/ 10.1038/385624a0.
- Cronin, T.M., D.M. DeMartino, G.S. Dwyer, and J. Rodriguez-Lazaro. 1999. Deep-sea ostracode species diversity: Response to late Quaternary climate change. *Marine Micropaleontology* 37(3-4):231–249,
- https://doi.org/10.1016/S0377-8398(99)00026-2. Cronin, T.M., and C.D. Vann. 2003. The sedimentary record of climatic and anthropogenic influence on the Patuxent estuary and Chesapeake Bay ecosystems. *Estuaries* 26:196–209, https://doi.org/10.1007/ BF02695962.
- Cronin, T.M. 2009. Paleoclimates: Understanding Climate Change Past and Present. Columbia University Press, New York.
- Cronin, T.M., G.S. Dwyer, E.K. Caverly, J. Farmer, L.H. DeNinno, J. Rodriguez-Lazaro, and L. Gemery. 2017. Enhanced Arctic amplification began at the mid-Brunhes event ~400,000 years ago. *Scientific Reports* 7:14475, https://doi.org/10.1038/ s41598-017-13821-2.
- Currie, D.J., G.G. Mittelbach, H.V. Cornell, R. Field, J.F. Guegan, B.A. Hawkins, D.M. Kaufman, J.T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien, and others. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7(12):1,121–1,134, https://doi.org/ 10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x.
- de Garidel-Thoron, T., R. Marchant, E. Soto, Y. Gally, L. Beaufort, C.T. Bolton, M. Bouslama, L. Licari, J.-C. Mazur, and J.-M. Brutti. 2017. Automatic picking of foraminifera: Design of the Foraminifera Image Recognition and Sorting Tool (FIRST) prototype and results of the image classification scheme. AGU Fall Meeting Abstracts: PP43C-1369.
- deMenocal, P., J. Ortiz, G.T., and S.M. 2000. Coherent high- and low- latitude climate variability during the Holocene warm period. *Science* 288:2,198–2,202, https://doi.org/10.1126/science.288.5474.2198.
- DeNinno, L.H., T.M. Cronin, J. Rodriguez-Lazaro, and A. Brenner. 2015. An early to mid-Pleistocene deep Arctic Ocean ostracode fauna with North Atlantic affinities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 419:90–99, https://doi.org/10.1016/ j.palaeo.2014.07.026.
- de Vernal, A., A. Rochon, T. Radi. 2013. Dinoflagellates. Pp. 800–815 in *Encyclopedia* of Quaternary Science, 2nd ed. S.A. Elias and C.J. Mock, eds, Elsevier, Amsterdam.
- Díaz, S., J. Settele, E.S. Brondízio, H.T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K.A. Brauman, S.H.M. Butchart, and others. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Dillon, E.M., R.D. Norris, and A.O. Dea. 2017. Dermal denticles as a tool to reconstruct shark communities. *Marine Ecology Progress Series* 566:117–134, https://doi.org/10.3354/meps12018.

- Dornelas, M., L.H. Antao, F. Moyes, A.E. Bates, A.E. Magurran, D. Adam, A.A. Akhmetzhanova, W. Appeltans, J.M. Arcos, H. Arnold, and others. 2018. BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. *Global Ecology and Biogeography* 27(7):760–786, https://doi.org/10.1111/ geb.12729.
- Dowsett, H., R. Thompson, J. Barron, T. Cronin, F. Fleming, S. Ishman, R. Poore, D. Willard, and T. Holtz Jr. 1994. Joint investigations of the Middle Pliocene climate I: PRISM paleoenvironmental reconstructions. *Global and Planetary Change* 9(3-4):169–195, https://doi.org/10.1016/ 0921-8181(94)90015-9.
- Dowsett, H.J., M.M. Robinson, D.K. Stoll, K.M. Foley, A.L.A. Johnson, M. Williams, and C.R. Riesselman. 2013. The PRISM (Pliocene palaeoclimate) reconstruction: Time for a paradigm shift. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 371(2001):20120524, https://doi.org/ 10.1098/rsta.2012.0524.
- Dutkiewicz, S., P. Cermeno, O. Jahn, M.J. Follows, A.E. Hickman, D.A.A. Taniguchi, and B.A. Ward. 2020. Dimensions of marine phytoplankton diversity. *Biogeosciences* 17:609–634, https://doi.org/ 10.5194/bg-17-609-2020.
- Elder, L.E., A.Y. Hsiang, K. Nelson, L.C. Strotz, S.S. Kahanamoku, and P.M. Hull. 2018. Sixty-one thousand recent planktonic foraminifera from the Atlantic Ocean. *Scientific Data* 5:180109, https://doi.org/10.1038/sdata.2018.109.
- Elderfield, H., P. Ferretti, M. Greaves, S. Crowhurst, I. McCave, D. Hodell, and A. Piotrowski. 2012. Evolution of ocean temperature and ice volume through the mid-Pleistocene climate transition. *Science* 337(6095):704–709, https://doi.org/ 10.1126/science.1221294.
- Emiliani, C. 1955. Pleistocene temperatures. Journal of Geology 63(6):538–578, https://doi.org/10.1086/ 626295.
- Engelhard, G.H. 2005. Catalogue of Defra Historical Catch and Effort charts: Six Decades of Detailed Spatial Statistics for British Fisheries. Science Series Technical Report no. 128, Centre for Environment Fisheries and Aquaculture Science, 42 pp.
- Ezard, T.H.G., T. Aze, P.N. Pearson, and A. Purvis. 2011. Interplay between changing climate and species' ecology drives macroevolutionary dynamics. *Science* 332(6027):349–351, https://doi.org/10.1126/ science.1203060.
- Farris, D.W., C. Jaramillo, G. Bayona, S.A. Restrepo-Moreno, C. Montes, A. Cardona, A. Mora, R.J. Speakman, M.D. Glascock, and V. Valencia. 2011. Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology* 39(11):1,007–1,010, https://doi.org/10.1130/ G322371.
- Fenton, I.S., P.N. Pearson, T.D. Jones, A. Farnsworth, D.J. Lunt, P. Markwick, and A. Purvis. 2016. The impact of Cenozoic cooling on assemblage diversity in planktonic foraminifera. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371:20150224, https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0224.
- Field, D.B., T.R. Baumgartner, C.D. Charles, V. Ferreira-Bartrina, and M.D. Ohman. 2006. Planktonic foraminifera of the California Current reflect 20th-century warming. *Science* 311:63–66, https://doi.org/10.1126/science.1116220.
- Field, D.B., T.R. Baumgartner, V. Ferreira, D. Gutierrez, H. Lozano-Montes, R. Salvatteci, and A. Soutar. 2009. Variability from scales in marine sediments and other historical records. Pp. 45–63 in *Climate Change and Small Pelagic Fish*. D. Checkley, J. Alheit, Y. Oozeki, and C. Roy, eds, Cambridge University Press, Cambridge, https://doi.org/10.1017/ CBO9780511596681.006.
- Finnegan, S., S.C. Anderson, P.G. Harnik, C. Simpson, D.P. Tittensor, J.E. Byrnes, Z.V. Finkel, D.R. Lindberg, L.H. Liow, and R. Lockwood. 2015. Paleontological baselines for evaluating extinction risk in the modern oceans. *Science* 348(6234):567–570, https://doi.org/10.1126/science.aaa6635.

- Flower, B.P., and J.P. Kennett. 1995. Biotic responses to temperature and salinity changes during last deglaciation, Gulf of Mexico. Pp. 209–220 in *Effects of Past Global Change on Life*. Panel on Effects of Past Global Change on Life, National Academy Press, Washington, DC.
- Fox, L., S. Stukins, T. Hill, and C.G. Miller. 2020. Quantifying the effect of anthropogenic climate change on calcifying plankton. *Scientific Reports* 10(1):1–9, https://doi.org/10.1038/ s41598-020-58501-w.
- Fraass, A.J., D.C. Kelly, and S.E. Peters. 2015. Macroevolutionary history of the planktic foraminifera. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 43:139–166, https://doi.org/10.1146/ annurev-earth-060614-105059.
- Harnik, P.G., H.K. Lotze, S.C. Anderson, Z.V. Finkel, S. Finnegan, D.R. Lindberg, L.H. Liow, R. Lockwood, C.R. McClain, and J.L. McGuire. 2012. Extinctions in ancient and modern seas. *Trends in Ecology & Evolution* 27(11):608–617, https://doi.org/10.1016/ j.tree.2012.07.010.
- Harzhauser, M., A. Kroh, O. Mandic, W.E. Piller, U. Gohlich, M. Reuter, and B. Berning. 2007. Biogeographic responses to geodynamics: A key study all around the Oligo-Miocene Tethyan Seaway. Zoologischer Anzeiger 246(4):241–256, https://doi.org/10.1016/j.jcz.2007.05.001.
- Hayward, B.W., S. Kawagata, H.R. Grenfell, A.T. Sabaa, and T. O'Neill. 2007. Last global extinction in the deep sea during the mid-Pleistocene climate transition. *Paleoceanography* 22(3), https://doi.org/ 10.1029/2007PA001424.
- Hayward, B.W., S. Kawagata, A. Sabaa,
 H. Grenfell, L. Van Kerckhoven, K. Johnson, and
 E. Thomas. 2012. The Last Global Extinction (Mid-Pleistocene) of Deep Sea Benthic
 Foraminifera (Chrysalogoniidae, Ellipsoidinidae, Glandulonodosariidae, Plectofrondiculariidae, Pleurostomellidae, Stilostomellidae), Their Late
 Cretaceous-Cenozoic History and Taxonomy.
 Cushman Foundation for Foraminiferal Research
 Special Publication 43, 408 pp.
- Henehan, M.J., P.M. Hull, D.E. Penman, J.W. Rae, and D.N. Schmidt. 2016. Biogeochemical significance of pelagic ecosystem function: An end-Cretaceous case study. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371(1694):20150510, https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0510.
- Hillebrand, H. 2004a. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163(2):192–211, https://doi.org/10.1086/ 381004.
- Hillebrand, H. 2004b. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* 273:251–267, https://doi.org/ 10.3354/meps273251.
- Holden, P., N. Edwards, E.W. Wolff, P. Valdes, and J. Singarayer. 2011. The Mid-Brunhes event and West Antarctic ice sheet stability. *Journal of Quaternary Science* 26(5):474–477, https://doi.org/ 10.1002/jqs.1525.
- Hsiang, A.Y., K. Nelson, L.E. Elder, E.C. Sibert, S.S. Kahanamoku, J.E. Burke, A. Kelly, Y. Liu, and P.M. Hull. 2018. AutoMorph: Accelerating morphometrics with automated 2D and 3D image processing and shape extraction. *Methods in Ecology* and Evolution 9(3):605–612, https://doi.org/ 10.1111/2041-210X.12915.
- Hsiang, A.Y., A. Brombacher, M.C. Rillo, M.J. Mleneck-Vautravers, S. Conn, S. Lordsmith, A. Jentzen, M.J. Henehan, B. Metcalfe, and I.S. Fenton. 2019. Endless forams: >34,000 modern planktonic foraminiferal images for taxonomic training and automated species recognition using convolutional neural networks. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 34(7):1,157–1,177, https://doi.org/ 10.1029/2019PA003612.
- Huang, H.H.M., M. Yasuhara, H. Iwatani, C.A. Alvarez Zarikian, M.A. Bassetti, and T. Sagawa. 2018. Benthic biotic response to climate changes over the last 700,000 years in a deep marginal sea: Impacts of deoxygenation and the

Mid-Brunhes Event. Paleoceanography and Paleoclimatology 33(7):766–777, https://doi.org/ 10.1029/2018PA003343.

- Huang, H.H.M., M. Yasuhara, H. Iwatani, T. Yamaguchi, K. Yamada, and B. Mamo. 2019. Deep-sea ostracod faunal dynamics in a marginal sea: Biotic response to oxygen variability and mid-Pleistocene global changes. *Paleobiology* 45:85–97, https://doi.org/ 10.1017/pab.2018.37.
- Hunt, G., T.M. Cronin, and K. Roy. 2005. Species– energy relationship in the deep sea: A test using the Quaternary fossil record. *Ecology Letters* 8:739–747, https://doi.org/10.1111/ j.1461-0248.2005.00778.x.
- Hutchinson, D.K., H.K. Coxall, M. O'Regan, J. Nilsson, R. Caballero, and A.M. de Boer. 2019. Arctic closure as a trigger for Atlantic overturning at the Eocene-Oligocene Transition. *Nature Communications* 10(1):1–9, https://doi.org/10.1038/ s41467-019-11828-z.
- Itaki, T., Y. Taira, N. Kuwamori, T. Maebayashi, S. Takeshima, and K. Toya. 2020. Automated collection of single species of microfossils using a deep learning–micromanipulator system. *Progress* in *Earth and Planetary Science* 7, https://doi.org/ 10.1186/s40645-020-00332-4.
- Jaramillo, C., M.J. Rueda, and G. Mora. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311(5769):1,893–1,896, https://doi.org/ 10.1126/science.1121380.
- Jaramillo, C. 2018. Evolution of the Isthmus of Panama: Biological, paleoceanographic and paleoclimatological implications. Pp. 323–338 in *Mountains, Climate and Biodiversity.* C. Hoorn, A. Perrigo, and A. Antonelli, eds, Wiley Blackwell, Oxford.
- Johnson, K.G., M.R. Sánchez-Villagra, and O.A. Aguilera. 2009. The Oligocene-Miocene transition on coral reefs in the Falcón Basin (NW Venezuela). *Palaios* 24(1):59–69,
- https://doi.org/10.2110/palo.2008.p08-004r. Jonkers, L., H. Hillebrand, and M. Kucera. 2019. Global change drives modern plankton communities away from the pre-industrial state. *Nature* 570(7761):372–375, https://doi.org/10.1038/ s41586-019-1230-3.
- Jöst, A.B., M. Yasuhara, C.L. Wei, H. Okahashi, A. Ostmann, P. Martínez Arbizu, B. Mamo, J. Svavarsson, and S. Brix. 2019. North Atlantic Gateway: Test bed of deepsea macroecological patterns. *Journal of Biogeography* 46(9):2,056–2,066, https://doi.org/ 10.1111/jbi.13632.
- Kahanamoku, S.S., P.M. Hull, D.R. Lindberg, A.Y. Hsiang, E.C. Clites, and S. Finnegan. 2018. Twelve thousand recent patellogastropods from a northeastern Pacific latitudinal gradient. *Scientific Data* 5:170197, https://doi.org/10.1038/ sdata.2017.197.
- Katz, M.E., J.D. Wright, K.G. Miller, B.S. Cramer, K. Fennel, and P.G. Falkowski. 2005. Biological overprint of the geological carbon cycle. *Marine Geology* 217:323–338, https://doi.org/10.1016/ i.margeo.2004.08.005.
- Katz, M.E., K. Fennel, and P.G. Falkowski. 2007. Geochemical and biological consequences of phytoplankton evolution. Pp. 405–430 in *Evolution* of *Primary Producers in the Sea*. P.G. Falkowski and A.H. Knoll, eds, Academic Press, Cambridge, https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50019-9.
- Knappertsbusch, M.W., D. Binggeli, A. Herzig, L. Schmutz, S. Stapfer, C. Schneider, J. Eisenecker, and L. Widmer. 2009. AMOR—a new system for automated imaging of microfossils for morphometric analyses. *Palaeontologia Electronica* 12:1–20.
- Koppers, A.A., C. Escutia, F. Inagaki, H. Pälike, D. Saffer, and D. Thomas. 2019. Introduction to the special issue on scientific ocean drilling: Looking to the future. *Oceanography* 32(1):14–15, https://doi.org/10.5670/oceanog.2019.108.
- Kucera, M., and J. Schönfeld. 2007. The origin of modern oceanic foraminiferal faunas and Neogene climate change. Pp. 409–425 in Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying

the Signal from Computer Models and Biological Proxies. M. Williams, A.M. Haywood, F.J. Gregory, and D.N. Schmidt, eds, The Micropalaeontological Society, Special Publications, The Geological Society, London, https://doi.org/10.1144/TMS002.18.

- Kusumoto, B., M.J. Costello, Y. Kubota, T. Shiono, C.L. Wei, M. Yasuhara, and A. Chao. 2020. Global distribution of coral diversity: Biodiversity knowledge gradients related to spatial resolution. *Ecological Research* 35(2):315–326, https://doi.org/ 10.1111/1440-1703.12096.
- Kuwae, M., M. Yamamoto, T. Sagawa, K. Ikehara, T. Irino, K. Takemura, H. Takeoka, and T. Sugimoto. 2017. Multidecadal, centennial, and millennial variability in sardine and anchovy abundances in the western North Pacific and climate-fish linkages during the late Holocene. *Progress in Oceanography* 159:86–98, https://doi.org/10.1016/ j.pocean.2017.09.011.
- Lam, A.R., and R.M. Leckie. 2020. Late Neogene and Quaternary diversity and taxonomy of subtropical to temperate planktic foraminifera across the Kuroshio Current Extension, northwest Pacific Ocean. *Micropaleontology* 66:177–268.
- Lazarus, D., J. Barron, J. Renaudie, P. Diver, and A. Türke. 2014. Cenozoic planktonic marine diatom diversity and correlation to climate change. *PLoS ONE* 9(1):e84857, https://doi.org/10.1371/ journal.pone.0084857.
- Leprieur, F., P. Descombes, T. Gaboriau, P.F. Cowman, V. Parravicini, M. Kulbicki, C.J. Melián, C.N. De Santana, C. Heine, and D. Mouillot. 2016. Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nature Communications* 7(1):1–8, https://doi.org/ 10.1038/ncomms11461.
- Lewandowska, A.M., L. Jonkers, H. Auel, J.A. Freund, W. Hagen, M. Kucera, and H. Hillebrand. 2020. Scale dependence of temporal biodiversity change in modern and fossil marine plankton. *Global Ecology and Biogeography* 29(6):1,008–1,019, https://doi.org/10.1111/geb.13078.
- Lisiecki, L.E., and M.E. Raymo. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ¹⁸O records. *Paleoceanography* 20(1), https://doi.org/10.1029/2004PA001071.
- Lotze, H.K., and L. McClenachan. 2014. Marine historical ecology: Informing the future by learning from the past. Pp. 165–200 in *Marine Community Ecology and Conservation*. M.D. Bertness, J.F. Bruno, and B.R. Silliman, and S.J.J. Stachowicz, eds, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Connecticut, USA.
- Lowery, C.M., P.R. Bown, A.J. Fraass, and P.M. Hull. 2020. Ecological response of plankton to environmental change: Thresholds for extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 48:403–429, https://doi.org/10.1146/ annurev-earth-081619-052818.
- Macdougall, D. 2019. Endless Novelties of Extraordinary Interest: The Voyage of H.M.S. Challenger and the Birth of Modern Oceanography. Yale University Press, New Haven, 288 pp., https://doi.org/10.2307/j.ctvmd85xk.
- Marsaglia, K., K. Milliken, R.M. Leckie, D. Tentori, and L. Doran. 2015. IODP smear slide digital reference for sediment analysis of marine mud: Part 2. Methodology and atlas of biogenic components. *IODP Technical Note 2*, https://doi.org/10.14379/ iodp.tn.2.2015.
- Marx, F.G., and M.D. Uhen. 2010. Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science* 327(5968):993–996, https://doi.org/10.1126/science.1185581.
- McManus, J.F., R. Francois, J.-M. Gherardi, L.D. Keigwin, and S. Brown-Leger. 2004. Collapse and rapid resumption of Atlantic meridional circulation linked to deglacial climate changes. *Nature* 428:834–837, https://doi.org/10.1038/ nature02494.
- Meseguer, A.S., and F.L. Condamine. 2020. Ancient tropical extinctions at high latitudes contributed to the latitudinal diversity gradient. *Evolution*, https://doi.org/10.1111/evo.13967.

- Moffitt, S.E., T.M. Hill, P. Roopnarine, and J.P. Kennett. 2015. Response of seafloor ecosystems to abrupt global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:4,684–4,689, https://doi.org/10.1073/ pnas.1417130112.
- Notoyama, I. 1996. Late Neogene radiolarian biostratigraphy in the subarctic Northwest Pacific. *Micropaleontology* 42(3):221–262, https://doi.org/ 10.2307/1485874.
- Moy, A.D., W.R. Howard, S.G. Bray, and T.W. Trull. 2009. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature Geoscience* 2(4):276–280, https://doi.org/10.1038/ ngeo460.
- Myhre, S.E., K.J. Kroeker, T.M. Hill, P. Roopnarine, and J.P. Kennett. 2017. Community benthic paleoecology from high-resolution climate records: Mollusca and foraminifera in post-glacial environments of the California margin. *Quaternary Science Reviews* 155:179–197, https://doi.org/10.1016/ j.quascirev.2016.11.009.
- Norris, R.D. 2000. Pelagic species diversity, biogeography, and evolution. *Paleobiology* 26:236–258, https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)26[236: PSDBAE]2.0.CO;2.
- Norris, R.D., S.K. Turner, P.M. Hull, and A. Ridgwell. 2013. Marine ecosystem responses to Cenozoic global change. *Science* 341(6145):492–498, https://doi.org/10.1126/science.1240543.
- O'Dea, A., and J. Jackson. 2009. Environmental change drove macroevolution in cupuladriid bryozoans. *Proceedings of the Royal Society B* 276(1673):3,629–3,634, https://doi.org/ 10.1098/rspb.2009.0844.
- O'Dea, A., J.B. Jackson, H. Fortunato, J.T. Smith, L. D'Croz, K.G. Johnson, and J.A. Todd. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* of *America* 104(13):5,501–5,506, https://doi.org/ 10.1073/pnas.0610947104.
- O'Dea, A., H.A. Lessios, A.G. Coates, R.I. Eytan, S.A. Restrepo-Moreno, A.L. Cione, L.S. Collins, A. De Queiroz, D.W. Farris, and R.D. Norris. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2(8):e1600883, https://doi.org/10.1126/ sciadv1600883.
- Olausson, E. 1965. Evidence of climatic changes in North Atlantic deep-sea cores, with remarks on isotopic paleotemperature analysis. *Progress* in Oceanography 3:221–252, https://doi.org/ 10.1016/0079-6611(65)90020-0.
- Oppo, D.W., J.F. McManus, and J.L. Cullen. 2003. Deepwater variability in the Holocene epoch. *Nature* 422(6929):277–278, https://doi.org/ 10.1038/422277b.
- Ozawa, H., and T. Kamiya. 2005. The effects of glacio-eustatic sea-level change on Pleistocene cold-water ostracod assemblages from the Japan Sea. *Marine Micropaleontology* 54:167–189, https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2004.10.002.
- Parker, F.L. 1958. Eastern Mediterranean foraminifera. *Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition* 1947–1948 8:219–283.
- Powell, M.G., and D.S. Glazier. 2017. Asymmetric geographic range expansion explains the latitudinal diversity gradients of four major taxa of marine plankton. *Paleobiology* 42:196–208, https://doi.org/ 10.1017/pab.2016.38.
- Rabosky, D.L., and U. Sorhannus. 2009. Diversity dynamics of marine planktonic diatoms across the Cenozoic. *Nature* 457(7226):183–186, https://doi.org/10.1038/nature07435.
- Raymo, M.E., D.W. Oppo, B.P. Flower, D.A. Hodell, J.F. McManus, K.A. Venz, K.F. Kleiven, and K. McIntyre. 2004. Stability of North Atlantic water masses in face of pronounced climate variability during the Pleistocene. *Paleoceanography* 19:(2), https://doi.org/10.1029/2003PA000921.
- Renema, W., D. Bellwood, J. Braga, K. Bromfield, R. Hall, K. Johnson, P. Lunt, C. Meyer, L. McMonagle, and R. Morley. 2008. Hopping

hotspots: Global shifts in marine biodiversity. Science 321(5889):654–657, https://doi.org/10.1126/ science.1155674.

- Revelle, R. 1987. How I became an oceanographer and other sea stories. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 15(1):1–24, https://doi.org/ 10.1146/annurev.ea.15.050187.000245.
- Rillo, M.C., M. Kucera, T.H. Ezard, and C.G. Miller. 2019. Surface sediment samples from early age of seafloor exploration can provide a late 19th century baseline of the marine environment. *Frontiers in Marine Science* 5:517, https://doi.org/10.3389/ fmars.2018.00517.
- Rogers, A., O. Aburto-Oropeza, W. Appeltans, J. Assis, L.T. Ballance, P. Cury, Duarte, C., F. Favoretto, J. Kumagai, C. Lovelock, and others. 2020. *Critical Habitats and Biodiversity: Inventory, Thresholds and Governance*. World Resources Institute, Washington, DC, 87 pp.
- Ruddiman, W.F. 1969. Recent planktonic foraminifera: Dominance and diversity in North Atlantic surface sediments. *Science* 164:1,164–1,167, https://doi.org/ 10.1126/science.164.3884.1164.
- Rutherford, S., S. D'Hondt, and W. Prell. 1999. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature* 400:749–753, https://doi.org/10.1038/23449.
- Salvatteci, R., D. Field, D. Gutierrez, T. Baumgartner, V. Ferreira, L. Ortlieb, A. Sifeddine, D. Grados, and A. Bertrand. 2018. Multifarious anchovy and sardine regimes in the Humboldt Current System during the last 150 years. *Global Change Biology* 24:1,055–1,068, https://doi.org/10.1111/ gcb.13991.
- Sánchez Goñi, M.F., S. Desprat, W.J. Fletcher, C. Morales-Molino, F. Naughton, D. Oliveira, D.H. Urrego, and C. Zorzi. 2018. Pollen from the deep-sea: A breakthrough in the mystery of the Ice Ages. *Frontiers in Plant Science* 9:38, https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00038.
- Saupe, E.E., C.E. Myers, A.T. Peterson, J. Soberón, J. Singarayer, P. Valdes, and H. Qiao. 2019. Spatiotemporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients. *Nature Ecology & Evolution* 3(10):1,419–1,429, https://doi.org/10.1038/ s41559-019-0962-7.
- Scher, H.D., and E.E. Martin. 2006. Timing and climatic consequences of the opening of Drake Passage. Science 312:428–430, https://doi.org/ 10.1126/science.1120044.
- Schmidt, D.N., H.R. Thierstein, J. Bollmann, and R. Schiebel. 2004. Abiotic forcing of plankton evolution in the Cenozoic. *Science* 303:207–210, https://doi.org/10.1126/science.1090592.
- Sibert, E.C., K.L. Cramer, P.A. Hastings, and R.D. Norris. 2017. Methods for isolation and quantification of microfossil fish teeth and elasmobranch dermal denticles (ichthyoliths) from marine sediments. *Palaeontologia Electronica* 20:1–14, https://doi.org/10.26879/677.
- Stover, L.E., H. Brinkhuis, S.P. Damassa, L. de Verteuil, R.J. Helby, E. Monteil, A.D. Partridge, A.J. Powell, J.B. Riding, M. Smelror, and others. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. Pp. 641–750 in *Palynology: Principles and Applications. Vol. 2, Applications. J.* Jansonius and D.C. McGregor, eds, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, College Station. TX.
- Tada, R., H. Zheng, and P.D. Clift. 2016. Evolution and variability of the Asian monsoon and its potential linkage with uplift of the Himalaya and Tibetan Plateau. *Progress in Earth and Planetary Science* 3(1):4, https://doi.org/10.1186/ s40645-016-0080-y.
- Thomas, E., and A.J. Gooday. 1996. Cenozoic deepsea benthic foraminifers: Tracers for changes in oceanic productivity? *Geology* 24(4):355–358, https://doi.org/10.1130/0091-7613(1996)024<0355: CDSBFT>2.3.CO;2.

- Thomas, E. 2007. Cenozoic mass extinctions in the deep sea: What perturbs the largest habitat on Earth? The Geological Society of America Special Paper 424:1–23, https://doi.org/10.1130/ 2007.2424(01).
- Tittensor, D.P., C. Mora, W. Jetz, H.K. Lotze, D. Ricard, E.V. Berghe, and B. Worm. 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466:1,098–1,101, https://doi.org/10.1038/ nature09329.
- Tsujimoto, A., M. Yasuhara, R. Nomura, H. Yamazaki, Y. Sampei, K. Hirose, and S. Yoshikawa. 2008. Development of modern benthic ecosystems in eutrophic coastal oceans: The foraminiferal record over the last 200 years, Osaka Bay, Japan. *Marine Micropaleontology* 69:225–239, https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2008.08.001.
- Uhen, M.D. 2020. Paleobiology Database Data Archives 9: Cetacea, https://paleobiodb.org/ classic?user=Guest&action=displayPage&page= OSA_9_Cetacea.
- Weckström, K., A. Korhola, and J. Weckström. 2007. Impacts of eutrophication on diatom life forms and species richness in coastal waters of the Baltic Sea. *Ambio* 36:155–160, https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[155:IOEODL]2.0.CO;2.
- Willard, D.A., and T.M. Cronin. 2007. Paleoecology and ecosystem restoration: Case studies from Chesapeake Bay and the Florida Everglades. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:491–498, https://doi.org/10.1890/ 070015.
- Worm, B., M. Sandow, A. Oschlies, H.K. Lotze, and R.A. Myers. 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* 309:1,365–1,369, https://doi.org/10.1126/ science.1113399.
- Worm, B., and D.P. Tittensor. 2018. A Theory of Global Biodiversity. Princeton University Press, Princeton, 232 pp., https://doi.org/10.23943/9781400890231.
- Yasuhara, M., H. Yamazaki, A. Tsujimoto, and K. Hirose. 2007. The effect of long-term spatiotemporal variations in urbanizationinduced eutrophication on a benthic ecosystem, Osaka Bay, Japan. *Limnology and Oceanography* 52:1,633–1,644, https://doi.org/ 10.4319/10.2007.52.4.1633.
- Yasuhara, M., and T.M. Cronin. 2008. Climatic influences on deep-sea ostracode (Crustacea) diversity for the last three million years. *Ecology* 89(sp11):S53–S65, https://doi.org/ 10.1890/07-1021.1.
- Yasuhara, M., T.M. Cronin, P.B. deMenocal, H. Okahashi, and B.K. Linsley. 2008. Abrupt climate change and collapse of deep-sea ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* of the United States of America 105(5):1,556–1,560, https://doi.org/10.1073/pnas.0705486105.
- Yasuhara, M., G. Hunt, T.M. Cronin, and H. Okahashi. 2009. Temporal latitudinal-gradient dynamics and tropical instability of deep-sea species diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106(51):21,717–21,720, https://doi.org/ 10.1073/pnas.0910935106.
- Yasuhara, M., G. Hunt, D. Breitburg, A. Tsujimoto, and K. Katsuki. 2012a. Human-induced marine ecological degradation: Micropaleontological perspectives. *Ecology and Evolution* 2(12):3,242–3,268, https://doi.org/10.1002/ece3.425.
- Yasuhara, M., G. Hunt, T.M. Cronin, N. Hokanishi, H. Kawahata, A. Tsujimoto, and M. Ishitake. 2012b. Climatic forcing of Quaternary deepsea benthic communities in the North Pacific Ocean. *Paleobiology* 38:162–179, https://doi.org/ 10.1666/100681.
- Yasuhara, M., G. Hunt, H.J. Dowsett, M.M. Robinson, and D.K. Stoll. 2012c. Latitudinal species diversity gradient of marine zooplankton for the last three million years. *Ecology Letters* 15(10):1,174–1,179, https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01828.x.
- Yasuhara, M., H. Okahashi, T.M. Cronin, T.L. Rasmussen, and G. Hunt. 2014. Response of deep-sea biodiversity to abrupt degla-

cial and Holocene climate changes in the North Atlantic Ocean. *Global Ecology and Biogeography* 23:957–967, https://doi.org/10.1111/ geb.12178.

- Yasuhara, M., and R. Danovaro. 2016. Temperature impacts on deep-sea biodiversity. *Biological Reviews* 91(2):275–287, https://doi.org/10.1111/ brv.12169.
- Yasuhara, M., H. Doi, C.L. Wei, R. Danovaro, and S.E. Myhre. 2016. Biodiversity-ecosystem functioning relationships in long-term time series and palaeoecological records: Deep sea as a test bed. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371, https://doi.org/10.1098/ rstb.2015.0282.
- Yasuhara, M., H. Iwatani, G. Hunt, H. Okahashi, T. Kase, H. Hayashi, T. Irizuki, Y.M. Aguilar, A.G.S. Fernando, and W. Renema. 2017a. Cenozoic dynamics of shallow-marine biodiversity in the Western Pacific. *Journal of Biogeography* 44(3):567–578, https://doi.org/10.1111/ jbi.12880.
- Yasuhara, M., D.P. Tittensor, H. Hillebrand, and B. Worm. 2017b. Combining marine macroecology and palaeoecology in understanding biodiversity: Microfossils as a model. *Biological Reviews* 92(1):199–215, https://doi.org/10.1111/ brv.12223.
- Yasuhara, M. 2019. Marine biodiversity in space and time. *Métode* 9, https://doi.org/10.7203/ metode.9.11404.
- Yasuhara, M., P.B. deMenocal, G.S. Dwyer, T.M. Cronin, H. Okahashi, and H.H.M. Huang. 2019a. North Atlantic intermediate water variability over the past 20,000 years. *Geology* 47:659–663, https://doi.org/10.1130/G461611.
- Yasuhara, M., G. Hunt, and H. Okahashi. 2019b. Quaternary deep-sea ostracods from the north-western Pacific Ocean: Global biogeography and Drake-Passage, Tethyan, Central American and Arctic pathways. *Journal of Systematic Palaeontology* 17(2):91–110, https://doi.org/10.1080/ 14772019.2017.1393019.
- Yasuhara, M., N.N. Rabalais, D.J. Conley, and D. Gutiérrez. 2019c. Palaeo-records of histories of deoxygenation and its ecosystem impact. Pp. 213–224 in Ocean Deoxygenation: Everyone's Problem: Causes, Impacts, Consequences and Solutions. D. Laffoley, and J.M. Baxter, eds, IUCN, Gland.
- Yasuhara, M., C.L. Wei, M. Kucera, M.J. Costello, D.P. Tittensor, W. Kiessling, T.C. Bonebrake, C. Tabor, R. Feng, A. Baselga, and others. 2020. Past and future decline of tropical pelagic biodiversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 117:12,891–12,896, https://doi.org/10.1073/ pnas.1916923117.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292:686–693, https://doi.org/10.1126/ science.1059412.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos a Katsunori Kimoto, Jeremy R. Young, Kotaro Hirose, Tamotsu Nagumo, Yoshiaki Aita, Noritoshi Suzuki, David Lazarus, André Rochon, Erin M. Dillon e Briony Mamo pelas imagens de microfósseis; Simon J. Crowhurst e David A. Hodell pela ajuda com as ilustrações da visão geral da amostragem; Richard D. Norris, R. Mark Leckie e Peggy Delaney pelos comentários atenciosos; e os editores convidados Peggy Delaney, Alan C. Mix, Laurie Menviel, Katrin J. Meissner e Amelia E. Shevenell pela edição e pelo convite para contribuir com esta edição especial. Este trabalho é um produto do projeto PSEEDS (Paleobiology as the Synthetic Ecological, Evolutionary, and Diversity Sciences), e é parcialmente financiado pelo Research Grants Council of the Hong Kong Special Administrative Region, China (Projeto No. HKU 17302518, HKU 17311316, HKU 17303115), e pelo Faculty of Science RAE Improvement Fund da University of Hong Kong (para M.Y.).

AUTORES

Moriaki Yasuhara (moriakivasuhara@gmail.com: yasuhara@hku.hk) é Professor Associado, School of Biological Sciences e Swire Institute of Marine Science, The University of Hong Kong, e é membro do State Key Laboratory of Marine Pollution, City University of Hong Kong, Hong Kong SAR. Huai-Hsuan May Huang é Pós-Doutoranda, School of Biological Sciences e Swire Institute of Marine Science, The University of Hong Kong, Hong Kong SAR. Pincelli Hull é Professor Assistente, Department of Geology and Geophysics, Yale University, New Haven, CT, EUA. Marina C. Rillo é Pós-Doutoranda, Institute for Chemistry and Biology of the Marine Environment, University of Oldenburg, Wilhelmshaven, Alemanha. Fabien L. Condamine é Pesquisador, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Université de Montpellier, Montpellier, França. Derek P. Tittensor é Professor Associado e Jarislowsky Chair, Department of Biology, Dalhousie University, Halifax, Nova Escócia, Canadá. Michal Kučera é Professor, MARUM - Center for Marine Environmental Sciences, University of Bremen, Alemanha. Mark J. Costello é Professor, Faculty of Biosciences and Aquaculture, Nord University, Bodø, Noruega, e School of Environment, The University of Auckland, Nova Zelândia. Seth Finnegan é Professor Associado, Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, CA, EUA. Aaron O'Dea é Cientista, Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, República do Panamá. Yuanyuan Hong é Pós-Doutoranda, School of Biological Sciences e Swire Institute of Marine Science, The University of Hong Kong, Hong Kong SAR. Timothy C. Bonebrake é Professor Associado, School of Biological Sciences, The University of Hong Kong, Hong Kong SAR. N. Ryan McKenzie é Professora Assistente, Department of Earth Sciences, University of Hong Kong, Hong Kong SAR. Hideyuki Doi é Professor Associado, Graduate School of Simulation Studies, University of Hyogo, Japão. Chih-Lin Wei é Professor Associado, Institute of Oceanography, National Taiwan University, Taipei, Taiwan. Yasuhiro Kubota é Professor, Faculty of Science, University of the Ryukyus, Okinawa, Japão. Erin E. Saupe é Professor Associado, Department of Earth Sciences, University of Oxford, Reino Unido.

TRADUTORES

Simone Nunes Brandão é Professora Visitante do Departamento de Ciências Biológicas e vinculada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, ambos da Universidade Estadual de Santa Cruz, Brasil. Brunno Luz Anunciação é graduando em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Santa Cruz, Brasil.

CITAÇÃO DO ARTIGO

Yasuhara, M., H.-H.M. Huang, P. Hull, M.C. Rillo, F.L. Condamine, D.P. Tittensor, M. Kučera, M.J. Costello, S. Finnegan, A. O'Dea, Y. Hong, T.C. Bonebrake, N.R. McKenzie, H. Doi, C.-L. Wei, Y. Kubota, and E.E. Saupe. 2020. A máquina do tempo biológica: Integração da ecologia, da evolução e da oceanografia através de suas diferentes escalas de tempo. Tradução de S.N. Brandão e B.L. Anunciação, 2022. *Oceanography* 33(2):16–28, https://doi.org/10.5670/oceanog.2020.225.

DIREITOS AUTORAIS E USO

Este é um artigo de acesso aberto e disponibilizado sob os termos da Creative Commons Attribution 4.0 International License (https://creativecommons.org/ licenses/by/4.0/), que permite o uso, compartilhamento, adaptação, distribuição e reprodução em qualquer meio ou formato, desde que os usuários citem os materiais adequadamente, forneçam um link para a licença Creative Commons e indiquem as alterações que foram feitas no conteúdo original.