

Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul tropical

P. E. VANZOLINI

Os estudos zoológicos de especiação na América do Sul, feitos por sistemas de prática evolucionista, dependem estritamente de informações e, mais do que isso, de conceitos interdisciplinares. Dependem, por exemplo, da genética, para lhes dar uma racional teórica, além de importantes métodos ancilares; dependem da ecologia, para situar por outra face seus problemas teóricos e para compreender as situações de campo; dependem da geomorfologia, da palinologia e das demais disciplinas que convergem para a paleoclimatologia, para que tenham uma racional histórica e a possibilidade de uma estimativa da velocidade dos processos estudados. Esta última dependência, a mais nova, e a que menos facilmente vem ao naturalista, tem tido importância ímpar, dadas as perspectivas de pesquisa que se abriram nos últimos vinte anos. Até hoje a sistemática evolutiva pouco tem dado, em troca, às ciências da Terra; ainda vai receber muito antes que possa começar a pagar sua dívida.

O problema da aquisição de informações e conceitos interdisciplinares não é simples. As obras de vanguarda são sempre escritas para especialistas, e seu deciframento pelo leigo na matéria é impossível. Os próprios julgamentos de valor — sobre a que literatura recorrer, em quem e quanto acreditar, e como avaliar o importe das contribuições de verdadeira novidade — não podem ser feitos fora da esfera profissional. De outro lado, a visão no campo, por elementar que seja, de fatos ou processos relevantes, demanda orientação pessoal e de nível muito alto, porque os sistematistas a quem é dada são autodidatas de formação incompleta e mal ordenada, e com grande pressa de resultados. Nesta palestra é minha intenção expor de maneira simples os fundamentos e a prática da pesquisa sobre especiação na América do Sul tropical, sua base histórica, que é das mais curiosas e inclui uma muito precoce (e ignorada pela maioria) contribuição da paleoclimatologia, nisso citando seletivamente algumas obras que, a meu ver, balizam o caminho, e fazendo delas crítica franca, dentro do entendimento de que há necessidade ab-

solta, no contacto interdisciplinar, da emissão de julgamentos de valor, que permitam ao não-especialista orientar-se dentro da complexidade da literatura. Também procuro dar uma idéia de como a pesquisa é feita com a mão, que fatos e bichos nos apresentam os problemas e nos servem de base para generalizações. Ilustrei meus comentários com pesquisa que eu mesmo fiz, ou que conheço bem por ser relevante à minha.

A diversidade tropical

Um dos problemas centrais da biologia, problema já claramente formulado no começo do século XIX e hoje ainda nem perto de solução, é o da diferença em diversidade entre os ecossistemas tropicais e temperados. Os números variam de grupo para grupo, mas os ecossistemas tropicais são, em todos os grupos, mais diversificados que os temperados, embora a biomassa de alguns destes (p. ex. a floresta de sequóia, ou as florestas de coníferas) seja comparável ou até maior que a das florestas equatoriais.

A mais antiga das explicações propostas para esse fato é que as comunidades tropicais são velhas e estáveis, e assim tiveram mais tempo para evoluir. Essa hipótese, morta e enterrada pela paleoclimatologia, ainda estava sendo levada a sério por Flenley (1981) em um livro sobre a história geológica das florestas pluviais equatoriais. Todas as demais nove hipóteses alistadas por Flenley como correntes na literatura são baseadas em taxas diferenciais de especiação e de extinção. Isto equivale a situar o problema no campo da ecologia (extinções) e da sistemática evolutiva (especiação).

A pesquisa de sistemática evolutiva nas regiões tropicais é dificultada exatamente pela natureza do seu problema central, a diversidade. A catalogação do grupo de estudo é trabalhosa, porque o número de espécies é grande e porque, mantida a biomassa, uma biota mais diversificada vai conter menos indivíduos por espécie e, portanto, mais espécies raras, difíceis de colecionar nas quantidades que esses estudos demandam. É necessário ter todas as espécies em mãos, representadas por amostras suficientes em número e qualidade, para o esclarecimento dos problemas taxonômicos puros; ou seja, a simples e preliminar elaboração de um elenco de espécies. Uma vez elaborado esse elenco, é necessário esmiuçar a geografia de cada espécie, que deve ser representada nesta fase por coleções ainda maiores, adequadas à análise de sua distribuição e eventual diferenciação geográfica. Compreender-se, por exemplo, que é praticamente impossível tomar como ausente de uma certa área uma espécie rara; não se tem idéia de quanto esforço de coleta é

necessário para esgotar uma área. Agrava essas dificuldades o fato de que a coleta geral, oportunista, pouco contribui para estudos de especiação, que pedem uma cobertura geográfica e uma atenção ao detalhe ecológico que a coleta feita ao acaso, ou desatenta aos aspectos teóricos, obviamente não inclui.

É claro que pesquisa desse tipo exige uma infra-estrutura de coleções e biblioteca dotada de tradição, maturidade e segurança. E que a contribuição de qualquer indivíduo isolado representa pouco diante da imensidão da tarefa. É obra para muitos, não ajoujados em "teams", mas trabalhando individualmente em direção ao mesmo fim, acumulando acervo e informação.

Calcula-se que a disponibilidade de sistematistas no Brasil seja de cerca de um por cento das necessidades do país.

Assim, são poucos os grupos zoológicos que podem, na América do Sul tropical, servir de base a pesquisas extensas sobre padrões de especiação. Mesmo apenas sobre padrões de distribuição ainda não foi possível reunir um *corpus* de informação fidedigna. Entre os grupos melhor estudados destacam-se os répteis e principalmente as aves, que no mundo todo tiveram desenvolvimento precoce. Alguns grupos de anfíbios vão chegando a essa fase; a catalogação da fauna, porém, está muito longe de satisfatória. Novas espécies são descritas todos os dias, situações de gêneros ou mesmo famílias revistas, etc.

Apesar de tantas dificuldades, o campo é apaixonante e tem ainda a vantagem nada desprezível de, não necessitando de aparelhagem sofisticada, levar a competição científica para fora da área tecnológica. A vantagem adicional que o ser nativo das regiões em estudo confere ao pesquisador de campo tem sido infelizmente muito pouco utilizada pelos zoólogos brasileiros.

Especiação geográfica

O problema da especiação é central na teoria evolutiva. Ele pode ser encarado de duas maneiras. Uma visa as transformações (a evolução) morfológicas de uma determinada espécie em tempo geológico. Outra tenta surpreender, em tempo real, exemplos dos processos e fases que a teoria leva a crer tenham intervindo no processo da transformação, não de uma espécie em outra, pois a fatia estreita do tempo do homem não o permite, mas de uma espécie em duas ou mais, acarretando adicionalmente o aumento da diversidade biótica. Este é o campo de ação do sistematista.

Darwin, muito consciente de tudo isto que foi dito (e, obviamente, de mais), chamou sua obra fundamental de "Sobre a origem das espécies por meio da seleção natural, ou a preservação das raças favorecidas na luta pela vida". A Origem foi publicada em 1859 e, qualquer que tenha sido o seu controverso destino na sociedade em geral, foi imediatamente adotada pela maioria dos membros ativos da profissão científica. Apesar disso, apenas na virada do século XIX para o XX começaram a aparecer os estudos zoológicos que levariam a uma compreensão do processo de especiação em natureza.

Em 1896, Karl Jordan, um entomólogo sistemata profissional, expôs, a respeito de um grupo de borboletas, com a mais absoluta clareza, os conceitos fundamentais de espiação geográfica e de subespécie. Esse trabalho, apesar de publicado em uma revista de grande prestígio, não teve penetração. Em um artigo subsequente, Kleinschmidt (1900), um ornitólogo, propôs (exemplificando com as cotovias européias) que se reservasse o nome "espécie" àquelas entidades que não apresentavam variação significativa no âmbito de sua distribuição, e se desse o de "Formenkreis" (ou ainda "*orbis formarum*", círculo de formas) às que eram representadas em regiões diversas por entidades evidentemente aparentadas, mas apresentando diferenças consistentes. Este citadíssimo artigo, embora de conteúdo mais nomenclatural que evolutivo, foi muito importante, pois influenciou Bernhard Rensch, que publicou em 1929 um livro da maior importância, "O princípio do círculo de raças e o problema da formação das espécies". A obra em si não teve a repercussão que merecia (é de leitura difícil), mas, por sua vez, influenciou Ernest Mayr que, em 1942, publicou um livro que, em conjunto com os de dois outros contemporâneos (Dobzhansky, 1937, e Huxley, 1940), veio a ter peso decisivo nos estudos de sistemática e evolução, como veremos adiante.

A partir de 1919 (Stresemann, 1919) e, com mais impulso, na década de 1920, os conceitos de especiação geográfica tomaram vulto, especialmente entre os ornitólogos. Há uma série de trabalhos da escola de Erwin Stresemann, sobre zonas de hibridação na Europa Central, que tem um tom estranhamente moderno. Como contada a história por Mayr (1942: 179, 263), durante a última glaciação, as calotas glaciais da Escandinávia e dos Alpes estavam separadas, na Alemanha, por cerca de 200 milhas de estepe fria, habitável apenas por alguns mamíferos árticos (na p. 263 Mayr diz 300 milhas; não importa). A fauna que vivia na região antes da glaciação fora obrigada a recuar para dois refúgios, um a leste dos Alpes, balcânico, e outro a oeste, franco-ibérico. Quase todas as espécies européias haveriam sobrevivido nesses refúgios e sofrido

diferenciação. Recuando o gelo para o norte, essas espécies foram expandindo sua área de distribuição, acabando por encontrar-se na Europa central. O resultado desse encontro poderia ser ou o estabelecimento de uma zona de hibridação, nos casos de diferenciação incompleta, ou a sobreposição de distribuições, no caso de a diferenciação ter progredido até o ponto de especiação completa.

Até hoje não temos nada melhor que isso. Ficaria firmemente estabelecido o conceito de zona de hibridação secundária, conseqüente a um reencontro de populações parcialmente diferenciadas durante um período de isolamento geográfico. O caso complementar, intergradação primária, corresponderia ao aparecimento de novidades genéticas dos dois lados de uma faixa de território, novidades capazes de dominar dentro de sua área, mas não de penetrar além da de intergradação. Do nosso ponto de vista, porém, o mais importante é a atribuição, explícita e correta, do fenômeno de especiação a um evento paleoclimático. Quase setenta anos atrás.

Por outro lado, também importantíssimo para nós hoje, conceitual e metodologicamente, é o fato de que a determinação de padrões distribucionais pode ser predominantemente devida a situações ecológicas ou, diversamente, a seqüências de eventos históricos.

Prosseguindo nessa linha de pesquisa, um ornitólogo sueco, Einar Lönnberg, publicou em 1926 um trabalho sobre a influência das variações climáticas sobre a avifauna da África, mostrando que especiação teria ocorrido em manchas de floresta isoladas por vicissitudes climáticas. No mesmo ano, Stresemann, no Congresso Internacional de Ornitologia (Stresemann & Grote, 1929), citou esse trabalho, reforçado com novos e bem analisados casos. Esses trabalhos, bem como outros de mesma índole, aparentemente não causaram impressão, apesar da eminência dos autores. Mayr (1942) não os cita, e em 1969 ainda podemos ler em Schwabe que a riqueza em espécies da hiléia amazônica seria devida a uma longa evolução ecológica na ausência de quaisquer catástrofes naturais de caráter destrutivo.

Na passagem da década de 1930 para a de 1940 o acervo de pesquisas de genética experimental havia adquirido muito peso, e aparecera uma preocupação de integrar conhecimentos interdisciplinarmente. Foi quando surgiu uma série de artigos importantes, culminando nos três livros (Dobzhansky, Huxley, Mayr) que, para mim, representam, independentemente da originalidade e mesmo da correção dos pontos de vista, os principais motores da atual pesquisa em sistemática evolutiva.

Dobzhansky, um dos grandes geneticistas de *Drosophila*, tinha familiaridade com a sistemática zoológica, que havia até certo ponto praticado na Europa. Nos Estados Unidos, na Universidade de Colúmbia, muito influenciado pelo grande estatístico Sewall Wright, Dobzhansky conduziu uma série de pesquisas fundamentais para a elucidação dos "mecanismos de formação de espécies em termos dos fatos e teorias conhecidos da genética". Como coroamento dessa fase, publicou em 1937 o famoso "Genética e a origem das espécies". Esse livro vibrante, simples e atraentemente escrito, abriu entrada aos sistematas sem formação genética à linguagem dessa ciência e a uma racional para os estudos de especiação com base taxonômica.

O próximo livro, "The New Systematics", é uma coletânea de artigos por 21 autores, coordenada por Julian Huxley, que contribuiu com a introdução. Os autores são, na maioria, pelo menos ilustres: Timofeeff-Ressovsky, Cyril Darlington, Sewall Wright, Lancelot Hogben, sir Gavin de Beer, Moy-Thomas, E. B. Ford, Vavilov. O livro é incrivelmente heterogêneo, e isso é compreensível: A Nova Sistemática ainda não existia, como frisa Huxley no ensaio introdutório, "Towards the New Systematics". O que deu personalidade à obra e lhe conferiu tanta influência (além do título muito feliz) foi o espírito que a informava: fundamentalmente, o problema da sistemática é detectar a evolução em processo. Este tema, tratado de muitas maneiras pela espetacular equipe reunida por Huxley, despertou tudo o que havia de bom e de animado nos sistematas jovens (de corpo e/ou de espírito) de então.

O livro de Mayr, "Sistemática e a origem das espécies" (subtítulo: "do ponto de vista de um zoólogo"), foi uma obra carismática. Mayr era ornitólogo de profissão, na verdade não dos mais eminentes, e de permanência relativamente curta na carreira; tinha, porém, duas vantagens grandes para a tarefa que escolheu: conhecia genética e escrevia muito bem. Muitas das idéias primeiro expostas por Rensch em seu alemão rebarbativo acabaram atribuídas a Mayr, por tê-las publicado de forma clara, elegante e persuasiva, em língua mais acessível.

O livro consiste essencialmente em uma anatomia detalhada da especiação geográfica; o capítulo sobre especiação não-geográfica, com 30 páginas, é principalmente refutatório, aceitando como mecanismos eficientes apenas (e assim mesmo como raridades) hermafroditismo e partenogênese. No geral são apresentados e interpretados (ou reinterpretados) numerosos casos de diferenciação geográfica da literatura, e firmada a conceituação que viria a dominar o campo por cerca de 30 anos.

A influência desses três livros foi enorme, especialmente dos de Dobzhansky e Mayr, simples, elegantes e dogmáticos. Eles excitaram muito da pesquisa que viria progressivamente a torna-los obsoletos: um autor não pode querer mais do que isso. Muito da ciência em que se basearam envelheceu, ou verificou-se que não havia sido bem interpretado, mas, na realidade, os livros eram, antes de tudo, expressão de certeza íntima, e os casos citados em apoio tinham mais o caráter de exemplo que de argumento. Isso é normal em qualquer campo de pesquisa em épocas de criatividade intensa. Contudo, alguns dos resultados imediatos não foram dos melhores; no caso da pesquisa em sistemática evolutiva, a pior consequência, devida especialmente a Mayr, foi a proliferação de subespécies estabelecidas sem espírito crítico.

No tempo em que a subespécie era um conceito um tanto vago, discutível e discutido, na verdade até não muito respeitável, o zoólogo cercava-se de cautelas antes de adotar esse esquema. Procurava verificar principalmente duas coisas: (i) se cada subespécie era razoavelmente estável dentro de uma área geográfica; (ii) se o lugar de encontro de duas subespécies era de fato uma faixa relativamente estreita de intergradação (hibridação). Quando o conceito passou a ser respeitável, cientificamente bem fundado e, principalmente, moderno e em moda, a proliferação foi incontrolável. Diante de quaisquer distribuições alopatricas, a suposição natural era que se tratasse de subespécies, ficando o ônus da prova para a hipótese de que fossem espécies. O mal desse tipo de raciocínio, mais sério do que parece à primeira vista, é que uma diferenciação subespecífica implica condições (pelo menos as duas citadas acima) cuja verificação é essencial à validade do modelo e à elucidação da história. Quando a análise crítica é substituída pela plausibilidade, os problemas novos são afogados no berço, os padrões resultantes da concordância de casos individuais adquirem falso peso, e a tendência é para a estagnação. Sinto-me à vontade para esses comentários, pois também fiz algumas dessas.

Um outro defeito comum em trabalhos desta época é a utilização indevida de métodos estatísticos. Numerosos autores, encontrando uma diferença estatisticamente significativa entre caracteres merísticos (por exemplo, contagens de escamas), ou medidas de duas populações, consideravam-nas como subespécies, sem levar em conta que o conceito envolve obrigatoriamente a totalidade da área da espécie, bem como uma consideração de sua estrutura de população. A imensa maioria das espécies se distribui com densidade muito heterogênea que pode, dependendo da vagilidade do animal, resultar facilmente em uma diminuição de fluxo gênico entre populações locais, semi-isoladas nos luga-

res mais favoráveis. Nesses casos, o padrão de diferenciação que mais comumente se encontra (especialmente usando métodos estratégicos) é um mosaico com freqüentes diferenças significantes entre populações locais distribuídas sem regra, ao acaso. Esse tipo de diferenciação tem importância em si, e pode conduzir à consideração de modos de especiação especiais (p. ex., a estasipátrica de White); mascará-lo sob o nome subespécie é um desserviço.

A adoção não crítica do conceito de subespécie pode ter ainda outro tipo de consequência. Adotado rigidamente o modelo, sente-se o zoólogo na obrigação de identificar todos os exemplares em alguma subespécie. Acontece que uma determinada espécie pode apresentar simultaneamente diversos modos de diferenciação, especialmente se ocupar uma área grande. Pense-se em uma espécie distribuída continuamente desde a América Central até o norte da Argentina — um caso muito freqüente, por exemplo, em serpentes. Olhando para a heterogeneidade ecológica dessa área e, principalmente, para a diversidade das histórias geomorfológicas e paleoclimáticas das diversas sub-regiões, compreende-se que é difícil que um mesmo padrão ocorra em todas. Não são raros os casos em que se vêem, nas margens da área de distribuição, subespécies bem marcadas, ao passo que no centro reina confusão (Vanzolini & Williams, 1970). Esconder essas peculiaridades sob o nome de subespécie é roubar a pesquisa de uma parte importante de seu conteúdo, pois os casos heterodoxos são sempre preciosos para testar teorias, e a teoria no caso não deve ser quais subespécies existem, mas que fatores ecológicos e históricos agem e interagem determinado cada padrão de diferenciação, e que o essencial é a descrição tão precisa quanto possível do padrão em causa.

Finalmente, é comum a falsa noção de que subespécies são espécies *in statu nascendi*. Elas podem chegar ao estado de espécie, se se virem isoladas por um tempo suficiente, mas isto como quaisquer outras populações. Poderão alcançar isolamento reprodutivo mais rapidamente, por começarem com patrimônios genéticos já parcialmente diferenciados, nada mais. Na realidade, a maioria das subespécies bem estruturadas representa o contrário: espécies abortadas, cujo período de isolamento não foi suficiente para especiação completa, e cuja hidridação é secundária.

Especiação não-geográfica

Como sempre, com o progresso da pesquisa muitas das verdades recebidas foram rechaçadas e em certos casos o pêndulo foi mesmo

longe demais. Por outro lado, métodos imunológicos e bioquímicos de grande poder foram introduzidos na sistemática, geralmente com vantagem, ocasionalmente com excesso.

Um excelente artigo de revisão de Guy Bush (1975), além de uma introdução muito a propósito e de uma consideração, já não tão boa, da genética da especiação por isolamento geográfico, contém uma análise dos modos não-geográficos (simpátricos) de especiação. Uma das observações mais importantes que faz é que uma fração bastante grande dos seres vivos pode sofrer especiação não-geográfica, devido a particularidades biológicas: parasitismo, reprodução em época restrita, presença de feromônios, poliploidia, simbiose. Verificamos, assim, que os modos de especiação acessíveis ao sistemata são os que ocorrem em animais bissexuados de vida livre, sem peculiaridades que os levem a modos simpátricos. A validade da sua pesquisa não vai além disto.

Outro tipo de contestação ao esquema geográfico de especiação veio da parte de teóricos que trabalham com modelos matemáticos. Partem esses modelos em geral do conceito de "clina", ou seja, de um tipo de diferenciação em que há paralelismo entre um gradiente físico e um gradiente biológico. Por exemplo, o número de escamas de uma cobra aumenta paralelamente à latitude ou à longitude da localidade, o que indicaria uma semelhante variação do genótipo. Os modelos em pauta buscam estabelecer condições tais que as populações situadas de um lado e de outro de um trecho mais abrupto da clina ("step cline") divirjam rapidamente e disso resulte uma cesura da população, ou seja, especiação. Não é coisa que se possa ver em natureza, e não conheço nenhum caso que tenha sido, com sucesso, posto à prova experimental. Em geral as condições necessárias dos modelos são tão complexas (por exemplo, um número indiscriminado de gens modificadores co-adaptados) que sua probabilidade de ocorrência na vida real é muito baixa. Por outro lado, um pressuposto essencial de todos esses modelos é uma longa permanência das condições ambientais em estados estacionários, o que a paleoclimatologia mostra ser raro, pelo menos no último período de intensa atividade evolutiva.

De qualquer maneira deve ser sempre explorada a possibilidade de modos alternativos, pois, apesar da generalidade do modelo de especiação geográfica, não devem ser esquecidas as limitações já citadas, bem como os riscos da aplicação indiscriminada. Acresce que, sendo ele (como a mim me parece) a regra geral, as excessões ganham excepcional interesse. No que segue veremos ainda outras limitações.

Especiação nos trópicos

Como já dito, os estudos sobre as relações entre padrões de especiação e paleoclimas na África, iniciados na década de 1920, não tiveram prosseguimento ativo. Na realidade, o grande revisor da distribuição da avifauna africana, Moreau (1966), destacou a influência sobre ela das alternâncias climáticas — especialmente como evidenciadas pelos paleoterraços dos grandes lagos africanos, indicadores de períodos pluviais e interpluviais — mas não chegou a propor um modelo de especiação. Ficou perto de retomar as idéias da escola de Stresemann, de quase 50 anos antes, mas não alcançou dar o passo.

Este foi dado, mais de 20 anos depois, por outro ornitólogo, Jürgen Haffer. Haffer era, na década de 1960, chefe da prospecção de uma multinacional de petróleo na Colômbia. Era ornitólogo amador, especialmente atraído por problemas de distribuição e especiação. O que mais o intrigava eram padrões de parapatria dentro da hiléia. Ou seja, espécies muito próximas ocupavam áreas contíguas, sem que uma espécie penetrasse na área da outra; quase como se vivessem em fazendas vizinhas separadas por arame farpado. Contudo, notara Haffer que, ao nível da ecologia dessas espécies, a hiléia não apresentava descontinuidades que pudessem explicar a parapatria. Foi ele levado por sua formação em ciências da Terra a considerar fatores históricos, ou seja, paleoecologia e, conseqüentemente, paleoclimas. Estava a par de indícios geomorfológicos de pregressa aridez na hiléia, e resolveu verificar o que aconteceria à distribuição das florestas se o clima fosse progressivamente dessecando. Uma carta pluviométrica mostrou-lhe a presença de áreas de alta precipitação anual (por exemplo, acima de 3.000 mm entre o Negro e o Japurá) e de corredores muito mais secos (menos de 2.000 mm ao longo do Trombetas e do Tapajós). Haffer conjecturou que o dessecamento do clima paralelamente erradicaria a floresta, inicialmente nesses corredores mais secos, isolando "áreas de refúgio", manchas florestadas onde a fauna umbrófila sobreviveria, entrando em um processo de especiação geográfica, explicitamente (Haffer, 1969: 131) na linha de Mayr. Haffer verificou que diversos casos de parapatria concordavam entre si e davam apoio à hipótese de diferenciação em refúgios. Mapeou a localização aproximada de nove hipotéticos refúgios, indicados por padrões comuns aos vários grupos de aves que estudara, e que incluíam pelo menos três ordens.

Contemporaneamente (Vanzolini & Williams, 1970), meu colega Ernest Williams e eu estudávamos a diferenciação geográfica de um lagarto da floresta. Não tínhamos hipótese inicial nenhuma a testar; fa-

zíamos um estudo descritivo para eventual interpretação *a posteriori*. Analisamos estatisticamente caracteres merísticos e morfométricos (respectivamente contagens de escamas e proporções corporais) de amostras que cobriam toda a área da espécie, em um exercício puramente geométrico, em mapa mudo, sem consideração, nessa fase, das características ecológicas das respectivas localidades. Chegamos a uma conclusão idêntica à de Haffer quanto ao modelo de especiação, parcialmente coincidente quanto à localização geográfica dos refúgios, que havíamos colocado *a posteriori*, por critérios geomorfológicos, dentro de grandes áreas indicadas, essas sim, pela diferenciação dos bichos.

A coincidência de conclusões quanto ao mecanismo de especiação em refúgios, derivadas de trabalhos de inspiração e metodologia tão diversas (um partindo de hipótese, outro de um caso concreto), foi extremamente encorajadora. O mesmo se pode dizer quanto à concordância parcial dos refúgios postulados. Coincidência completa teria sido demasiada e suspeita. Além das diferenças ecológicas entre grupos zoológicos diversos, sobrevivência e extinção sempre incluem um componente aleatório. Os padrões de distribuição e diferenciação não *provam* a realidade dos refúgios, nem, muito menos dão certeza de sua localização; são simplesmente compatíveis com o modelo. A própria validade deste não pode ser provada; apenas a análise muito crítica de numerosos casos pode aumentar o valor heurístico do modelo. Quanto à localização de refúgios, é matéria para geomorfoloastas e paleopalinólogos, e o sistemata tem apenas a lamentar a ínfima quantidade de dados dessas disciplinas atualmente ao seu alcance.

As conclusões de Haffer e nossas, tão ortodoxas, tão pouco novas, tiveram repercussão imerecida e, em boa parte, menos feliz. O modelo foi apelidado de "teoria", foi apoiado e foi combatido. Só não recebeu um exame crítico, baseado em casos detidamente analisados, que aprofundassem a compreensão, as limitações e o alcance dessa redescoberta. Mais uma vez houve abuso de plausibilidade; grande parte da literatura entre 1970 e 1980 é, por assim dizer, de limitada aplicação.

Uma primeira avaliação

Fazendo um parêntese para uma avaliação, vemos que o modelo de especiação em refúgios, em sua última formulação, embora não sendo original, até meio antigo, encontrara um embasamento ecológico, geomorfológico e paleoclimático bastante mais evoluído do que aquele ao dispor de seus antecessores, o que provavelmente contribuiu de maneira preponderante para o destaque que recebeu (é especialmente agra-

dável notar que esses avanços se devem, em boa parte, à pesquisa brasileira – vide Ab'Sáber, 1977a, b.).

Especialmente importante foi a enorme alteração da escala cronológica, resultado da revolução que começou com o carbono 14. Na década de 1950 as revisões de gêneros de serpentes, por exemplo, situavam os eventos mais recentes de especiação no Plioceno, ligadas a episódios tais como abertura e fechamento do sinclinal de Bolívar, etc. Não havia indícios fortes para essas datações; havia apenas uma arraigada crença na lentidão dos processos evolutivos. Já em 1968 (Vanzolini & Ab'Sáber) era possível datar com segurança uma espécie bem diferenciada de lagarto nos últimos dois ou três milênios. Os casos analisados com mais detalhe, como os de Haffer, são obviamente wisconsinianos, isto é, datam dos últimos 18 mil anos. Tudo leva a crer que outros períodos glaciais tenham resultado em episódios semelhantes de especiação de formas de alta fidelidade à floresta, mas cada ciclo tende a apagar os antecedentes, e ainda não temos metodologia para ler esses palimpsestos.

Por outro lado, a aplicação de métodos imunológicos ("relógios moleculares") a problemas de distribuição e diferenciação (por exemplo, Heyer & Maxson, 1982) veio evidenciar espécies muito mais antigas, separadas desde o Eoceno algumas, outras desde o Mioceno, de seus parentes mais próximos ainda existentes. Obviamente é limitada a aplicação do modelo de especiação geográfica em refúgios quaternários, como dito, a espécies de alta fidelidade ecológica que, uma vez isoladas, não se possam evadir de seus refúgios, e que não demonstrem idade imunológica antiga (infelizmente ainda não há relógios moleculares seguros para o Quaternário).

Os casos até agora estudados dizem respeito a formas fiéis a florestas. Entende-se: estamos em um interglacial, e as espécies severamente confinadas em refúgios durante o glacial (Ab'Sáber, 1977b) foram espécies de floresta. No entanto, o modelo, para ser válido, deve ser simétrico, isto é, fenômenos equivalentes devem ocorrer durante os interglaciais em refúgios de formações abertas. A situação não só é possível, ela é comum. Refúgios estão por toda a parte, apenas chamamo-los de "enclaves". Há enclaves de cerrados em todas as regiões florestadas da América do Sul cisandina. Não há enclaves de caatinga porque esta não vinga em regiões com pluviosidade acima de 800 mm. De fato, os enclaves de matas nas caatingas estão em situações geológicas ou topográficas que condicionam pluviosidade anual superior a 1.000 mm; no seio das matas, porém, não há manchas de *secura* correspondentes a

essas manchas de umidade. Uma exceção provavelmente seja a região de Cabo Frio, na mata atlântica, onde uma ressurgência fria no mar causa aridez em terra, permitindo até atividade salina. Infelizmente, ali a vegetação foi substituída por loteamentos antes que tivéssemos consciência de sua importância. Tira o sono pensar em quantas situações do maior interesse teórico estarão, neste próprio momento, indo de cambalhada na permanente agressão à natureza do Brasil.

Domínios morfoclimáticos

O estudo dos resultados das flutuações climáticas não depende estritamente de modelos ecológicos, mas há quadros de referência que facilitam a compreensão e fornecem novas ferramentas de análise. Um marco fundamental foi a publicação de Ab'Sáber (1967). Esse trabalho, publicado em típico estilo Ab'Sáber, em revista de orientação a professores secundários, de circulação reduzida entre estes e nula entre naturalistas, passou quase despercebido; os artigos de real impacto foram os de 1977 (*a c b*). Contudo, os pesquisadores que tiveram o privilégio de obter o artigo em "Orientação" receberam com isso uma apreciável vantagem na partida.

Até então a subdivisão zoogeográfica das áreas continentais era feita em unidades que não passavam de aplicações de geografia política à natureza. Havia entre essas unidades fronteiras definidas, como se fossem na realidade "províncias" ou "distritos", como eram sugestivamente designadas pelos zoogeógrafos. Cada unidade abrigaria espécies "características". Cada lista de tais espécies era, obviamente, uma lista de formas com acentuada fidelidade ecológica — que dizer, as unidades zoogeográficas eram na realidade fitogeográficas, tomadas ainda por cima como tendo margens definidas. Essa orientação continua a ser ensinada, mas nunca produziu trabalho original que se conheça.

Ab'Sáber introduziu diversos conceitos fundamentais. Um primeiro é a integração, na caracterização dos domínios, de outros elementos da paisagem além da vegetação: o relevo, a hidrografia, o clima e os solos.

Um segundo é a noção de "área nuclear", onde se superpõem todas as cinco características definidoras; o domínio assim não confronta diretamente com seus vizinhos, mas é deles separado por faixas que não são obrigatoriamente de transição gradual, mas antes revestidas de características específicas e altamente setorializadas, uma mesma faixa podendo apresentar-se com fisionomias locais radicalmente diversas. O exemplo clássico é a separação entre a mata atlântica e as caatingas, em

Pernambuco pelo "agreste", uma caatinga mitigada, no sul da Bahia pela "mata de cipó", uma formação com personalidade própria.

Um terceiro conceito essencial é o do equilíbrio instável entre as áreas nucleares e o clima, resultando em "pulsações" daquelas, expansões e retrações de área, em função das variações climáticas. Essa introdução do elemento histórico é tão fundamental que Haffer (1969), tomando conhecimento dela quando seu próprio trabalho estava em provas, ainda a incluiu em nota de rodapé. Uma característica do modelo de Ab'Sáber que tem sido às vezes descuidada por aplicadores entusiastas é que as dimensões da área nuclear são de ordem subcontinental — no mínimo de centenas de milhares de quilômetros quadrados. Aplicar o nome de domínio morfoclimático a setores modestos da paisagem é desconhecer o conceito em um dos seus aspectos mais importantes. A gênese de floras e faunas integradas é função da área de distribuição que, quanto maior, melhor tampona os fenômenos aleatórios. Áreas pequenas são teatros de exceção, como veremos.

Ainda uma noção que está incluída por Ab'Sáber na caracterização de cada domínio, mas não individualizada na conceituação geral, é que a vegetação das áreas nucleares não é, nem precisa ser, homogênea. As matas de galeria são parte integrante do domínio dos cerrados; as formações abertas justafluviais, campinas e campinaras, fazem parte integrante do domínio amazônico. Colocam-se assim em perspectiva, por exemplo, espécies que são zoogeograficamente amazônicas sem pertencer ecologicamente à hiléia; leva-se em conta que pode haver movimentos da fauna umbrófila ao longo de matas de galeria, sem que cruze o cerrado aberto. Esses enfoques, contudo, ainda não foram devidamente explorados pelos zoólogos.

Atualidade e perspectivas

O estudo de especiação pode, como qualquer outro, ser encarado sob inúmeros aspectos, desde o molecular até o macroecológico. Para o zoólogo sistemata a área mais acessível e mais remunerativa é a histórica natural da especiação em refúgios. Uso o termo "história natural" no seu antigo e honrado sentido de uma biologia integrada em nível organizmico. Neste caso, viso à elucidação do que sucede dentro de um refúgio, de que conjunto de circunstâncias e que seqüência de fatos distinguem o processo acelerado de especiação em isolamento. Não só o estudo das formas de florestas, como tem sido feito, mas também das de formações abertas. Parece óbvio que aqueles estudos que resultem na constatação de que não houve especiação visível, ou que o modelo de isolamento

geográfico na realidade não se aplica, sejam tão valiosos quanto os que confirmam e ampliam a base teórica. Talvez até esses casos negativos mereçam prioridade no aprofundamento.

Os estudos de especiação dependem, na prática, de duas condições iniciais: conhecimento da sistemática do grupo e escolha de áreas de trabalho.

Só se chega ao conhecimento da sistemática de um grupo através da formação e estruturação de coleções que cubram toda a sua distribuição e pela realização de revisões taxonômicas, no nível pelo menos de gênero ou de grupo de espécies, que permitam a elaboração de um elenco e a identificação sem problemas. No caso da fauna brasileira, a distribuição é freqüentemente extensa, cobrindo a maior parte da América do Sul cisandina ao norte da diagonal arreica da Argentina. Trabalhos de revisão freqüentemente exigem, por isso, a colaboração, por meio de empréstimos, de muitas instituições, regionais ou generalistas — digamos 20 a 25 no meu campo, répteis. Em alguns casos selecionados, porém, já é possível realizar trabalho de peso com material puramente brasileiro, com base nas coleções acumuladas nos últimos 35 anos exatamente com este tipo de pesquisa em mente.

Um tipo curioso de dificuldade costuma aparecer. Como será comentado abaixo, freqüentemente espécies comuns nos refúgios são raras fora delas: ficam difíceis as comparações por falta de material geral. Por exemplo, em 1978 coletei na Chapada do Araripe, em dez dias, 21 exemplares de uma cobra, *Sibynomorphus mikanii*. Na ocasião era conhecido da mata atlântica naquela latitude apenas um exemplar, o que obviamente impedia qualquer avaliação. Coleta sistemática na Paraíba rendeu, entre 1983 e 1986, 13 exemplares, que vão apenas permitir uma primeira análise.

Em uma matinha de um hectare, muito judiada, na costa de Sergipe, coletamos em um dia sete exemplares do lagarto arborícola *Anolis ortonii*; além desses, temos seis exemplares de toda a mata atlântica. No mesmo dia e lugar coletamos 16 *Anolis punctatus*; no mais temos 13 exemplares de toda a mata atlântica. Note-se que este Museu está coletando nesse domínio desde o começo do século. Note-se também que nunca colecionamos, em 35 anos de Amazônia brasileira, 23 *Anolis* da mata em um só dia.

A escolha de local de trabalho, se bem que às vezes depende do acaso, pode ser feita sistematicamente. Buscam-se enclaves registrados na literatura geográfica e ecológica ou conhecidos por tradição oral.

Como dito, a ênfase até agora tem sido em animais de floresta, em vista da fase do ciclo climático em que estamos, logo após um ótimo de pluviosidade. Isto torna fácil a busca de áreas de trabalho. Há, por exemplo, no Nordeste, numerosos enclaves naturais de florestas. São os "Brejos", lugares de condições métricas determinadas pela geologia ou pela topografia. Um exemplo muito bonito é a Chapada do Araripe, na fronteira Ceará-Pernambuco. Trata-se de um relevo tabuliforme em que a geologia (arenitos porosos sobre calcáreos impermeáveis, resultando em numerosas fontes) e a topografia (1000m sobre o nível do mar, esbarrando nuvens) colaboram para a presença de condições métricas.

No século XIX o botânico Freire-Alemão (apud Braga, 1962: 259) viu léguas de mata pujante no lado "bom" (nordeste) da chapada. Obviamente a região está hoje toda agricultada, ou em capoeira, mas condições métricas persistem, e mantém-se uma fauna própria, a área está claramente funcionando como um refúgio (Vanzolini, 1981).

Ainda no Nordeste, na Zona da Mata, existem pequenas manchas de floresta propositadamente conservadas pelos proprietários de terras. São matas pequenas, muito mexidas, mas mesmo assim contêm informação preciosa, especialmente sobre os estágios precoces do funcionamento de um refúgio.

Os estudos de enclaves do Nordeste forneceram algumas indicações que parecem seguras e a que dou valor. Verifica-se que a diminuição de área resulta em diminuição da diversidade. Por exemplo, conhecem-se da região cerca de 15 espécies de lagartos silvícolas; um refúgio conterà, dessas, apenas quatro ou cinco. De grande interesse é que essas quatro ou cinco não serão as mesmas em todos os refúgios. Se a sobrevivência diferencial é devida, seja no geral seja em cada caso, a especializações ecológicas sutis, ou se é aleatória, não temos e por algum tempo não teremos como saber, mas as conseqüências para a teoria são óbvias e podem ser previstas desde já.

Verifica-se também, como exemplificado acima, que certas espécies de densidade baixa na área geral pululam dentro de um refúgio. Os exemplos são múltiplos no Nordeste.

A área pequena dos refúgios propicia uma integração muito maior com a fauna das formações abertas circunstantes do que é possível no interior de uma mata extensa. Nos brejos do Nordeste é comum encontrar aves da caatinga, não se reproduzindo, mas forrageando. Nos casos em que a mata é totalmente dizimada, porém uma ou algumas espécies permanecem ("refúgio evanescente", Vanzolini & Williams, 1981), a interação é obviamente mais intensa.

Esses três aspectos — composição faunística reduzida e setorializada, pululação e interação com animais das formações abertas — indicam que os refúgios não são amostras ("subconjuntos próprios") da mata primitiva, mas que têm personalidade própria, que os relacionamentos ecológicos são peculiares. A adaptação a novos contextos ecológicos é o que se chama "evolução" e, dado suficiente tempo no isolamento, resulta em especiação.

Que as taxas de evolução em refúgios são elevadas, demandando relativamente pouco tempo para diferenciação, é muito bem ilustrado por um caso da Chapada do Araripe. Lá encontramos 15 espécies de lagartos: quatro de mata e onze de formações abertas (caatingas e cerrados). Uma das espécies de mata era nova, *Mabuya arajara* Rebouças-Spieker, 1980.

Esta espécie é extremamente próxima de *Mabuya bistriata* Spix, 1825, que ocorre na Amazônia inteira e no norte da mata atlântica e da qual a nova espécie obviamente descende. Se tivéssemos apenas um exemplar, teria sido muito arriscado descrever a espécie como nova; com os 119 exemplares obtidos nos dez dias de coleta, minha colega estava absolutamente segura, pois a variabilidade dentro da amostra é baixa e as diferenças de *bistriata* pequenas mas constantes.

Note-se que estão presentes aqui todos os elementos acima comentados: redução do número de espécies das formações abertas.

Acontece que não se encontram diferenças morfológicas significativas entre *M. bistriata* da Amazônia oriental e da mata atlântica. Supondo-se a separação entre mata atlântica e hiléia seja penecontemporânea do isolamento da Chapada do Araripe, temos aqui uma possibilidade de avaliar o efeito de área: na mata extensa não houve diferenciação perceptível, no enclave pequeno houve.

Não estava naquele meu projeto buscar especificamente esse tipo de informação, mas somente explorar o enclave na esperança de achar algo. Os resultados obtidos deixam muito claro que é necessário estudar cuidadosamente o maior número possível de enclaves, em busca de novas situações que possam permitir percepções dos mecanismos em jogo.

Complementarmente, os grandes enclaves de formações abertas estão mapeados, especialmente na Amazônia (Maecuru, Ererê, Ariramba, etc.); os do Brasil de sudeste estão perdidos na estepe agrícola. Não há nenhum estudo sistemático de enclaves, e esses estudos nem sempre serão fáceis, dado o mau conhecimento que se tem da fauna dos cerrados. Os solos profundos e a insolação intensa sobre formação aberta

animam a fauna a procurar a vida noturna e subterrânea e, com exceção das aves, diurnas e visíveis, os dados que se tem são poucos. Mesmo assim, existem indicações de linhas de pesquisa possivelmente frutuosas. Lembro a cascavel.

O gênero *Crotalus* provavelmente entrou na América do Sul no Plioceno e, como muitos outros invasores vindos do norte, difundiu-se amplamente. É, porém, um estrito habitante de formações abertas ao sul da hiléia e em diversos enclaves. Nenhum estudo detalhado foi feito, mas há diferenciação fisionômica suficiente para que Hoge (1966) identificasse diversas formas alopátricas que denominou, sem discussão, subespécies; duas delas ocorrem em isolados (Roraima e Marajó).

Enclaves pequenos são encontrados por acidente, e vale aqui o espírito alerta do zoólogo. Meu colega e colaborador Laurie J. Vitt descobriu, próximo a Santa Cruz da Serra, em Rondônia, no meio da mata, em região de colinas graníticas, uma mancha de vegetação de fisionomia muito peculiar, que ainda não foi examinada por botânicos, mas que, sem dúvida alguma, tem a ver com formações abertas, cerrado ou, mais provavelmente, caatinga. No topo desse morro foram encontradas duas espécies de lagartos. Uma é nova, do gênero *Tropidurus*, e estreitamente aparentada com uma espécie que ocorre nos cerrados do Brasil e tem aparentes diásporas no leste do Pará e na região de Porto Velho. (Enquanto não for publicada a descrição formal referir-nos-emos a esta forma como *T. santacruz*, nome vernáculo, sem implicações nomenclaturais.) A outra, *Hoplocercus spinosus*, é um lagarto característico de cerrados arenosos. Ao passo que o *Tropidurus* se mostra de longe como diferente, o *Hoplocercus* parece em nada divergir das boas amostras que temos de toda a área entre Mato Grosso e Maranhão.

Temos aí um típico microrrefúgio, da ordem de grandeza de alguns hectares. Numerosas colinas da mesma natureza foram pesquisadas na área, inclusive todas aquelas adjacentes ao refúgio, e os lagartos não foram encontrados.

Em outra área, cerca de 150 km ao norte, já havia sido encontrada, também em colinas de granito, cobertas, porém, de mata, outra espécie de *Tropidurus* (*T. ariquemes*, pelas mesmas razões por que *T. santacruz*), muito parecida com a precedente e, verossimilmente, de mesma origem. A área desta forma é muito mais extensa que a de *T. santacruz*, seguramente da ordem de centenas de quilômetros quadrados, o que significa uma diferença de um fator de 10⁴. Não se trata de um refúgio, porque a mata é contínua e aparentemente homogênea. Temos um caso semelhante aos de Haffer, de distribuição limitada dentro da floresta,

sem racional ecológica evidente. Há uma diferença fundamental, em que as aves de Haffer eram habitantes típicos da mata densa, e este lagarto é o primeiro silvícola de um grupo de formações abertas, com numerosas espécies, todas muito abundantes onde ocorrem.

Temos assim dois lagartos obviamente aparentados, pouco separados no espaço, mas em completa alopatria, e em situações diferentes. Esses fatos são plausível e parcimoniosamente explicados pelo modelo.

1. Durante o último período seco formações abertas cobriam toda Rondônia. Nelas viviam lagartos devidamente adaptados.

2. A partir do início do corrente interglacial, as florestas começaram a gradativamente substituir as formações abertas.

3. Próximo à culminação do processo, as formações abertas estavam reduzidas a pequenas áreas, que serviam de refúgio para a fauna ecologicamente fiel. No caso, teríamos uma população pré-santacruz e outra pré-ariqueemes.

4. As histórias das duas linhagens aqui se apartam:

a) Pré-santacruz mantém-se fiel ao seu ambiente, diferencia-se em *T. santacruz*, vê seu território reduzido, encurralado pela floresta. Se o refúgio for finalmente erradicado, o lagarto desaparecerá com ele. Se, antes disso, sobrevier um período seco, poderá espalhar-se e, encontrando o contemporâneo representante de seu ancestral de cerrado, porta-se como espécie distinta. (*Hoplocercus* durante todo esse tempo não mudou perceptivelmente).

b) Pré-ariqueemes deveria ter indivíduos adaptados a viver na beira da mata, incursionando por ela a dentro. Uma vez erradicado o refúgio, esses indivíduos teriam condições de continuar a espécie no novo ambiente, evoluindo para *T. ariqueemes*. Não teriam que perder completamente sua heliofilia. Também não importa a duração do refúgio, a mata os manteria isolados das demais populações do gênero. Este é o modelo de refúgio evanescente (Vanzolini & Williams, 1981). Durante o próximo período seco, *T. ariqueemes* poderia (i) extinguir-se, (ii) diferenciar-se em novos refúgios, desta vez de mata, ou (iii) readaptar-se às formações abertas.

Há vários pontos de interesse nestas conjecturas, especialmente em 4b. Na formulação original do modelo de refúgio evanescente, como explicação mais parcimoniosa de especiação aparentemente parapátrica, Vanzolini & Williams (loc. cit.) citaram vários exemplos de lagartos,

tipicamente da mata, local e infreqüentemente adaptados a situações ecotonais. O melhor caso que tinham era o de *Gonatodes humeralis* com vários exemplos; o segundo o de *Plica plica*, com apenas um exemplo, mas frisante. Em Rondônia, exatamente na área de que estamos tratando, foi encontrada *Plica plica*, que vive normalmente na mata sombria, morando alto em árvores grossas, aqui adaptado à vida em matações de granito e em cupinzeiros, no aberto.

Vanzolini & Williams (loc. cit.) citam *Gonatodes humeralis* de diversas situações de ecotonos ou de mata perturbada, e de uma francamente no aberto, em cercas de quintal. Outra espécie do gênero, *G. basemani*, antes conhecida apenas da mata densa do vale do Madeira foi, nesta mesma região de Rondônia, fartamente encontrada em quintais, pilhas de lenha, etc. Assim, a praticabilidade do mecanismo fica demonstrada na própria área de interesse.

Outro ponto diz respeito à possibilidade de, durante um eventual episódio seco, *T. ariquemmes* adaptar-se de volta às formações abertas.

Que esta reversão ecológica é possível demonstra *Mabuya arajara*.

Mabuya e *Kentropyx* são dois gêneros de lagartos de formações abertas que colonizaram a floresta pluvial. Ainda são heliófilos, freqüentando a beira da mata (no caso de *Kentropyx* também a beira de água), clareiras e paus caídos, enfim, lugares onde o sol atravessa o dossel da mata e permite a termorregulação comportamental. *Mabuya bistriata*, o ancestral de *arajara*, tem exatamente esse tipo de ecologia; a conservação de heliofilia pré-adapta a espécie a voltar a viver fora da floresta, se houver pressão seletiva e lugar no espaço adaptativo. *M. arajara* não só sobreviveu à erradicação da sua mata de origem, mas é extremamente bem sucedida. Considerando-se que a mata foi destruída pelo homem nos últimos 100 anos, fica claro que esse tipo de pré-adaptação presta-se a uso quase imediato.

Realizada a hipótese de *T. ariquemmes* reverter às formações abertas, teríamos tido, no decurso de dois ciclos climáticos, três espécies onde só havia uma no começo: voltaria a espécie original de cerrado, expandir-se-ia *T. Santacruz* e readaptar-se-ia *T. ariquemmes*. É um esquema inteiramente conjectural, mas de todas as eventualidades são conhecidas exemplos reais. Acho um esquema de boas qualidades heurísticas.

Deixando de lado os animais e voltando-nos para o ambiente geral, verificamos que esses fatos estão acontecendo em uma região onde

se podia prever que acontecessem. O mapa de domínios morfoclimáticos de Ab'Sáber mostra uma língua do domínio dos cerrados apontando para noroeste, estendendo-se dentro de Rondônia, entre o vale do Jiparaná e a chapada dos Parecis, até perto dos 12 graus de latitude. Cerca de 600 km a NNW estão os campos do Pucuari, mancha ectópica de cerrados entre o Madeira e o Purus. Isso indica pelo menos um dos caminhos seguidos pelas formações abertas para invadir a hiléia durante a parte seca do ciclo climático. Que este caminho funcionou recentemente é demonstrado (observação pessoal) pela presença em Rondônia de paleopavimentos de caatingas ("stone lines") sob mata de tipo amazônico. Mais convincente ainda é o trabalho de Absy & van der Hammen (1976), em que relatam o encontro de perfis polínicos característicos de "savanas" (= cerrados) na mineração de Rio Preto (do Crespo), em 09°28'S, 63°07'S — a cerca de 10 km da localidade onde primeiro foi encontrado *T. ariquemés*.

Os *Tropidurus* de Rondônia ilustram o fato, decorrência lógica do modelo de especiação geográfica, de que os resultados são os mesmos quaisquer que sejam as causas do isolamento. Por outro lado, a presença de padrões praticamente idênticos de especiação nas partes úmida e seca do ciclo climático talvez venha a revelar-se uma das diferenças relevantes entre as biotas temperadas e tropicais do ponto de vista da geração de diversidade. As formações mais rústicas que vemos invadindo e dissecando as áreas florestadas nos períodos secos, caatingas e cerrados, mantêm biotas ricas e diversificadas, bem diferentes daquelas das áreas empobrecidas pelo frio. Possivelmente o contraste entre processos preponderantemente dominados pela pluviosidade (tropicais) e pela temperatura (temperados) seja pelo menos parte da resposta ao enigma da diversidade. A diferença entre biotas temperadas e tropicais é pequena nos grandes mamíferos e em certos grupos de aves, mas acentuada nos animais pequenos e nos exotermos. O desequilíbrio, acentuado nas fases frias, pode impedir as biotas temperadas de saturarem sua capacidade de diversidade. Talvez em épocas de estabilidade climática haja menor heterogeneidade latitudinal.

Deste ponto de vista, será interessante aprofundar o estudo dos casos de especiação no Brasil em que as paleotemperaturas concebivelmente tenham desempenhado um papel decisivo — os padrões de distribuição montana, no Itatiaia, no Caparaó e mesmo no riquíssimo, porém mais complexo, cenário do Espinhaço (Vanzolini & Ramos, 1977; Vanzolini, 1982).

Tomando uma óptica mais ampla, é possível que os tempos de estabilidade climática sejam tempos de menos especiação geográfica, e

de menor multiplicação de espécies. Haveria, em contraposição, durante períodos de grandes oscilações climáticas, como, por exemplo, os glaciais, intensa atividade. A incidência de períodos glaciais é pequena ao longo da história geológica, e eles sozinhos não podem explicar a diversidade biótica, mas outras causas de oscilação rápida e drástica poderão talvez ser responsabilizadas por paroxismos de especiação e picos de diversidade. A idéia de períodos de intensa atividade evolutiva é recorrente na paleontologia e na macroevolução, defrontadas com as grandes extinções e renovações de fauna. Talvez esses processos tenham parte de sua raiz em ciclos de especiação.

Conclusão

Tratei com certo detalhe alguns casos de participação minha, para tentar transmitir o mecanismo mental, a estratégia de campo e a informação necessários nesta linha de estudo, que a tornam um exercício intelectual tão agradável. Tentei mostrar também como um parco acervo de dados paleoclimáticos muito genéricos permitiu, antes de tudo pela implantação de uma filosofia de trabalho, resultados que, ao ser começada esta fase da pesquisa, pareciam longe de atingíveis.

Há, porém, necessidade imediata de muito mais informação. O mapeamento da última geração de refúgios é por muitos considerado como de grande prioridade, inclusive para decisões sobre a localização de reservas biológicas em áreas de máxima diversidade. Acho que não. Em primeiro lugar, diversidade é apenas uma das coisas a conservar. Inúmeras situações biológicas são de importância pelo menos tão grande, tais como, por exemplo, contactos e transições entre domínios onde, pelo menos teoricamente, podem ser esperados casos de competição de deslocamento de caracteres e outros fenômenos plausíveis e razoáveis, mas raramente vistos e mais raramente ainda quantificados. Por outro lado, nada há que garanta a coincidência de um refúgio, localizado por métodos geomorfológicos e paleopalínológicos, com uma área de máxima diversidade. Na realidade, quem quer conservar diversidade deve ir ao campo estimá-las diretamente (Vanzolini, 1980).

Há casos, porém, em que o mapeamento de refúgios é mesmo desesperadamente urgente. Cito a mata atlântica. Na tarefa essencial de separar, na distribuição das faunas, os fatores ecológicos dos históricos, as regiões de grande âmbito latitudinal são sempre difíceis de tratar, pois latitude significa temperatura. A mata atlântica ocupa 22 graus de latitude. Aos 3.300 quilômetros que separam Recife de São Francisco do Sul correspondem 5,3 graus na temperatura média anual, com ampli-

tudes respectivamente de 2,9 e 7,9 graus centígrados. São discerníveis nesse espaço diversos limites distribucionais. Alguns podem ser atribuídos a temperaturas — serão todos? De há muito conhecem-se evidências geomorfológicas de extensa semi-aridez holocênica na Serra do Mar (Bigarella, Marques Filho & Ab'Sáber, 1961); por outro lado, há indícios zoológicos da existência de refúgios. As distribuições, sem exceção, apesar de praticamente lineares, dada a estreiteza da faixa florestada, são complexas. Um mapeamento paleoclimático da mata atlântica faria muito para adiantar os conhecimentos, especialmente de grupos, como os anfíbios, que nessa região apresentam padrões dos mais enigmáticos (Heyer, 1983; Heyer & Maxson, 1983).

Outra necessidade gritante é de alguma quantificação paleoclimática, especialmente no que diz respeito a temperaturas. Já fizemos notar que a maior parte da informação no hemisfério norte e nas partes mais frias do hemisfério sul (Andes da Colômbia, Nova Zelândia) refere-se a paleotemperaturas, ao passo que nos países tropicais predominam o que poderíamos chamar de "pluviosidades relativas". Seria utilíssimo poder recompor, grosseiramente que fosse, as feições ecológicas mais importantes dos momentos críticos dos ciclos climáticos, para tentar responder a perguntas como estas: Onde e como sobreviveu a fantástica ictiofauna amazônica durante o apogeu do gelo? Hoje, o fenômeno meteorológico da "friagem" mata toneladas de peixes; como era durante o Wisconsin? O que comiam então os peixes frugívoros?

Sei que, para que se chegue lá, será necessário à paleoclimatologia um apoio mais amplo de outras disciplinas. Por exemplo, da palinologia, principalmente relacionando a vegetação circundante com a chuva de pólen. Também da paleopalinologia, que precisa ampliar a fase indutiva, produzindo e extraindo informação de uma multiplicidade de perfis. Ainda mais a fisiologia ecológica, permitindo inferir o clima a partir de floras baseadas em pólen. São necessidades grandes, prementes e difíceis de atender. Mas não se pode negar que o caráter de vanguarda interdisciplinar, tão evidente na angústia por informação colateral nova, está entre os maiores encantos desta nossa empresa.

Referências

- Ab'Sáber, A. N., 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. *Orientação* (Dep. Geogr. Univ. São Paulo) 3:45-48.
- Ab'Sáber, A. N., 1977a. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* (Inst. Geogr. Univ. São Paulo) 52:1-22.

- Ab'Sáber, A. N., 1977b. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas (Inst. Geogr. Univ. São Paulo)* 3:1-19.
- Absy, M. L. & Th. van der Hammen, 1976. Some paleoecological data from Rondonia, southern part of Amazon basin. *Acta Amazonica, Manaus*, 6 (3): 293-299.
- Bigarella, J. J., P. L. Marques Filho & A. N. Ab'Sáber, 1961. Ocorrência de sedimentos remanescentes nas fraldas da Serra do Iquererim (Guarua, S.C.). *Bol. Paran. Geogr.* 4/5:82-93.
- Braga, R., 1962. História da Comissão Científica de Exploração. Fortaleza, Ceará: Imprensa Universitária.
- Bush, G. L., 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:339-364.
- Dobzhansky, T., 1937. *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Flenley, J. R., 1981. *The equatorial rain forest: a geological history*. London etc.: Butterworths.
- Haffer, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165 (3889): 131-137.
- Heyer, W. R., Variation and systematics of frogs of the genus *Cyclorhynchus*. *Arq. Zool. São Paulo* 30 (4): 235-339.
- Heyer, W. R. & L. R. Maxson, 1982. Distribution, relationships, and zoogeography of lowland frogs. The *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia, p. 375-388 in G. T. Prance, ed., *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press.
- Heyer, W. R. & L. R. Maxson, 1983. Relationships, zoogeography and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cyclorhynchus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Arq. Zool. São Paulo* 30 (5): 341-373.
- Hoge, A. R., 1966. Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes Viperidae). *Mem. Inst. Butantan* 32 (1965): 109-184.
- Huxley, J., ed. 1940. *The New Systematics*. Oxford: Clarendon Press.
- Jordan, K., 1896. On mechanical selection and other problems. *Novit. Zool.* 3: 426-525.
- Kleinschmidt, O., 1900. Arten oder Formenkreise? *J. Ornith.* 48 (1): 134-139.
- Lönnberg, E., 1926. Einige Bemerkungen über den Einfluss der Klimaschwankungen auf die afrikanische Vogelwelt. *J. Ornith.* 74 (2): 259-273.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia University Press.
- Moreau, R. E.: 1966. *The bird faunas of Africa and its islands*. New York: Academic Press.

- Rensch, B., 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin: Borntraeger.
- Schwabe, G. H., 1969. Towards and ecological characterization of the South American continent, p. 113-136 in E. Fittkau, J. J. Illies, G. H. Schwabe & H. Sioli, Biogeography and ecology in South America, vol. 1. The Hague: Dr. W. Junk. Stresemann, E., 1919. Über die europäischen Baumläufer. Verh. Ornith. Ges. Bayern 14: 39-74.
- Stresemann, E., & H. Grote, 1929. Verbreitung und Gliederung afrikanischer Formenkreise. Verh. VI Ornith. Congr., Kopenhagen 1926: 358-374.
- Vanzolini, P. E., 1980. Algumas questões ecológicas ligadas à conservação da natureza no Brasil. Interfácies (Escritos e Documentos) 21: 1-23 (Inst. Bioc. Letr. Ci. Ex. UNESP, S. José do Rio Preto).
- Vanzolini, P. E., 1981. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 34 (19): 189-204.
- Vanzolini, P. E., 1982. A new *Gymnodactylus* from Minas Gerais, Brazil, with remarks on the genus and on montane endemisms in Brazil (Sauria, Gekkonidae). Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 34 (29): 403-413.
- Vanzolini, P. E. & A. N. Ab'Sáber, 1968. Divergence rate in Brazilian Lizards of the genus *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 21 (21): 205-208.
- Vanzolini, P. E. & A. M. M. Ramos, 1977. A new species of *Colobodactylus*, with notes on the distribution of a group stranded microteiid lizard (Sauria, Teiidae). Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 31 (3): 19-47.
- Vanzolini, P. E. & E. E. Williams, 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). Arq. Zool. São Paulo 19 (1-4): 1-298.
- Vanzolini, P. E. & E. E. Williams, 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographical speciation. Papéis Avulsos Zool., São Paulo, 34 (23): 251-255.

Paulo Emílio Vanzolini é diretor do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Palestra proferida em 1º de agosto de 1986 na Associação Brasileira de Estudos do Quaternário, durante a jornada de comemoração ao Centenário da Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo.