



## ÁREAS DE ENDEMISMO DA AMAZÔNIA PASSADO E FUTURO

---

*José Maria Cardoso da Silva*

*Há dois padrões biogeográficos básicos na Amazônia. O primeiro padrão mostra que as espécies não estão distribuídas de forma homogênea na região, sendo que a maioria possui distribuição restrita, definindo “áreas de endemismo”. O segundo padrão revela que espécies endêmicas características de uma área de endemismo são substituídas nas áreas de endemismo adjacentes por espécies aparentadas. Todos os estudos recentes indicam uma longa e complexa história evolutiva para as áreas de endemismo da Amazônia. Sabe-se,*

*entretanto, que elas são muito mais antigas que o Quaternário e que nenhuma hipótese baseada em um único processo geológico ou paleoecológico será suficiente para explicar a origem dos padrões biogeográficos ali observados atualmente. A conservação dessas áreas requer a criação e implementação de unidades de conservação, bem como a interligação das mesmas por meio de corredores de biodiversidade, tanto em escala sub-regional (dentro das áreas de endemismo) como em escala regional (entre áreas de endemismo).*

*Ilustração de abertura:*

Pasto para criação de gado no rio Purus. Fotografia de 1903, provavelmente de Ernst Lohse. © Coleção Fotográfica/Arquivo Guilherme de La Penha/Museu Paraense Emílio Goeldi.

## Padrões e processos em biogeografia

A Amazônia é a região de maior biodiversidade do planeta. Cobrindo mais de seis milhões de km<sup>2</sup> em nove países do norte da América do Sul, abriga pelo menos 40.000 espécies de plantas, 427 de mamíferos, 1294 de aves, 378 de répteis, 427 de anfíbios e mais de 3000 espécies de peixes<sup>1</sup>, o que representaria cerca de 10% das espécies do planeta.

Explicar a origem da extraordinária riqueza de espécies na Amazônia sempre foi um grande desafio para gerações de cientistas. Nessa investigação, é muito importante distinguir entre os processos que deram origem à grande diversidade de espécies na região e os processos que atuam de forma integrada para manter esta biodiversidade. Para compreender a origem das espécies na região, são bastante adequados os métodos da biogeografia, enquanto que para entender como a biodiversidade é mantida atualmente, são requeridos os métodos da ecologia.

Biogeografia é a ciência que estuda a distribuição dos seres vivos, atuais e extintos, em nosso planeta. Em geral, biogeógrafos documentam a distribuição dos organismos (vivos ou fósseis) visando investigar as relações entre padrão e processo biogeográfico. A ocorrência de um padrão na natureza implica que ele foi causado por um processo ou um conjunto de processos gerais.

Em biogeografia, há hipóteses sobre padrão e hipóteses sobre processos. Em ambos os casos, as hipóteses são testadas rigorosamente até que sejam consideradas como necessárias e suficientes até se tornarem amplamente aceitas. Como é comum em ciência, a ampla aceitação de uma hipótese não implica de forma alguma que ela esteja protegida de questionamentos, pois novas informações e novas interpretações podem levar à superação de hipóteses tradicionalmente aceitas e ao surgimento de novas hipóteses com maior poder explicativo. Em contraste com o que é ensinado nos livros textos de ciência dos ensinamentos fundamental e médio, a estabilidade de hipóteses e teorias não é a norma da ciência.

Há dois padrões biogeográficos básicos na Amazônia. O primeiro padrão é que as espécies não estão distribuídas de forma homogênea na região, sendo que a maioria delas possui distribuição restrita, definindo “áreas de endemismo”. O segundo padrão é que espécies endêmicas características de uma área de endemismo são substituídas nas áreas de endemismo adjacentes por espécies aparentadas.

<sup>1</sup> MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; GIL, P. R.; PILGRIM, J.; FONSECA, G. A. B.; BROOKS, T. & KONSTANT, W. R. *Wilderness: Earth's Last Wild Places*. Mexico City: CEMEX S. A., 2002.

Em muitos casos, tais substituições de espécies estão associadas à presença de barreiras físicas bem definidas, tais como rios, planaltos ou manchas de vegetação aberta. Entretanto, em alguns casos, essa substituição se dá em lugares sem nenhuma barreira visível atualmente.

Os dois padrões não passaram despercebidos pelos primeiros naturalistas que visitaram a região<sup>2</sup>, e todos os esforços feitos até hoje pelos biogeógrafos visaram basicamente identificar os processos biogeográficos responsáveis por esses padrões.

## Áreas de endemismo na Amazônia

As áreas de endemismo são muito importantes, pois se trata de unidades geográficas básicas para a reconstrução da história evolutiva da biota de uma determinada região. Além disso, as áreas de endemismo abrigam um conjunto único e insubstituível de espécies e são, portanto, regiões prioritárias para o estabelecimento de programas de conservação.

As áreas de endemismo são identificadas a partir da presença de pelo menos duas espécies cujas distribuições sejam coincidentes e restritas a um determinado espaço geográfico. Tais áreas organizam-se de forma hierárquica, pois duas ou mais áreas de endemismo podem estar contidas em uma área de endemismo maior. Há dois métodos geralmente utilizados para identificá-las: o método tradicional e o método proposto por Morrone.

O método tradicional sobrepõe mapas com as distribuições restritas de espécies, para identificar os lugares das altas concentrações das mesmas.<sup>3</sup> Este método é limitado porque faltam critérios claros para determinar se uma espécie possui ou não distribuição restrita. Além disso, não revela a natureza hierárquica das áreas de endemismo. Já o método proposto por Morrone<sup>4</sup> analisa a distribuição das espécies utilizando o critério da parcimônia para identificar subconjuntos de “unidades geográficas operacionais” (geralmente localidades ou quadrados de 0,5° ou 1°), os quais são definidos de forma não ambígua por pelo menos duas espécies. Tal método é considerado mais objetivo e completo que o método tradicional, pois não requer nenhuma premissa sobre a extensão das distribuições das espécies e revela de forma clara a hierarquia das áreas de endemismo.<sup>5</sup>

Wallace<sup>6</sup> dividiu a Amazônia em quatro áreas de endemismo (que ele denominou de “distritos”), com base na distribuição dos primatas: (a) Guiana, (b) Equador, (c) Peru e (d) Brasil. As bordas dessas áreas de endemismo correspondiam aos rios Amazonas-Solimões, Negro e Madeira.

<sup>2</sup> WALLACE, A. R. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 20:107-110, 1852.

<sup>3</sup> MÜLLER, P. *Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Real*. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape. Haag: Dr. W. Junk, 1973.

<sup>4</sup> MORRONE, J. J. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43:438-441, 1994.

<sup>5</sup> SILVA, J. M. C. & OREN, D. C. Application of parsimony analysis of endemicity (PAE) in Amazon biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59:427-437, 1996.

<sup>6</sup> WALLACE, A. R. *Op cit.*

A hipótese de Wallace foi apoiada por vários estudos de diversos grupos de vertebrados, como também pela revisão das informações atualizadas sobre os primatas amazônicos.

Examinando as distribuições das espécies de aves e usando o método tradicional, Haffer<sup>7</sup> propôs seis áreas de endemismo para aves, refinando portanto as áreas identificadas por Wallace. Assim, a área Guiana permaneceu como uma área de endemismo distinta, a área Equador foi dividida em duas (Imeri e Napo), a área Peru foi renomeada Inambari e a área Brasil dividiu-se em duas áreas (Rondônia e Belém). Cracraft<sup>8</sup> apresentou uma proposta mais detalhada das distribuições das aves na América do Sul e chegou quase à mesma conclusão que Haffer. A única diferença foi que Cracraft reconheceu mais uma área de endemismo, denominada de Pará, para toda a região entre os rios Tocantins e Tapajós.

A partir da publicação do trabalho de Morrone<sup>9</sup>, vários estudos foram feitos para avaliar a proposta destas sete áreas utilizando a nova metodologia. Em todos os estudos, a divisão da Amazônia em sete áreas de endemismo foi apoiada. Mais recentemente, Silva, Novaes e Oren<sup>10</sup> analisaram novas informações sobre a distribuição e taxonomia de aves e afirmaram que a área de endemismo Pará é, de fato, composta por duas áreas bem distintas, cada qual com o seu próprio conjunto de espécies endêmicas, que foram nomeadas como Xingu e Tapajós.

Desta forma, oito grandes áreas de endemismo podem ser reconhecidas para vertebrados terrestres na Amazônia (figura 1). Aquelas reconhecidas para subespécies de borboletas florestais e para espécies de plantas vasculares são geralmente coincidentes ou estão contidas dentro das oito áreas de endemismo de vertebrados terrestres, indicando assim uma boa congruência espacial entre os padrões de endemismo de diferentes grupos taxonômicos. As áreas variam consideravelmente em extensão, desde a pequena Belém (201.541 km<sup>2</sup>) até a enorme Guiana (1.700.532 km<sup>2</sup>). As outras possuem as seguintes extensões: Imeri – 679.867 km<sup>2</sup>, Napo – 508.104 km<sup>2</sup>, Inambari – 1.326.684 km<sup>2</sup>, Rondônia – 675.454 km<sup>2</sup>, Tapajós – 648.862 km<sup>2</sup> e Xingu – 392.468 km<sup>2</sup>. O número e os limites dessas áreas devem ser vistos como hipóteses de trabalho, exigindo constante reavaliação quando novos dados taxonômicos e biogeográficos de diferentes grupos de organismos se tornarem formalmente disponíveis. É possível predizer, por exemplo, que algumas áreas de endemismo, como Guiana, Imeri e Inambari, serão subdivididas em uma ou mais áreas de acordo com o aumento do conhecimento sobre suas biotas.

<sup>7</sup> HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165:131-137, 1969.

<sup>8</sup> CRACRAFT, J. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, 36: 49-84, 1985.

<sup>9</sup> MORRONE, J. J. *Op. cit.*

<sup>10</sup> SILVA, J. M. C.; NOVAES, F. C. & OREN, D. C. Differentiation of *Xiphocolaptes* (Dendrocolaptidae) across the river Xingu, Brazilian Amazonia: recognition of a new phylogenetic species and biogeographic implications. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 122: 185-194, 2002.

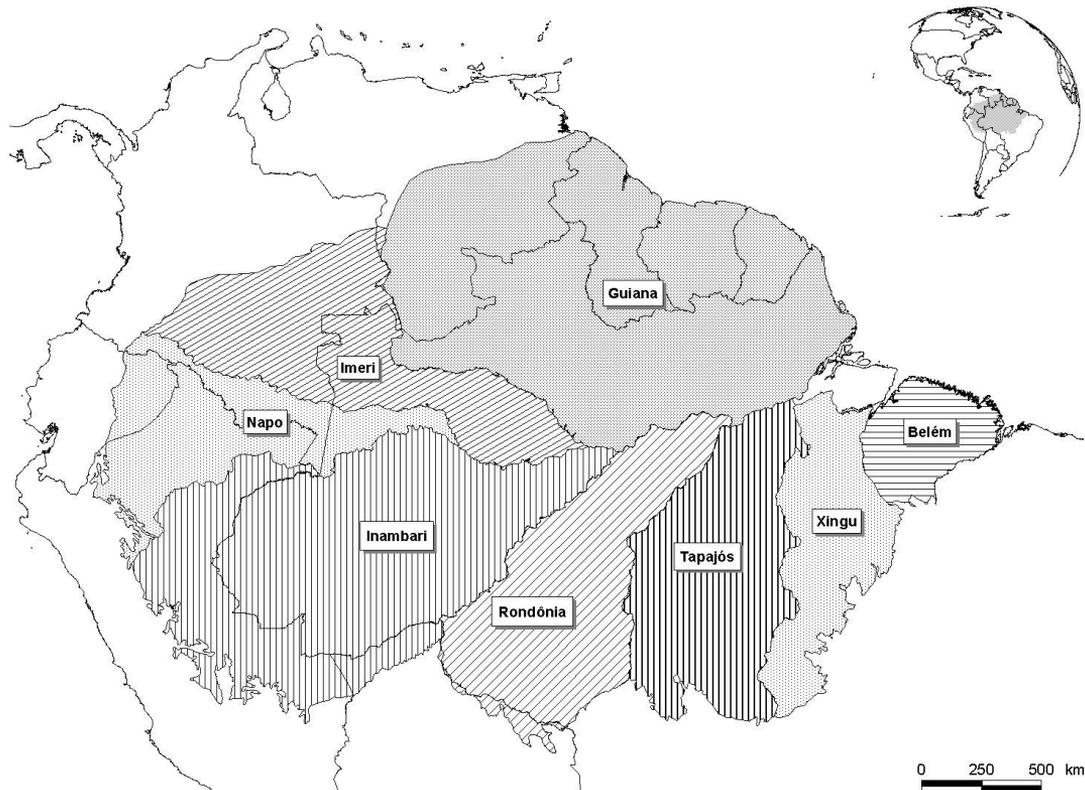


Figura 1: Áreas de endemismo identificadas para vertebrados terrestres na Amazônia

## Processos biogeográficos fundamentais e formação das áreas de endemismo

Os padrões biogeográficos regionais são formados por apenas três processos biogeográficos básicos<sup>11</sup>: produção de espécies, intercâmbio biótico e extinção em massa. O grande desafio teórico é tentar estimar a contribuição relativa de cada um desses processos na determinação dos padrões biogeográficos atuais.

As espécies são produzidas quando uma espécie ancestral dá origem a duas ou mais espécies descendentes num processo denominado de especiação. Há vários modelos de especiação. Entretanto, para vertebrados terrestres, o modelo mais comumente aceito é o da especiação por vicariância. Nesse modelo, uma espécie ancestral tem sua distribuição fragmentada por fatores geológicos ou ecológicos. Assim, as populações tornam-se isoladas e passam por um processo de diferenciação, dando origem a duas ou mais espécies descendentes. A produção de espécies geralmente

<sup>11</sup> RICKLEFS, R. E. The integration of local and regional processes. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A. (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1989. p. 599-622.

aumenta a sua diversidade em uma região, mas nem sempre este é o caso. Assim, torna-se necessário fazer a distinção entre produção de espécies intra-regional (divisão de uma espécie ancestral em duas ou mais espécies descendentes dentro de uma região biogeográfica) e produção de espécies inter-regional (divisão de uma espécie ancestral em duas ou mais espécies descendentes ao longo dos limites de duas ou mais regiões biogeográficas). Somente a primeira aumenta a diversidade regional, mas os dois tipos, desde que não sejam seguidos imediatamente por eventos de dispersão, aumentam o número de espécies endêmicas em uma dada região.

Intercâmbio biótico é o fluxo natural de espécies entre regiões adjacentes. A diversidade de espécies aumenta quando a colonização é feita por dispersão. Enquanto a dispersão por saltos pode ser importante para explicar a formação de biotas em ilhas oceânicas, a difusão e a dispersão secular são os tipos mais prováveis de dispersão responsáveis pela formação de biotas regionais dentro de continentes.

Os eventos de extinções em massa atuam diminuindo a diversidade regional e podem ser causados tanto por fatores bióticos como por fatores abióticos. Entretanto, são geralmente associados a mudanças ambientais drásticas, cujos efeitos sobre a diversidade regional de espécies não podem ser facilmente estimados, requerendo fósseis abundantes e bem preservados.

Silva<sup>12</sup> comparou as avifaunas dos cinco grandes biomas brasileiros e sugeriu que a produção de espécies (especiação intra-regional) contribuiu mais para a formação da moderna biota na Amazônia e da Floresta Atlântica do que o intercâmbio biótico. Em contraste, o intercâmbio biótico é mais importante do que a produção de espécies no Pantanal. A Caatinga e o Cerrado localizam-se entre esses dois extremos. Assim, a formação de áreas de endemismo na Amazônia pode ser consequência de um ou vários eventos de especiação, que atingiram ao mesmo tempo um amplo conjunto de espécies ancestrais que possuíam ampla distribuição na região. A conclusão não é nova. Na verdade, ela apenas sintetiza a grande conclusão de todos os principais estudos já produzidos sobre a biogeografia amazônica. Infelizmente, não é possível avaliar adequadamente com as informações atualmente disponíveis a contribuição da extinção em massa, mas esse processo biogeográfico pode ter sido muito importante na determinação de alguns padrões biogeográficos atuais, pois há algumas evidências apontando que a diversidade de plantas na região foi mais alta no Mioceno do que é atualmente.<sup>13</sup>

<sup>12</sup> SILVA, J. M. C. La importancia relativa de los procesos que determinan la diversidad regional de las aves en las grandes regiones ecológicas brasileñas. In: SILVA, H. G & ITA, A. O. (Eds.). *Conservación de aves: experiencias en México*. México: CIPAMEX, no prelo.

<sup>13</sup> VAN DER HAMMEN, T. Paleogeology of Amazonia. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D.C. & D'INCAO, M. A. (Ed.). *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 19-44.

## Relações históricas entre as áreas de endemismo amazônicas

Se a produção de espécies é o principal processo biogeográfico responsável pela formação das áreas de endemismo amazônicas, ao reconstruirmos a história do processo de especiação das espécies endêmicas estaremos também reconstruindo a história das áreas de endemismo. Felizmente, há atualmente métodos rigorosos tanto para resgatar a história da formação das espécies como para resgatar a história das áreas de endemismo.

Para determinar as relações históricas entre as espécies, utiliza-se o método denominado de análise filogenética ou cladística. Este método serve-se de características morfológicas, comportamentais ou moleculares. O processo de reconstrução histórica começa pelo estudo comparativo entre as características das espécies estudadas. Tais características são então comparadas com um grupo externo de espécies. Através desse método, é possível distinguir as características primitivas (ou plesiomorfias) das características derivadas (ou apomorfias) de cada espécie. Então, através de um processo de reconstrução histórica orientado pelo princípio da parcimônia, é produzido um diagrama no formato de uma árvore que agrupa as espécies somente com base nas apomorfias compartilhadas. Esse diagrama de relações é denominado cladograma. Em um cladograma, cada ramo representa uma linhagem. A linhagem se divide, dando origem a duas ou mais espécies descendentes. Espécies que se originaram de um ancestral comum imediato são denominadas de espécies irmãs. Quando o pesquisador utiliza dados moleculares, é possível estimar também a idade dos eventos que deram origem a cada uma das espécies. Isso é feito a partir da calibragem referente à distância genética entre as espécies irmãs e à idade de fósseis conhecidos. Apesar das críticas a este procedimento, as estimativas sobre a origem das espécies são bastante úteis para estudos biogeográficos.

Os cladogramas de grupos de espécies podem ser combinados para reconstruir a história das áreas de endemismo na Amazônia. Este método, denominado análise de componentes, gera o que se chama de “cladograma de área”, ou seja, uma representação gráfica das relações históricas entre as áreas de endemismo estimadas a partir das relações de parentesco das espécies endêmicas.

Prum<sup>14</sup> foi o primeiro a realizar um estudo visando avaliar as relações históricas entre as áreas de endemismo da Amazônia utilizando a análise de componentes. Ele comparou

<sup>14</sup> PRUM, R. O. Historical relationships among areas of avian forest areas of endemism in the Neotropics. In: CONGRESSUS INTERNATIONALIS ORNITHOLOGICI, 19, 1988, Montreal, Canada. *Acta....* p. 2562-2572.

os cladogramas de 13 grupos de aves que ocorrem nas várias áreas de endemismo reconhecidas para as florestas tropicais de terras baixas sul-americanas. Ao invés de um diagrama simples de relações entre as áreas de endemismo, o autor propôs um cladograma complexo onde algumas áreas de endemismo aparecem mais de uma vez (Guiana e Rondônia), indicando que foram separadas e reagrupadas com outras áreas de endemismo várias vezes durante a formação de suas biotas (figura 2). De grande interesse é a sugestão de que as áreas de endemismo amazônicas não formam uma unidade natural, pois partes da Floresta Atlântica são mais próximas do conjunto formado pelas áreas de endemismo Belém, Xingu, Tapajós e Rondônia do que de outros setores da Floresta Atlântica.

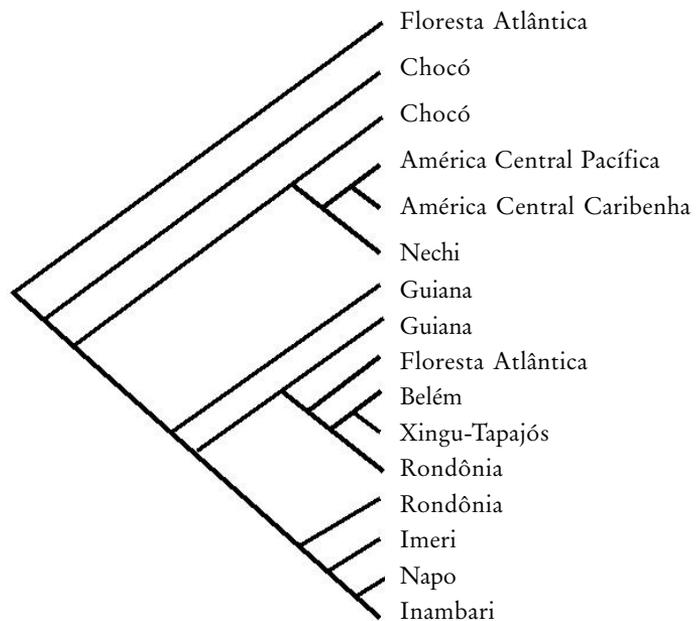


Figura 2: Relações históricas entre áreas de endemismo nas florestas neotropicais conforme PRUM, R. O.<sup>15</sup> Algumas áreas de endemismo aparecem no cladograma mais de uma vez, indicando complexas relações históricas entre as áreas

<sup>15</sup> PRUM, R. O. *Op. cit.*

<sup>16</sup> AMORIM, D. S. Dos Amazonias. In: BOUSQUETS, J. L. & MORRONE, J. J. (Ed.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Mexico: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, 2001. p. 245-255.

Amorim<sup>16</sup> combinou vários cladogramas de distintos grupos de insetos e primatas e indicou também que a Amazônia não é uma unidade natural, mas sim formada por dois grupos de áreas. O primeiro grupo é composto pelas áreas de endemismo Belém, Xingu, Guiana, Imeri, Napo e Inambari e está mais associado ao Escudo das Guianas, ao norte da América do Sul e à América Central. O segundo grupo

é composto pelas áreas de endemismo Rondônia e Tapajós e está mais relacionado ao Escudo Brasileiro, incluindo aí a Floresta Atlântica (figura 3). O único resultado comum entre os estudos de Prum e Amorim é a evidência de que a Amazônia não forma uma unidade biogeográfica, pois as seqüências de divisão das áreas amazônicas das duas propostas são completamente discordantes.

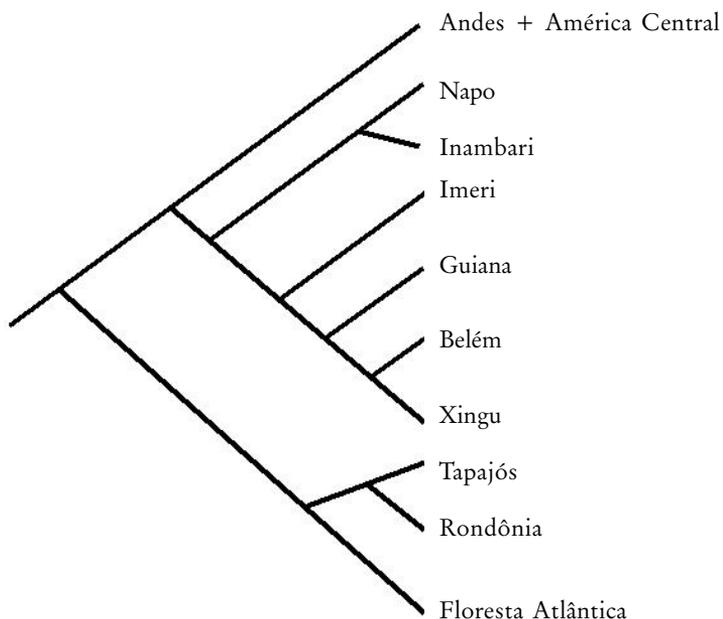


Figura 3: Relações históricas entre áreas de endemismo nas florestas neotropicais conforme AMORIM, D. S.<sup>17</sup>

<sup>17</sup> AMORIM, D. S. *Op. cit.*

<sup>18</sup> CRACRAFT, J. Deep-history biogeography: Retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology*, 37:221-236, 1988.

<sup>19</sup> BATES, J. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for basic diversification pattern. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. & D'INCAO, M. A. (Ed.). *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 119-137.

evolutivo da Amazônia em três grupos basais de áreas de endemismo: Nordeste (área de endemismo Guiana), Oeste (áreas de endemismo Napo e Inambari) e Sudeste (incluindo as áreas de endemismo Tapajós, Xingu e Belém). O autor também sugere que as duas outras áreas de endemismo (Rondônia e Imeri) possuem uma biota derivada de espécies ancestrais que colonizaram estas regiões a partir das três áreas basais. Bates<sup>20</sup> testou as predições do modelo utilizando todas as filogenias de grupos de aves amazônicas existentes e encontrou um grande apoio.

<sup>20</sup> BATES, J. *Op. cit.*

### Qual a idade das áreas de endemismo amazônicas?

Nos últimos 30 anos, tem-se discutido bastante o papel das flutuações climáticas do Quaternário – os últimos 2 milhões de anos – como a principal causa da formação das áreas de endemismo na Amazônia. A idéia foi denominada de “teoria dos refúgios” e foi proposta inicialmente por Haffer.<sup>21</sup> A hipótese de Haffer é simples e elegante, apesar de gerar poucas predições testáveis. Ele sugeriu que, durante os vários períodos glaciais do Quaternário, a floresta amazônica foi dividida em vários pequenos pedaços de florestas que foram isolados um dos outros por extensas áreas de vegetação aberta, não florestal. Os remanescentes de floresta serviram como “refúgios” para numerosas populações de animais e plantas florestais, que se diferenciaram uma das outras via seleção natural e chance durante períodos de isolamento geográfico. Os pequenos blocos de floresta foram novamente reunidos nos períodos interglaciais quando as áreas ora recobertas por vegetações abertas foram novamente dominadas por florestas, permitindo que as populações dos “refúgios” expandissem novamente as suas distribuições. Durante o processo de expansão, as populações entraram outra vez em contato com suas populações irmãs que tinham ficado isoladas em outros “refúgios”. O resultado deste encontro pode ter sido variável, dependendo de quanto as populações se tenham diferenciado em isolamento e desenvolvido ou não incompatibilidade reprodutiva e/ou ecológica. Se as populações isoladas desenvolveram tanto incompatibilidade reprodutiva como ecológica, transformaram-se em espécies distintas e tenderam a se excluir geograficamente ao longo de uma zona de contato. Se as populações desenvolveram incompatibilidade reprodutiva mas não incompatibilidade ecológica, então as espécies resultantes puderam estabelecer áreas de sobreposição (ou simpatria) ao longo das zonas de contato. Se as populações

<sup>21</sup> HAFFER, J. *Speciation in Amazonian forest birds. Op. cit.*

<sup>22</sup> HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Op. cit.*

<sup>23</sup> PETRI, S. & FÚLFARO, V. J. *Geologia do Brasil*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1983.

SALO, J.; KALLIOLA, R.; HÄKKINEN, I.; MÄKINEN, Y.; NIEMELÄ, P.; PUHAKKA, M. & COLEY, P. D. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, 322:254-258, 1986.

HOORN, C. Marine incursions and the influence of Andean tectonism on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: Results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105:207-309, 1993.

RÄSÄNEN, M.; LINNA, A. M.; SANTOS, J. C. R. & NEGRI, F. R. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 269:386-390, 1995.

LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERREIRO, J.; HORTON, B.; MALABARBA, M. C. S. L. & WESSELINGH, F. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. *In*: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, Z. M. & LUCENA, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre: Edipucrs, 1998. p. 13-48.

MÖRNER, N. A.; ROSSETTI, D. & TOLEDO, P. M. The Amazonian rainforest only some 6-5 million years old. *In*: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. & D'INCAO, M. A. (Ed.). *Op. cit.*, p. 3-18.

<sup>24</sup> COLINVAUX, P. A.; IRION, G.; RÄSÄNEM, M. E. & BUSH, M. B. A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana*, 16: 609-646, 2001.

KLEIDON, A. & LORENZ, A. Deep roots sustain Amazonian rainforest in climate

não desenvolveram nem incompatibilidade reprodutiva e nem incompatibilidade ecológica, então as populações puderam estabelecer faixas de hibridização, que podem variar bastante em termos de largura, ou mesmo se fundir completamente e assim eliminar toda a diferenciação acumulada durante o período de diferenciação. Tal processo de separação e contato de vários blocos de floresta na Amazônia foi provavelmente repetido várias vezes durante o Quaternário e levou à diferenciação da biota florestal da região em um tempo geológico relativamente recente. Essa hipótese teve grande aceitação durante as décadas de 70 e 80, mas foi lentamente abandonada nas últimas duas décadas, pelas seguintes razões, entre outras:

– Os estudos geológicos recentes na região indicam que a Amazônia foi muito mais dinâmica do que tinha sido imaginado anteriormente. Mesmo o proponente da “teoria dos refúgios”, um geólogo por profissão, imaginava que a Amazônia tinha sido relativamente estável durante o Terciário.<sup>22</sup> Entretanto, os dados atuais demonstram a importância das transgressões marinhas, mudanças no nível do mar, neotectonismo e dinâmica fluvial no processo de formação da moderna paisagem amazônica.<sup>23</sup>

– As evidências paleoecológicas coletadas até o momento não demonstram de forma inequívoca que grande parte da floresta amazônica tenha sido substituída tão extensamente por formações abertas e não-florestais, tal como cerrados e caatingas abertas, conforme foi sugerido pelos proponentes da teoria dos refúgios.<sup>24</sup> Os poucos estudos paleopalínológicos existentes que apóiam a substituição da floresta por vegetações abertas<sup>25</sup> localizam-se na periferia da Amazônia (Katira e Georgetown) ou em regiões dominadas por mosaicos formados por savanas e florestas no interior da região (Carajás).

– Os estudos moleculares sobre espécies de aves e mamíferos amazônicos continuam a indicar que estas são muito mais antigas que o Quaternário.<sup>26</sup> Mais recentemente, um estudo molecular envolvendo vários grupos de plantas<sup>27</sup> concluiu que mudanças climáticas do Quaternário não foram a maior força causadora da especiação de plantas sul-americanas.

– A conclusão da “teoria dos refúgios”, tanto na sua forma original<sup>28</sup> como na sua forma mais recente de apresentação<sup>29</sup>, não pode ser testada por métodos filogenéticos, pois não especifica qualquer seqüência de fragmentação dos refúgios para ser avaliada pela seqüência de eventos de separação de táxons<sup>30</sup>.

model simulations of the last ice age. *Geophysical Research Letters*, 28:2425-2428, 2001.

- KASTNER, T. P. & GOÑI, M. A. Constancy in the vegetation of the Amazon basin during the late Pleistocene: evidence from the organic matter composition of Amazon deep sea fan sediments. *Geology*, 31:291-294, 2003.
- <sup>25</sup> VAN DER HAMMEN, T. *Op. cit.*
- <sup>26</sup> BATES, J. *Op. cit.*
- PATTON, J. L. & SILVA, M. N. F. Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian mammals. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. & D'INCAO, M. A. (Ed.). *Op. cit.*, p. 138-164.
- GLOR, R. E. & BIT, L. J. & LARSON, A. A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizard. *Molecular Ecology*, 10:2661-2668. 2001.
- <sup>27</sup> PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A.; PELL, S. K. & BUTTERWORTH, C. A. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 515-538, 2004.
- <sup>28</sup> HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Op. cit.*
- <sup>29</sup> HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. & D'INCAO, M. A. (Ed.). *Op. cit.*, p. 45-118.
- <sup>30</sup> PATTON, J. L. & SILVA, M. N. F. *Op. cit.*
- <sup>31</sup> HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Op. cit.*
- <sup>32</sup> PATTON, J. L. & SILVA, M. N. F. *Op. cit.*
- <sup>33</sup> AMORIM, D. S. *Op. cit.*

Muitas outras hipóteses foram propostas recentemente para explicar a origem da biodiversidade na Amazônia em substituição à teoria dos refúgios<sup>31</sup>, mas várias delas também não são passíveis de avaliação pelos modernos métodos da biogeografia<sup>32</sup>. Amorim<sup>33</sup> assinalou que as áreas de endemismo na Amazônia apresentam uma longa trajetória evolutiva desde o final do Cretáceo e início do Terciário e devem ter-se originado como resultado das transgressões marinhas e formação de rios, isolando populações nos setores mais elevados do escudo das Guianas, do escudo brasileiro e das encostas andinas. Bates<sup>34</sup> considerou que muito da diferenciação das aves na Amazônia iniciou-se no Terciário e que as espécies e subespécies modernas são mais antigas que o Quaternário. Patton & Silva<sup>35</sup> também indicaram que muitas das espécies de mamíferos que estudaram na região amazônica são de idade Pliocênica e que suas origens podem estar associadas aos movimentos neotectônicos que são bem documentados para a região<sup>36</sup>. Pennington *et al.*<sup>37</sup> afirmaram que a diversificação de inúmeras espécies de plantas na América do Sul ocorreu no final do Mioceno e Plioceno. Todos os estudos recentes, portanto, mostram uma longa e complexa história evolutiva para as áreas de endemismo da Amazônia. Sabemos, entretanto, que elas são muito mais antigas que o Quaternário e que nenhuma hipótese baseada em um único processo geológico ou paleoecológico será suficiente para explicar a origem dos padrões biogeográficos observados atualmente na região.

### O futuro das áreas de endemismo da Amazônia

A longa história evolutiva da biota amazônica faz dela um patrimônio único no planeta e, portanto, de grande interesse para toda a humanidade. Sendo assim, cabe aqui discutir um pouco sobre o futuro de suas áreas de endemismo.

A maior ameaça à biodiversidade amazônica é a perda de habitat e a fragmentação causada pelo desmatamento. A Amazônia brasileira tem a maior taxa mundial absoluta de destruição de florestas, sendo calculada hoje em quase 1,8 milhão de hectares por ano.<sup>38</sup> Até o momento, mais de 12% de sua floresta foi destruída. Uma das melhores formas de estimar o desmatamento futuro é avaliar a presença de estradas pavimentadas, pois mais de dois terços do desmatamento na Amazônia ocorreu dentro de 50 km das maiores rodovias pavimentadas. Se simularmos o desmatamento em 50 km de cada lado das rodovias planejadas para serem

<sup>34</sup> BATES, J. *Op. cit.*

<sup>35</sup> PATTON, J. L. & SILVA, M. N. F. *Op. cit.*

<sup>36</sup> PETRI, S. & FÚLFARO, V. J. *Op. cit.*

<sup>37</sup> PENNINGTON, R. T. *et. al.* *Op. cit.*

<sup>38</sup> INPE. *Monitoramento da Floresta Amazônica por Satélite 2000-2001*. São José dos Campos: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE), 2002.

pavimentadas pelos dois últimos governos federais (excluindo as áreas protegidas e as terras indígenas), é possível prever os efeitos do desmatamento sobre os setores brasileiros das áreas de endemismo amazônicas. De longe, a área mais ameaçada é a Belém, cujo território desmatado passará de 67 para 87%. Aumentos consideráveis de desmatamento são previstos para as áreas de endemismo Xingu (de 27 para 40%), Tapajós (de 9,3 para 32,6%), Rondônia (de 12,5 para 21,6%), Inambari (de 5,1 para 24,6%) e Guiana (de 4,0 para 17,0%), enquanto os setores brasileiros das áreas de endemismo Napo (manteve 2,0%) e Imeri (de 2,7 para 3,3%) serão pouco alterados.

Para avaliar como estão protegidos os setores brasileiros das áreas de endemismo amazônicas, as áreas protegidas foram classificadas em quatro categorias: (1) áreas de proteção integral; (2) áreas de uso sustentável; (3) terras indígenas e (4) áreas de sobreposição entre diferentes tipos de áreas protegidas. A porcentagem do território em áreas protegidas serve para identificar três grupos de áreas de endemismo. O primeiro grupo inclui Napo, Imeri e Guiana – todas com mais de 40% de suas terras em áreas protegidas. O segundo grupo combina Inambari, Rondônia, Tapajós e Xingu, todas com 20% a 40% de suas áreas oficialmente declaradas como protegidas. Por fim, o terceiro grupo é composto somente pela área de endemismo Belém, que tem menos de 20 % de sua área em qualquer tipo de área protegida. Os três grupos possuem em comum o fato de que as áreas sob proteção integral representam apenas uma pequena porção das áreas protegidas em cada área de endemismo, variando de 0,28% até 11,7% (média de 4,8%).

Para garantir a continuidade da biodiversidade existente, é necessário um novo plano de conservação para a região. Este plano deve usar as unidades de conservação como unidades geográficas para o planejamento de conservação conforme as recomendações de Soulé & Terborgh<sup>39</sup>. As áreas devem ser priorizadas de acordo com o desmatamento atual e futuro. O número e a extensão das unidades de conservação de proteção integral devem aumentar significativamente em todas as áreas de endemismo, pois elas formam o núcleo dos sistemas de conservação na Amazônia. Onde não há possibilidade para a criação de novas unidades de conservação de proteção integral, este tipo de manejo deve ser incorporado no âmbito das unidades de conservação de uso sustentável e das terras indígenas. Alianças bem estruturadas para conservação e desenvolvimento com as comunidades indígenas são de grande importância<sup>40</sup>, dado

<sup>39</sup> SOULÉ, M. E. & TERBORGH, J. *Continental Conservation: Scientific Foundations of Regional Reserve networks*. Washington D. C.: Island Press, 1999.

<sup>40</sup> ZIMMERMANN, B.; PERES, C. A.; MALCOLM, J. R. & TURNER, T. Conservation and development alliances with the Kayapó of south-eastern Amazonia, a tropical indigenous people. *Environmental Conservation*, 28:10-22, 2001.

que quase um quinto da Amazônia brasileira está protegido como terras indígenas. O tamanho mínimo de uma unidade de proteção integral dever ser entre 500.000-1.000.000 ha, visando manter populações viáveis de grandes predadores, como o gavião real (*Harpya harpyja*) e grandes frugívoros, além, é claro, de manter a integridade ecológica das regiões. As áreas de endemismo com grande número de espécies endêmicas, tais como Inambari e Rondônia, exigem mais unidades de conservação localizadas estrategicamente para representar todas as espécies de forma adequada.<sup>41</sup> Novas unidades de conservação de proteção integral devem ser circundadas por unidades de conservação de uso sustentável ou terras indígenas, visando diminuir o impacto de futuras atividades humanas. Os blocos de áreas protegidas em cada uma das áreas de endemismo devem estar conectados entre si por uma matriz de atividades econômicas que contribuam também para a manutenção da biodiversidade, formando assim corredores regionais de biodiversidade.

Se a legislação brasileira for seguida pelos proprietários privados de terras, então essas áreas podem também gerar conexões entre os blocos de áreas protegidas. Laurence & Gascon<sup>42</sup> sugeriram o seguinte: (a) proibir o desmatamento dentro de 150 m dos cursos d'água; (b) proibir o desmatamento em relevos acentuados (>30°); (c) proibir o desmatamento de tipos raros de vegetação; (d) estipular que desmatamentos não devam ser maiores que 20 ha; (e) especificar que os proprietários individuais não possam desmatar mais do que 50% de suas propriedades; e (f) proibir o desmatamento ou caça no raio de 1 km dos limites das unidades de conservação. Em uma escala mais ampla, os corredores regionais de biodiversidade poderiam ser conectados para formar megacorredores de biodiversidade na escala do bioma.<sup>43</sup>

Tais diretrizes poderiam ajudar a construir um sistema de conservação grande e resiliente o suficiente para inibir o desmatamento, prevenir os efeitos de mudanças climáticas futuras, melhorar significativamente a qualidade de vida das populações rurais e prover as sociedades brasileira e global com os serviços ecológicos que somente a maior região de floresta tropical do mundo pode oferecer.

<sup>41</sup> RODRIGUES, A. S. L. & GASTON, K. J. How large do reserve networks need to be? *Ecology Letters*, 4:602-609, 2001.

<sup>42</sup> LAURENCE, W. F. & GASCON, C. How to creatively fragment a landscape. *Conservation Biology*, 11:577-579, 1997.

<sup>43</sup> AYRES, J. M.; FONSECA, G. A. B. da; RYLANDS, A. B.; QUEIROZ, H. L.; PINTO, L. P. de S.; MASTERSON, D. & CAVALCANTI, R. *Abordagens Inovadoras para Conservação da Biodiversidade no Brasil: Os Corredores das Florestas Neotropicais*. Volume 1 - Aspectos Gerais, 113 p., Volume 2 - Amazônia, 260 p., Volume 3 - Mata Atlântica, Versão 2.0. PP/G7 - Programa Piloto para a Proteção das Florestas Neotropicais: Projeto Parques e Reservas. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Recursos Hídricos e da Amazônia Legal (MMA), Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), 1997.

José Maria Cardoso da Silva é graduado em Biologia, doutor em Zoologia e vice-presidente de Ciência da Conservation International - Brasil.  
j.silva@uol.com.br