

Mark Ridley

EVOLUÇÃO

3ª Edição



17

Biogeografia Evolutiva

Biogeografia é a ciência que procura explicar a distribuição das espécies e de táxons mais elevados na superfície da Terra. O capítulo começa por descrever os fatos elementares que devem ser explicados – os tipos de distribuições. Daí passa para os processos explicativos. Começamos com os processos de curto prazo, como a ecologia das espécies e os movimentos em função do clima, que explicam as distribuições no nível das espécies. Depois passamos para os processos de larga escala, como a irradiação adaptativa em ilhas e arquipélagos, e então para os grandes padrões biogeográficos e os processos de longo prazo que os produzem, especialmente a tectônica de placas. Veremos como estudar a relação entre a história filogenética de uma espécie e a história geológica da área que ela ocupou. Terminamos examinando um outro fenômeno evolutivo resultante da tectônica das placas: o encontro de faunas quando áreas antes separadas são reunidas tectonicamente. O exemplo clássico é o Grande Intercâmbio Americano.

17.1 As espécies têm distribuições geográficas definidas

A distribuição geográfica das espécies pode ser endêmica, cosmopolita ou disjunta

A distribuição geográfica das espécies pode ser de vários tipos. Considere a Figura 17.1, que apresenta a distribuição de três espécies de tucanos do gênero *Ramphastos* na América do Sul. Duas das espécies, *R. vitellinus* e *R. culminatus*, têm distribuições *endêmicas*: elas estão circunscritas a determinada área. As distribuições endêmicas podem ser mais ou menos ampliadas e, no caso extremo de espécies que são encontradas em todos os continentes do globo, elas são chamadas de *cosmopolitas*. O pombo, por exemplo, é encontrado em todos os continentes, exceto na Antártica; em uma definição estrita ele não seria considerado cosmopolita, mas em geral o termo é entendido menos estritamente – e o pombo é chamado de espécie cosmopolita. Outras espécies, como a *R. ariel*, na Figura 17.1, não estão confinadas a uma só área, mas distribuídas em mais de uma região, com vazios entre elas: estas são chamadas de distribuições *disjuntas*.

Mapas como esse, das espécies da Figura 17.1, podem ser traçados para um grupo taxonômico de qualquer nível lineano: assim como as espécies têm sua distribuição geográfica, os gêneros, famílias, ordens também têm. Além da distribuição das espécies, a biogeografia procura explicar também as distribuições dos táxons mais elevados e, freqüentemente, para níveis diferentes, são apropriados diferentes processos explicativos. Os movimentos individuais de curta duração influenciam mais a distribuição das populações e espécies, enquanto processos geológicos, de ação lenta, podem controlar a biogeografia dos táxons mais elevados.

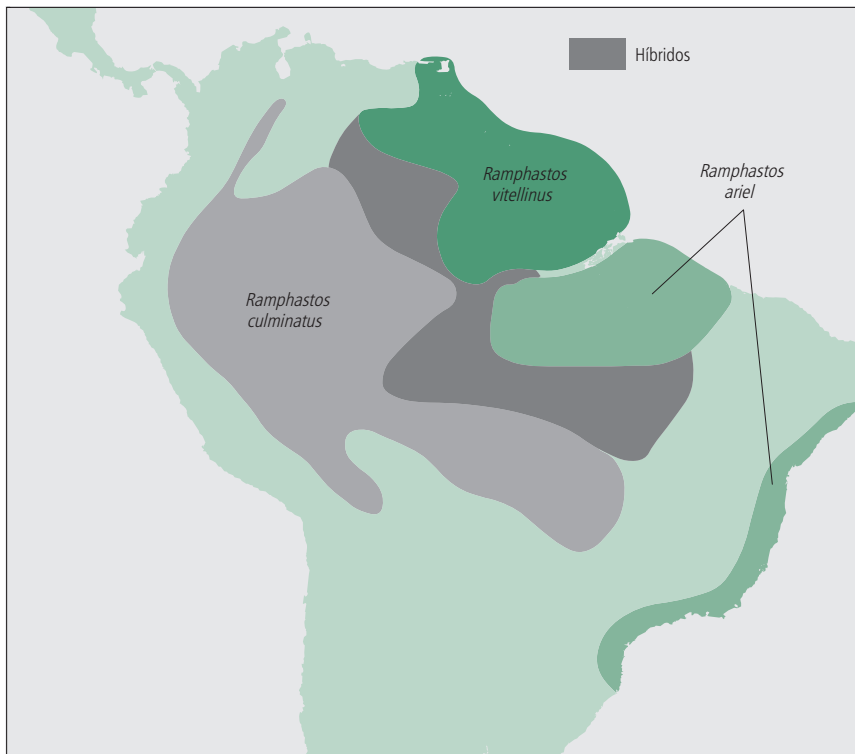


Figura 17.1

A distribuição natural de três espécies de tucanos no gênero *Ramphastos*, na América do Sul: *R. vitellinus* e *R. culminatus* têm distribuição endêmica, enquanto a distribuição de *R. ariel* é disjunta. Há uma grande zona híbrida entre as espécies. Modificada de Haffer (1974), com permissão da editora.

Obviamente, as distribuições nos níveis taxonômicos mais elevados são mais amplas do que as das espécies, mas alguns grupos mais altos, taxonomicamente isolados, com pequeno número de espécies (em geral elas são exemplos de fósseis vivos, ver Seção 21.5, p. 626), têm distribuições localizadas. Por exemplo, o tuatara *Sphenodon punctatus* é a única espécie sobrevivente de toda uma ordem de répteis (ou quase única – pode haver mais de uma espécie sobrevivente de *Sphenodon*). De cerca de 20 ordens de répteis, 16 estão completamente extintas e só quatro têm sobreviventes atuais. Dessas quatro, três contêm, respectivamente, as tartarugas e cágados, os lagartos e cobras e os crocodilos. A quarta só contém o *Sphenodon*, que atualmente está restrito a algumas ilhas rochosas da Nova Zelândia.

As principais regiões faunísticas globais...

... e de flora...

... estão identificadas...

Quando os biogeógrafos do século XIX examinaram as distribuições de grande número de espécies no globo, verificaram que, frequentemente, diferentes espécies viviam nas mesmas áreas amplas. Eles sugeriram que havia regiões faunísticas, de grandes dimensões na Terra. O primeiro mapa dessas regiões faunísticas foi elaborado para aves, pelo ornitólogo britânico Philip Lutley Sclater (1829-1913), e logo Alfred Russel Wallace generalizou as regiões de Sclater para outros grupos de animais. Assim, a Terra foi dividida em seis regiões biogeográficas principais (Figura 17.2a). Elas são definidas principalmente pela distribuição de aves e mamíferos e poderiam não ter sido reconhecidas se outros grupos tivessem sido usados. Os botânicos, por exemplo, tendem a traçar linhas diferentes no mapa: geralmente eles combinam as regiões Neártica e Paleártica em uma só região maior, chamada Boreal ou Holártica, e reconhecem uma região separada de flora na África do Sul, chamada do Cabo (Figura 17.2b). Portanto, a Figura 17.2 não ilustra um conjunto de fatos bruscos e rápidos, porque as regiões são aproximadas. Os termos regionais – como Neártico e Neotropical – são usados frequentemente na discussão biogeográfica.

A divisão em regiões foi feita de acordo com o grau de similaridade entre as espécies que vivem nos vários locais. A similaridade biogeográfica pode ser quantificada por meio de vários índices de similaridade. Um dos mais simples é o índice de Simpson. Se N_1 é o número de táxons na área que tem o menor número de táxons, N_2 é o número de táxons em outra área e C é o número de táxons comuns às duas áreas, então o índice de similaridade de Simpson, entre as duas áreas é:

$$C / N_1$$

... e quantitativamente descritas...

A Tabela 17.1 apresenta as similaridades de fauna, quanto a espécies de mamíferos, entre várias regiões – elas são apresentadas em porcentagens: isto é, $(C/N_1) \times 100$. Os índices da tabela mostram alguns dos motivos para a divisão da Terra em regiões faunísticas como as da Figura 17.2. Por exemplo, a fauna da Austrália e a fauna da Nova Guiné assemelham-se em 93%, enquanto a da Nova Guiné só se assemelha com a fauna das Filipinas em 64%. A das Filipinas é mais similar à da África do que à da Nova Guiné. Essa descontinuidade indonésia, que pode ser vista na Figura 17.2a, é conhecida como a linha de Wallace. Ela não era devidamente compreendida até a descoberta da tectônica de placas.

17.2 As características ecológicas de uma espécie limitam sua distribuição geográfica

As espécies ocupam nichos ecológicos determinados...

Os limites da distribuição de uma espécie são estabelecidos por seus atributos ecológicos. Uma maneira de entender como os fatores ecológicos limitam essa distribuição é em termos da distinção entre *nicho fundamental* e *nicho efetivo* (ou *realizado*), que foi feita pela primeira vez na década de 1950 por Hutchinson e MacArthur. Uma espécie é capaz de tolerar uma certa variedade de fatores físicos – temperatura, umidade e assim por diante – e, teoricamente,

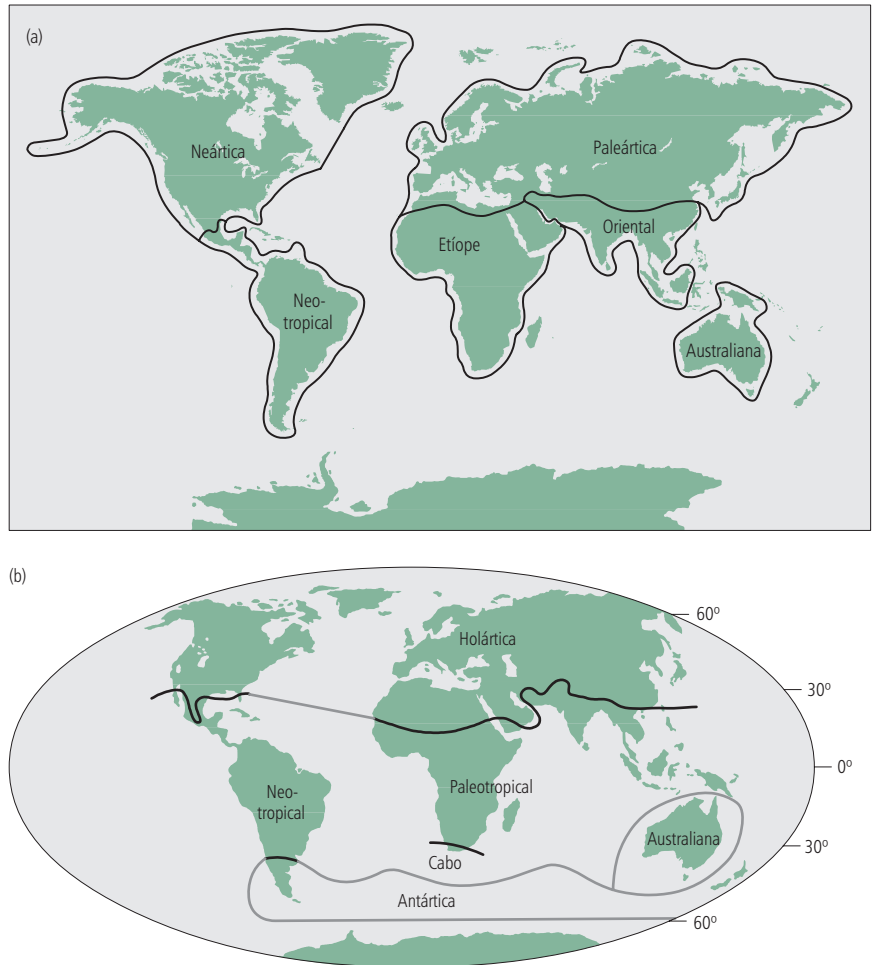


Figura 17.2

(a) As seis principais regiões faunísticas do mundo, com base na distribuição dos animais, especialmente de aves e mamíferos (ver Tabela 17.1). A descontinuidade entre as regiões Australiana e Oriental é chamada linha de Wallace. (b) As seis principais regiões de flora do mundo, com base na distribuição das angiospermas (plantas com flores). Redesenhada de Cox e Moore (2000), com permissão da editora.

Tabela 17.1

Índices de similaridade entre espécies de mamíferos de diversas regiões. Dados de Flessa *et al.* (1979).

	América do Norte	Índias Ocidentais	América do Sul	África	Madagascar	Eurásia	Ilhas do Sudeste Asiático	Filipinas	Nova Guiné	Austrália
América do Norte										
Índias Ocidentais	67									
América do Sul	81	73								
África	31	27	25							
Madagascar	38	27	35	65						
Eurásia	48	27	36	80	69					
Ilhas do Sudeste Asiático	37	20	32	82	63	92				
Filipinas	40	20	32	88	50	96	100			
Nova Guiné	36	21	36	64	50	64	79	64		
Austrália	22	20	22	67	38	50	61	50	93	

poderia viver em qualquer lugar em que esses limites de tolerância fossem satisfeitos. Esse é o nicho fundamental dela. Entretanto, espécies que estão competindo, em geral, só ocupam parte desse âmbito, e a competição pode ser intensa demais para permitir que duas espécies existam. Desse modo, o nicho efetivo de cada espécie será menor do que o fisiologicamente possível: cada uma ocupará um âmbito menor do que poderia ocupar se não houvesse competição. Foram feitas muitas pesquisas ecológicas para descobrir os fatores – físicos ou biológicos – que atuam para limitar a distribuição de cada espécie.

... mas a história também pode influir

Em alguns casos, a distribuição da espécie é limitada ecologicamente; por exemplo, a espécie não pode viver fora de seu âmbito efetivo porque fora dali há uma espécie competidora. Em outros casos, é necessária uma explicação histórica em vez da ecológica. A espécie pode ser ecologicamente capaz de viver em um local, mas não o faz porque nunca chegou lá – isto é, nunca migrou e estabeleceu-se.

Em que sentido os fatores ecológicos e históricos são alternativos? Considerando os limites efetivos da distribuição de uma espécie, podemos perguntar se ela está situada dentro dos limites de sua tolerância ecológica ou se, ecologicamente, ela poderia sobreviver do outro lado da fronteira, mas não o faz por alguma razão histórica. Portanto, verificar se as explicações são ecológicas ou históricas pode não ser importante. Na maioria dos casos reais, entretanto, a visão completa da distribuição de uma espécie exige tanto o conhecimento ecológico quanto o histórico. Uma espécie não pode viver fora de seus limites de tolerância ecológica; logo, sua biogeografia não pode se contrapor à sua ecologia. Entretanto, dentro de seus limites de tolerância ecológica, os fatores históricos podem ter determinado os locais onde ela está vivendo e onde não está. Assim, os dois fatores não se opõem, e o método sensível de análise consiste em descobrir como a ecologia e a história se combinaram para produzir a distribuição da espécie.

17.3 As distribuições geográficas são influenciadas pela dispersão

O âmbito de uma espécie mudará se os membros dela se moverem no espaço, um processo chamado de *dispersão*. Animais e plantas movem-se ativa e passivamente, no espaço, para procurar áreas desocupadas ou em resposta a mudanças ambientais. (Na fase de semente, as plantas movem-se passivamente.) Quando o clima esfria, o âmbito das espécies do hemisfério norte desloca-se para o sul e as florestas tropicais fragmentam-se em ilhas florestais menores. Seria igualmente possível mudar o âmbito de uma espécie quando o clima muda, sem movimentação de indivíduos. Por exemplo, os indivíduos de uma região mais fria poderiam morrer, o âmbito recuar e a média se deslocaria para o sul. Na prática, porém, também os indivíduos iriam para o sul, ampliando o âmbito da espécie ao fazê-lo. Se uma espécie se origina em determinada área e depois se dispersa para completar sua distribuição efetiva, o local em que ela se originou é chamado *centro de origem*.

A dispersão é propiciada por vários fatores físicos...

Várias rotas de dispersão podem ter sido percorridas na história biogeográfica de uma espécie. Simpson distinguia as dispersões por meio de *corredores*, de *pontes filtrantes* e de *loteria*. Dois locais estão ligados por um corredor quando fazem parte do mesmo maciço terrestre – a Geórgia e o Texas*, por exemplo. Os animais podem mover-se facilmente ao longo de um corredor, e quaisquer dois locais, unidos por ele terão alto grau de similaridade de fauna. Uma ponte filtrante é uma conexão mais seletiva entre dois locais, e só alguns tipos de animais conseguirão ultrapassá-la. Por exemplo, quando o estreito de Bering era seco, os mamíferos iam da América do Norte para a Ásia e vice-versa, mas nenhum mamífero sul-americano ia para a Ásia e nenhuma espécie asiática ia para a América do Sul. Presumivelmente, o motivo

* N. de R. T. Ou como parte do Rio Grande do Sul e o Uruguai.

... que
podem ser
acidentais

era que as pontes terrestres do Alasca e do Panamá eram tão distantes, tão estreitas e tão diferentes em ecologia que nenhuma espécie conseguia dispersar-se por elas. Finalmente, as rotas lotéricas são mecanismos de dispersão aleatórios ou acidentais, por meio dos quais os animais se movem de um lugar para outro. Os exemplos típicos são a tomada de ilhas e as balsas naturais. Nas ilhas caribenhas vivem muitos vertebrados terrestres e (se sua biogeografia é explicada corretamente pela dispersão) eles podem ter ido de uma ilha para outra, talvez carregados em um toro ou em algum outro tipo de balsa.

Há boas evidências do poder da dispersão. Por exemplo, em 1883 uma erupção vulcânica cobriu de cinzas a pequena ilha indonésia de Krakatca, matando todos os animais e plantas. Os biólogos, então, registraram a recolonização da ilha, especialmente quanto a aves e plantas. Ela foi estonteantemente rápida. Cinquenta anos depois, a ilha já estava recoberta por uma floresta tropical, que continha 271 espécies de plantas e 31 espécies de pássaros. Também vieram animais invertebrados, como insetos, embora seus números não fossem tão bem-monitorizados. A maior parte dos imigrantes veio das ilhas vizinhas de Java (a 40 km) e Sumatra (a 80 km); as aves teriam se dispersado por voo ativo e as plantas teriam vindo carregadas na forma de sementes. Portanto, em circunstâncias corretas, a dispersão pode ter um claro efeito sobre o âmbito das espécies.

17.4 As distribuições geográficas são influenciadas pelo clima, como nas glaciações

A era geológica atual é chamada quaternária e começou há 2,5 milhões de anos (a respeito do tempo geológico, ver Seção 18.2, p. 547). O clima tem sido mais frio durante o quaternário em geral do que na era terciária precedente, e a temperatura tem oscilado para mais e para menos. Muitos períodos dos tempos mais frios foram glaciais e os períodos mais quentes foram interglaciais. Essas mudanças climáticas aconteceram com recentidade suficiente para que, em alguns casos, o documentário fóssil fosse completamente revelador. No hemisfério norte, quando o clima se torna mais frio, os âmbitos das espécies animais e vegetais tendem a se contrair e deslocar para o sul. Em qualquer lugar, a ecologia local muda sua característica para outra, de clima frio. Por exemplo, a mudança de um ecossistema temperado por outro do tipo tundra foi bem-documentada por meio de dados sobre pólen nas zonas temperadas do norte, durante as glaciações mais recentes.

A glaciação
causou mu-
danças nas
distribuições
geográficas

A mudança também pode ser observada na distribuição de espécies únicas (Figura 17.3). A glaciação mais recente terminou há mais ou menos 10 mil anos. A Figura 17.3 mostra como as distribuições geográficas das cicutas e das faias avançaram para o norte, nos Estados Unidos, à medida que a temperatura aumentou e a calota polar recuou. Os mesmos movimentos para sul ou norte, com o avanço ou recuo das calotas polares, foi demonstrado em muitas espécies. Sem dúvida, o clima do passado no local de um sítio arqueológico pode ser inferido pelo tipo de espécies que estavam presentes. Como os períodos glaciais e interglaciais vão e vêm, muitas espécies não evoluem (ao menos de forma observável) – elas simplesmente se mudam para o norte ou para o sul.

Os movimentos das espécies de acordo com as glaciações tiveram conseqüências evolutivas. Na Europa, muitas espécies sobreviveram ao frio retirando-se para o extremo sul do continente. No auge da glaciação, espécies como os ursos e os ouriços recuaram para a Espanha, a Itália e os Bálcãs. Essas populações locais, sobrevivendo em condições adversas, são ditas *refúgios*. Nos diversos refúgios, as pequenas populações teriam desenvolvido diferenças genéticas, por seleção ou por deriva. As populações da Espanha, da Itália e dos Bálcãs divergiram. Então, quando a calota polar recuou para o norte, as três populações também se expandiram para lá. Isso teve duas conseqüências detectáveis.

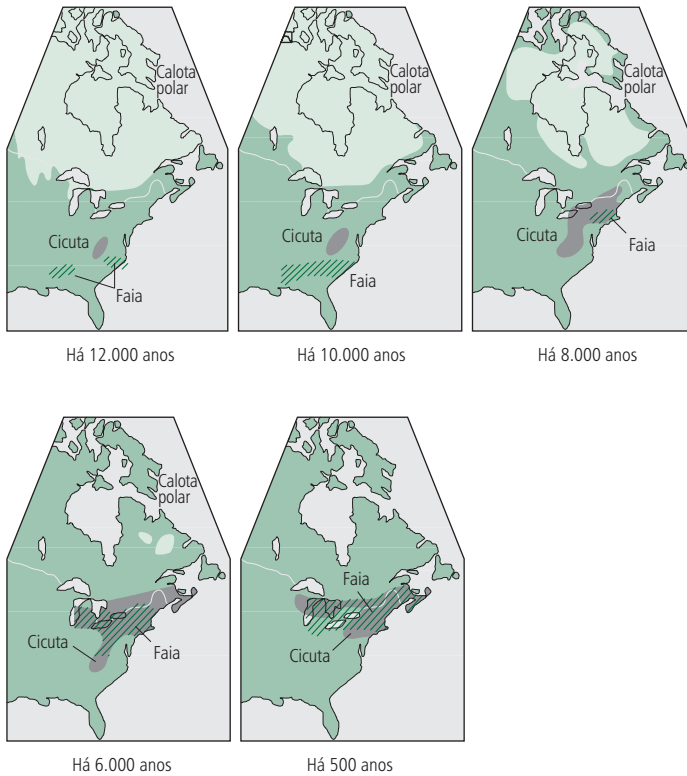


Figura 17.3

Mudança na distribuição geográfica americana da faia (*Fagus*) e da cicuta (*Tsuga*) com o recuo da calota polar depois da glaciação mais recente.

Muitas espécies apresentam padrões genéticos semelhantes no espaço...

Uma é que, em uma espécie, podem ser distinguidos cerca de três tipos genéticos (Figura 17.4a). Observando a filogenia molecular dos ouriços europeus, vemos três cladogramas relativamente distintos a leste, no centro e a oeste da Europa. Os três descendem, respectivamente, das populações do refúgio balcânico, italiano e espanhol (Figura 17.4b). A outra é que muitas espécies europeias formam zonas híbridas com localizações semelhantes. (Zona híbrida – ver Seção 14.9.1, p. 434 – é uma região onde duas formas diferentes de uma espécie se encontram e inter cruzam.) O motivo é que muitas espécies formaram refúgios em um conjunto semelhante de locais e se expandiram simultaneamente para o norte.

... criando zonas de sutura

As populações do leste e do oeste da Europa avançaram para o norte, espécie por espécie, encontrando-se ao longo de uma linha norte-sul, que se estendia pela Europa central (Figura 17.4c). Uma *zona de sutura* é uma área onde muitas espécies formam suas zonas híbridas, e a Figura 17.4c ilustra as zonas de sutura da Europa. Segundo a interpretação dada aqui, as zonas de sutura têm uma explicação histórica. Uma explicação alternativa seria a ambiental: que as zonas de sutura se formam nos locais que têm as maiores descontinuidades ambientais. Mas, para as zonas de sutura europeias, a explicação histórica é amplamente aceita. Parecem existir zonas de sutura análogas na América do Norte, como a do norte da Flórida (Remington, 1968; Hewitt, 2000).

Provavelmente, as mudanças genéticas nos fragmentos das populações dos refúgios não foram suficientes para produzir especiação completa. Os ouriços europeus, por exemplo,

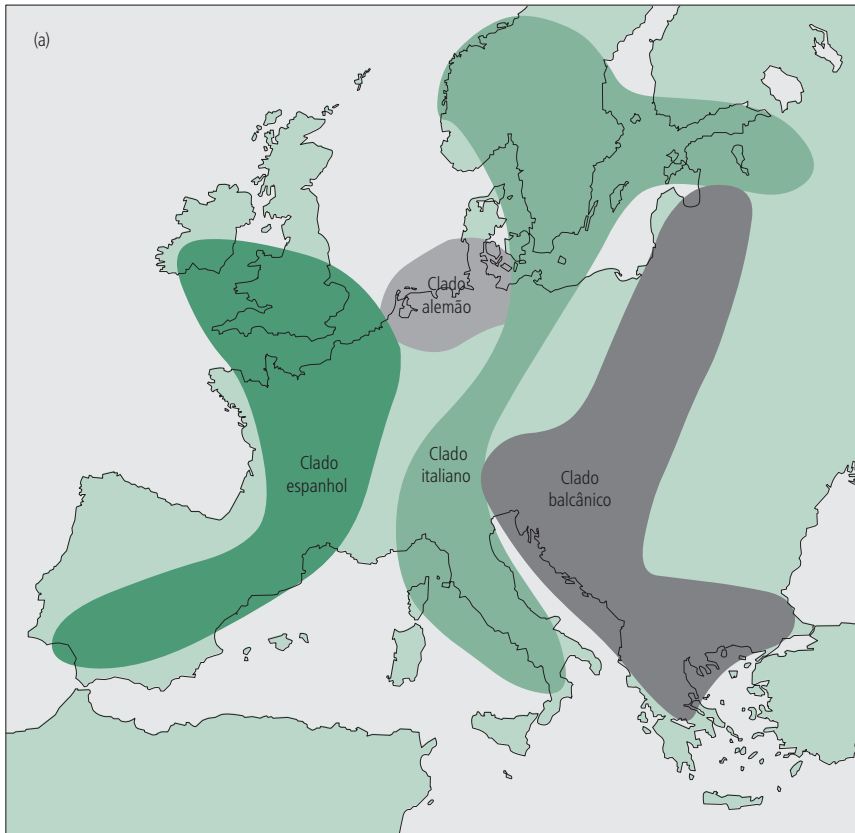


Figura 17.4

(a) Distribuição dos principais clados genéticos dos ouriços (*Erinaceus* sp.) na Europa. Atualmente eles são classificados em duas espécies, mas, provavelmente, elas hibridizam.

Os dados moleculares sugerem que a especiação antecedia a glaciação

Atualmente são divididos em duas espécies. Porém, o relógio molecular sugere que as duas se separaram há 3 milhões de anos ou mais, e não há 20 mil anos, como esperaríamos se a especiação tivesse ocorrido na glaciação mais recente. Acompanhando as idéias de Haffer (1969), certa vez foi sugerido que a última glaciação foi um tempo em que surgiram muitas duplas de espécies modernas. Haffer sugeriu que a fragmentação das distribuições acelerava o processo de especiação alopatrica, criando o que era chamado de “bomba de especiação”, que contribuía para a biodiversidade atual.

Haffer estimulou pesquisas, mas os resultados não sustentaram suas idéias. As evidências com relógios moleculares, por exemplo, sugerem que os eventos de especiação que produziram muitas das espécies atuais são antigos demais para se enquadrarem na hipótese de Haffer e que as taxas de especiação não aumentam durante as glaciações. Entretanto, em determinadas espécies, os períodos dos refúgios glaciais podem ter sido tempos de acelerada divergência genética entre populações. Mesmo que a última glaciação não tenha produzido uma explosão de especiações, ela pode ter ajudado a completar a especiação entre populações que já divergiam, ou iniciado a divergência entre populações que poderiam chegar à especiação no futuro.

Os refúgios não se formam só durante as glaciações. O mesmo princípio funciona, ao inverso, em espécies que hoje têm uma distribuição local, mas que tinham distribuição mais

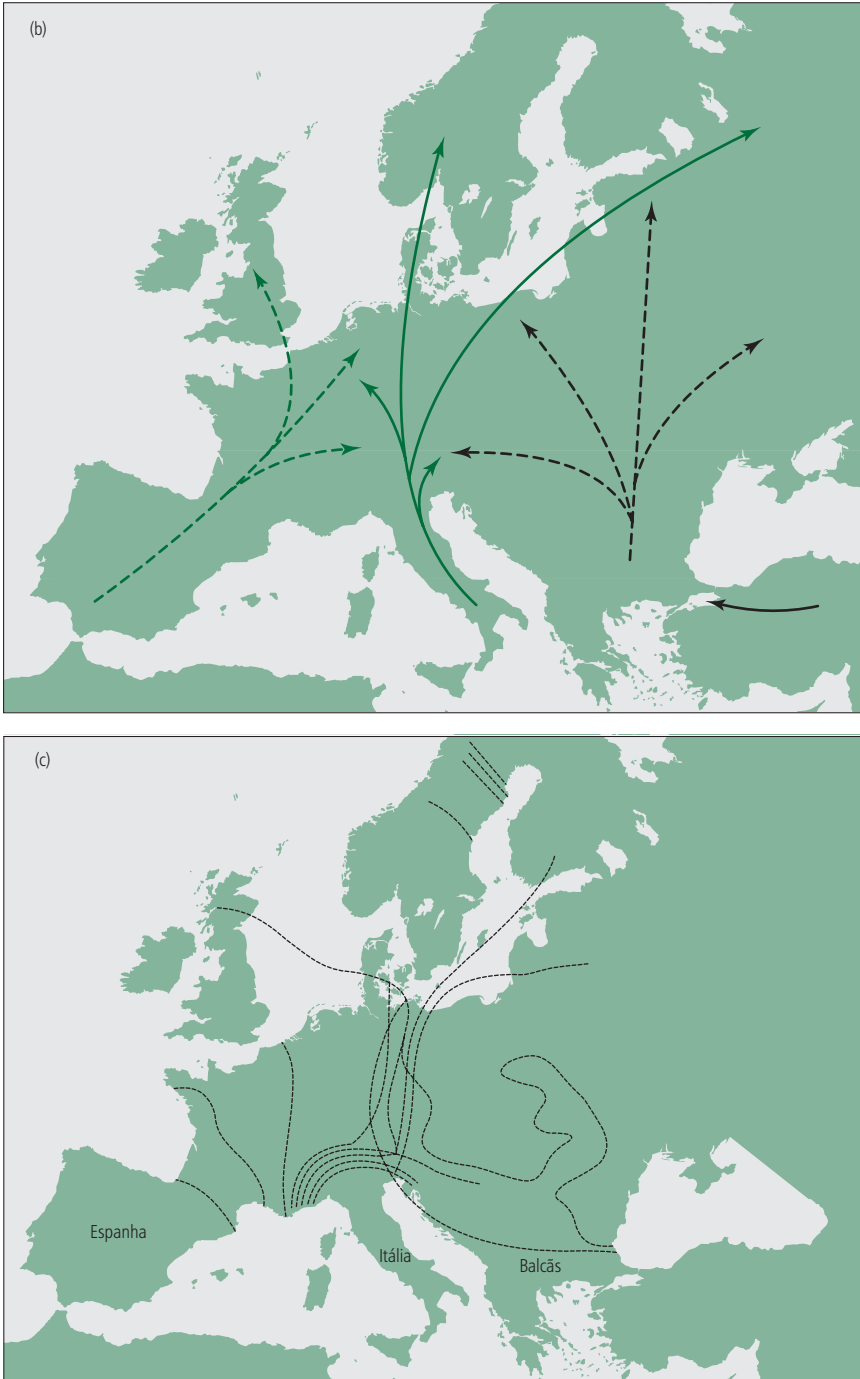


Figura 17.4

(b) Os três principais clados que se originaram pela migração a partir dos refúgios durante a glaciação, na Espanha, na Itália e nos Balcãs (é incerta a relação do quarto clado, o clado alemão, com estes). As setas indicam a migração pós-glaciária. (c) Muitas espécies migraram dos refúgios glaciaários semelhantes e formam zonas híbridas, onde os diferentes clados se encontram em áreas bastante parecidas da Europa. As áreas em que várias espécies formam zonas híbridas, como na Europa central, são chamadas de zonas de sutura. Ligeiramente modificada de Hewitt (1999), com permissão da editora.

ampla nas condições climáticas do passado. Os desertos de Nevada têm vestígios de um antigo sistema de lagos, e os peixes ciprinídeos do deserto (*Cyprinodon*) ocupam alguns dos poços de água dispersos, que ainda existem (Brown, 1971). As cerca de 20 populações isoladas desses peixes notáveis divergiram em certo número de espécies (talvez quatro) e, quando o período pluvial seguinte traz a água para o deserto, elas podem expandir-se de seus refúgios para encontrar-se em um processo que é análogo à expansão do ouriço europeu após a última glaciação.

17.5 Em arquipélagos, ocorrem irradiações adaptativas locais

Irradiação adaptativa significa que uma espécie ancestral evoluiu em várias espécies descendentes com adaptações ecológicas distintas. Geralmente, quando duas espécies com adaptações ecológicas diferentes evoluem de uma só espécie ancestral, ocorre um único evento de especiação (Seção 14.3, p. 409). Uma irradiação adaptativa local acontece quando vários de tais eventos de especiação ocorrem em uma mesma área. Como veremos no Capítulo 23, a irradiação adaptativa pode ser estudada em escala global se a irradiação adaptativa do táxon persistir por tempo suficiente. Aqui, porém, examinaremos irradiações adaptativas em pequena escala – que são apenas uma ligeira extensão do processo de especiação que examinamos no Capítulo 14.

Os lagartos irradiaaram-se no Caribe...

Os lagartos do gênero *Anolis* nas ilhas do Caribe são um exemplo bem-estudado. As espécies de *Anolis* evoluíram para ocupar vários nichos ecológicos e têm adaptações adequadas aos seus modos de vida. Algumas espécies vivem nas ramagens, outras nos dosséis e outras no capim. As que vivem nas ramagens têm caudas longas e patas curtas; as que vivem no capim têm caudas curtas; as que vivem nos troncos de árvores baixas têm patas longas. Os *Anolis* são encontrados em todas as principais ilhas das Grandes Antilhas e ocupam distribuições de *habitats* parecidos em cada ilha. Todas as espécies que vivem em ramagens (por exemplo) se assemelham, têm caudas longas e patas curtas, sejam elas de Cuba, Haiti, Jamaica ou Porto Rico. Os outros tipos ecológicos também apresentam semelhanças nas várias ilhas.

... com uma variedade semelhante de formas ecológicas em cada ilha

Podemos perguntar se uma espécie que vive nas ramagens, em determinada ilha, compartilha um ancestral comum mais recente com as espécies de ramagens de outras ilhas ou com os *Anolis* ecológicamente diferentes dela, de sua própria ilha? Isto é, o tipo ecológico habitante de ramagens evoluiu uma só vez e daí espalhou-se pelas várias ilhas? Ou cada tipo ecológico evoluiu independentemente em cada ilha? Losos *et al.* (1998) responderam a essa questão construindo uma filogenia molecular das espécies. Eles verificaram que, na maior parte das vezes, cada tipo ecológico de lagarto evoluiu independentemente em cada ilha (Figura 17.5). Desse modo, cada ilha tendia a ser colonizada por uma população de lagartos que, então, irradiava o conjunto usual de tipos ecológicos nessa ilha. Há algumas exceções, na Figura 17.5. Por exemplo, são encontrados dois conjuntos de espécies cubanas em pontos diferentes da filogenia, como se eles tivessem evoluído a partir de colonizações independentes. Mas a maior parte das espécies está agrupada por ilha, e não por tipo ecológico. A semelhança entre espécies quanto a características, tais como o comprimento da cauda, é homoplásica, e não homóloga (Seção 15.3, p. 450). Provavelmente, a força que dirige a irradiação é a competição ecológica. A irradiação adaptativa dos lagartos *Anolis* caribenhos seria, portanto, um exemplo em miniatura do “princípio da divergência” de Darwin (Seção 16.8, p. 511).

As drosófilas e os lagartos apresentam padrões contrastantes

As drosófilas do arquipélago havaiano provêm um instrutivo contraste. A filogenia desse grupo foi desvendada através de inversões cromossômicas (Figura 15.27, pág. 489). A filogenia na Figura 15.27 foi traçada sobre um mapa do arquipélago do Havaí. O exame deste demonstra que, embora muitas espécies tenham evoluído de ancestrais da mesma ilha, um grande número de eventos de especiação ocorreu depois da dispersão entre as ilhas. Por exem-

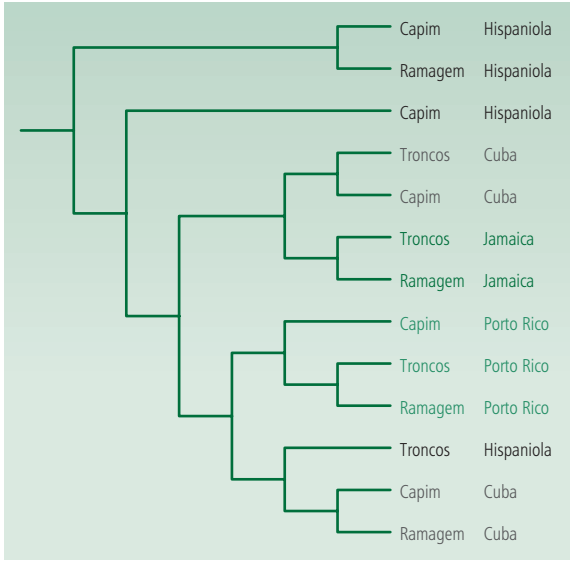


Figura 17.5

Relações filogenéticas das espécies de lagartos (*Anolis*) de diferentes tipos ecológicos em quatro ilhas caribenhas. Os resultados completos consistem em seis tipos ecológicos, dos quais três são apresentados aqui (capim, ramagem e troncos). Os outros três, entretanto, apresentam o mesmo padrão. Cada tipo ecológico tende a ter evoluído independentemente nas diversas ilhas; a especiação dos grupos da filogenia ocorreu mais por ilhas do que por tipo ecológico. A filogenia foi produzida por parcimônia, utilizando seqüências de DNA mitocondrial dos lagartos. Modificada de Losos *et al.* (1998).

plo, bem embaixo e à direita da Figura 15.27, a espécie 99, da ilha Maui, parece ter originado as espécies 100 e 101 da ilha Havaí¹. A razão para a diferença entre as drosófilas havaianas e os lagartos caribenhos não está clara. Poderia ser porque as drosófilas de cada ilha havaiana não constituam, como os lagartos, um conjunto regular de tipos ecológicos e não evoluíram em função de competição ecológica.

Outra hipótese pode ser testada com as drosófilas havaianas porque, nesse caso, também sabemos algo sobre o tempo. Em termos geológicos, as ilhas formaram-se sucessivamente, talvez à medida que a tectônica movia a placa de leste para oeste sobre um “ponto quente” vulcânico, que foi cuspidando ilha após ilha. As ilhas mais antigas estão a oeste; a ilha mais recente é a Havaí, a leste. As drosófilas podem ter-se irradiado à medida que as colonizadoras originavam novas espécies depois que as ilhas mais recentes emergiam das ondas do oceano. Se foi assim, podemos prever a tendência de as espécies descendentes estarem nas ilhas mais recentes e as espécies ancestrais estarem nas ilhas mais antigas. A Figura 17.6 apresenta os eventos de colonização inferidos, os quais, no geral, concordam com a previsão. As ervas untuosas, um grupo de plantas (gênero *Madia*), apresentam o mesmo padrão. Ele também foi demonstrado em outros locais. Nas ilhas Galápagos, por exemplo, as espécies mais recentes tendem a estar nas ilhas mais novas e a ter evoluído de ancestrais das ilhas mais antigas.

As espécies mais recentes habitam as ilhas mais recentes

¹ O teste filogenético, na Figura 17.5, também pode ser comparado com o teste de especiação simpátrica dos ciclídeos dos lagos africanos (Figura 14.4, p. 414). Nos lagartos caribenhos, como nos ciclídeos africanos, os parentes mais próximos de uma espécie geralmente são encontrados na mesma ilha (análoga a um lago). Entretanto, provavelmente a Figura 17.5 é uma evidência mais fraca de especiação simpátrica do que a Figura 14.4. O que parece mais provável é que os lagartos formem populações locais em cada ilha e tenham especiações alopátricas, enquanto os peixes vagueiam mais amplamente entre os lagos – mas também é possível que os ciclídeos sofram especiação microalopátrica.

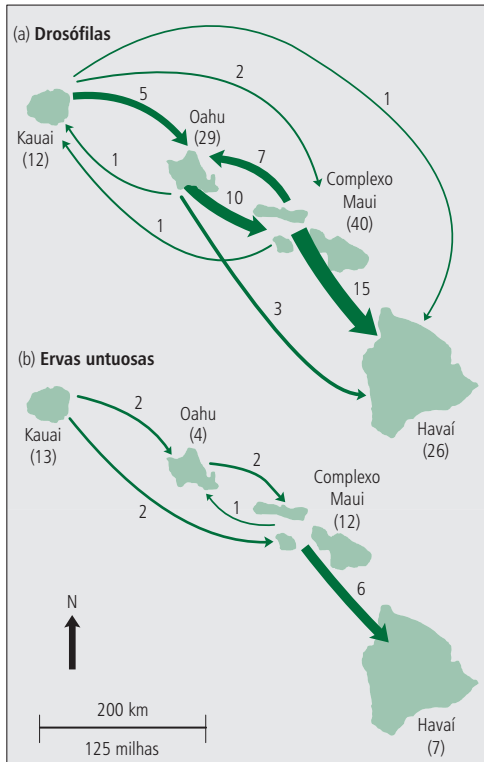


Figura 17.6

Os eventos de dispersão sugeridos pela filogenia do grupo de drosófilas havaianas de asas pintadas (*Drosophila*). A filogenia é apresentada na Figura 15.27 (p. 489), mas os números aqui usados não são exatamente os mesmos do diagrama anterior porque essa figura é mais recente. Os números nas setas são os dos eventos de dispersão inferidos: os números entre parênteses nos nomes das ilhas correspondem às espécies endêmicas que vivem nelas. (b) Uma situação comparável em ervas untuosas. A história geológica do arquipélago, onde as ilhas se formaram sucessivamente em direção ao leste, impôs as mesmas histórias biogeográficas aos dois grupos. Redesenhada de Carr *et al.* (1989), com permissão da editora.

17.6 As espécies de áreas geográficas amplas tendem a ser mais relacionadas com outras espécies locais do que com espécies ecologicamente semelhantes de outras partes do globo

Entre os lagartos caribenhos *Anolis*, uma espécie habitante das ramagens em Cuba (por exemplo) é mais estreitamente relacionada com uma espécie cubana habitante no capim do que com uma espécie haitiana habitante de ramagens (mesmo que as duas espécies habitantes das ramagens sejam mais parecidas). Um princípio semelhante pode ser visto em ação em uma escala geográfica muito maior. Por exemplo, em cinco locais ao redor do globo, podem ser encontrados ecossistemas do tipo mediterrâneo: no próprio Mediterrâneo, na Califórnia, no Chile, na África do Sul e na Austrália Ocidental. Nesses cinco locais, as plantas desenvolveram um conjunto semelhante de adaptações às condições locais. As plantas mediterrâneas podem resistir à aridez e ao fogo, mas não ao congelamento. Muitas das plantas são arbustivas, duras e espinhentas. Também os animais desenvolveram tipos mediterrânicos característicos.

Os ecossistemas de tipo mediterrânico evoluíram convergentemente

A semelhança das plantas nas cinco regiões mediterrânicas é devida à evolução convergente. Os arbustos do próprio Mediterrâneo não são relacionados com os da Califórnia ou do Chile. As plantas da Europa mediterrânica são relacionadas com outras espécies europeias; elas evoluíram de ancestrais locais. Não se trata de um caso de um conjunto de espécies do Mediterrâneo que tenha evoluído uma vez e se expandido para todas as cinco regiões.

A evidência biogeográfica sustenta a evolução

Os ecossistemas mediterrânicos ilustram um tópico geral que Darwin discutiu em *Sobre a Origem das Espécies* (1859) e usou como evidência da evolução. As espécies de uma área geográfica ampla tendem a ser mais estreitamente relacionadas entre si do que com espécies ecologicamente semelhantes de outros locais do globo. Os principais mamíferos da Austrália e da América do Sul (sobretudo antes do Grande Intercâmbio Americano, que examinaremos adiante, na Seção 17.9) eram os marsupiais. Tanto o grupo dos marsupiais quanto o dos mamíferos eutérios desenvolveram, cada um, o seu “tigre” de dentes-de-sabre, por exemplo (Figura 15.4, p. 453), só que o eutério era um gato verdadeiro (no sentido taxonômico), enquanto o equivalente sul-americano era um marsupial. Darwin argumentava que o padrão faz sentido se as espécies evoluem de outras espécies na mesma área geral. Isto é, na maior parte das vezes, novas espécies de mamíferos da Austrália descendiam de outros mamíferos australianos e não de, digamos, mamíferos norte-americanos. Se uma espécie, como o tigre de dentes-de-sabre, foi criada especialmente, poderíamos esperar que ela fosse a mesma em qualquer lugar. Não há razão para que o dente-de-sabre fosse criado na Austrália com semelhanças arbitrárias aos marsupiais e na América do Norte com semelhanças arbitrárias aos eutérios. (O argumento pode ser reconhecido como um caso geográfico especial do argumento geral da evolução a partir da homologia – Seção 3.8, p. 78.) Agora, poderíamos acrescentar resultados como os dos lagartos caribenhos e das drosófilas havaianas para reforçar as razões de Darwin.

17.7 As distribuições geográficas são influenciadas pelos eventos de vicariância, alguns dos quais são causados pelos movimentos tectônicos das placas

Um segundo fator que influencia as distribuições geográficas é a *tectônica de placas* (informalmente conhecida como deriva continental). Ao longo do tempo geológico, os continentes moveram-se sobre a superfície do globo. As posições dos principais continentes desde o permiano foram reconstituídas com algum detalhe (Figura 17.7), e esses mapas imediatamente sugerem a razão para muitas das observações biogeográficas. Por exemplo, quando examinamos as regiões faunísticas do mundo (ver Figura 17.2), vimos a diferença entre a fauna das ilhas do norte e do sul da Indonésia, conhecida como linha de Wallace. Em conseqüência, como pode ser mais ou menos visto na Figura 17.7, as duas regiões têm histórias tectônicas separadas e só recentemente tiveram um contato mais próximo. Por isso, os padrões de similaridade de fauna são os que seriam de esperar em função da tectônica de placas.

A tectônica de placas causa eventos de vicariância

Vamos examinar um dos principais programas de pesquisa moderna que estuda a relação entre a biogeografia e a tectônica de placas. Ele é chamado de *biogeografia da vicariância*. A separação das placas tectônicas por deriva é o tipo de evento que poderia causar especiação (Seção 14.2, pág. 408). Se a separação do terreno coincide com a das espécies que nele estão, resulta que duas ou mais espécies ocuparão partes complementares de uma área que anteriormente era contínua e ocupada pelo ancestral comum. Esse é um exemplo de *evento de vicariância*. (Vicariância significa ruptura na distribuição de um táxon.) Teoricamente, os movimentos tectônicos são apenas um processo que poderia romper a distribuição de uma espécie: outros poderiam ser a formação de uma montanha ou de um rio. De acordo com a teoria da biogeografia da vicariância, as distribuições dos grupos taxonômicos são determinadas por separações (ou eventos de vicariância) nas distribuições das espécies ancestrais.

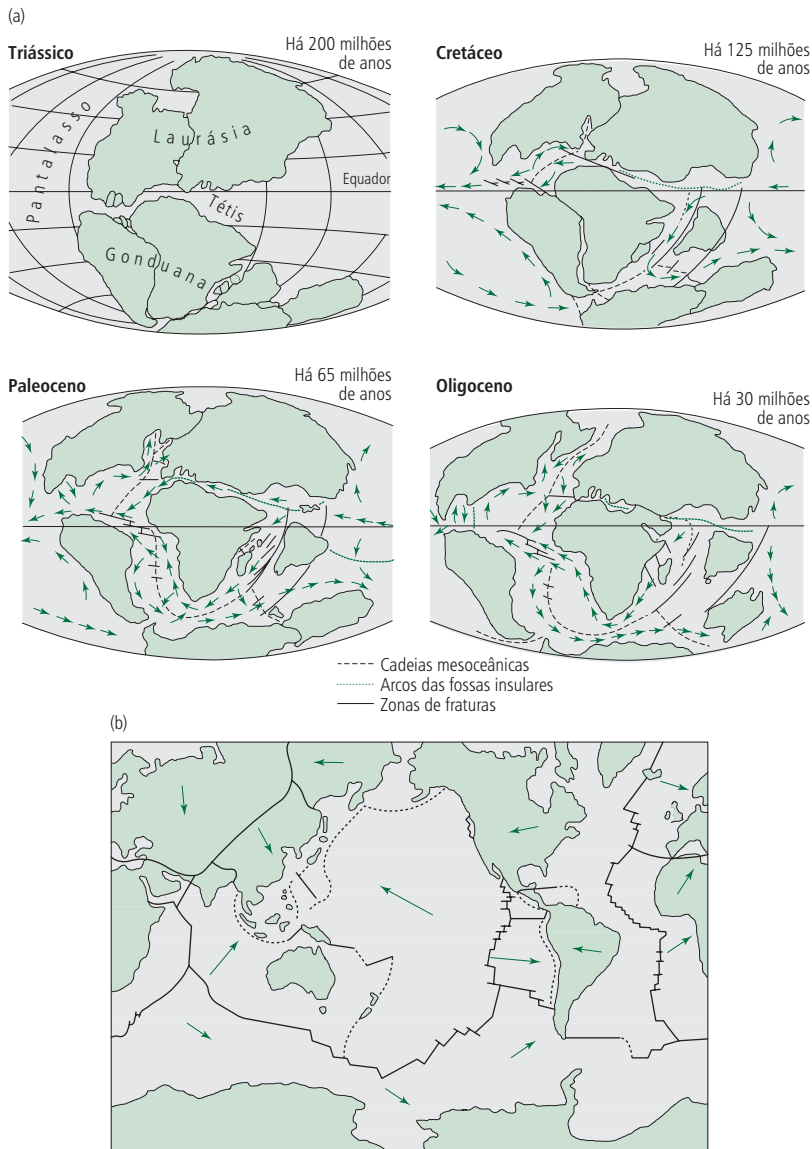


Figura 17.7

Tectônica de placas (ou, informalmente, deriva continental). (a) Os movimentos dos continentes durante os últimos 200 milhões de anos. (b) As posições atuais das principais placas tectônicas.

A vicariância e a dispersão são dois processos biogeográficos

Podemos confrontar essa idéia com outra, a de que as distribuições são mais determinadas por dispersão. Antes de a tectônica de placas ser conhecida, ou aceita de algum modo, acreditava-se que a dispersão era o principal processo de alteração da distribuição biogeográfica. Supunha-se que os grupos taxonômicos se originavam em áreas confinadas, chamadas centros de origem, e que as populações descendentes se dispersavam para fora dali. Desse modo, a história geográfica de um grupo tanto poderia ter sido uma série de divisões dentro do âmbito anteriormente amplo, de seus ancestrais, ou uma série de eventos de dispersão, ou uma mistura das duas (Figura 17.8). Os eventos hipotéticos das teorias da dispersão e da vicariância ocorreram no passado, mas não são inatingíveis. Os biogeógrafos da vicariância testam sua idéia por dois métodos.

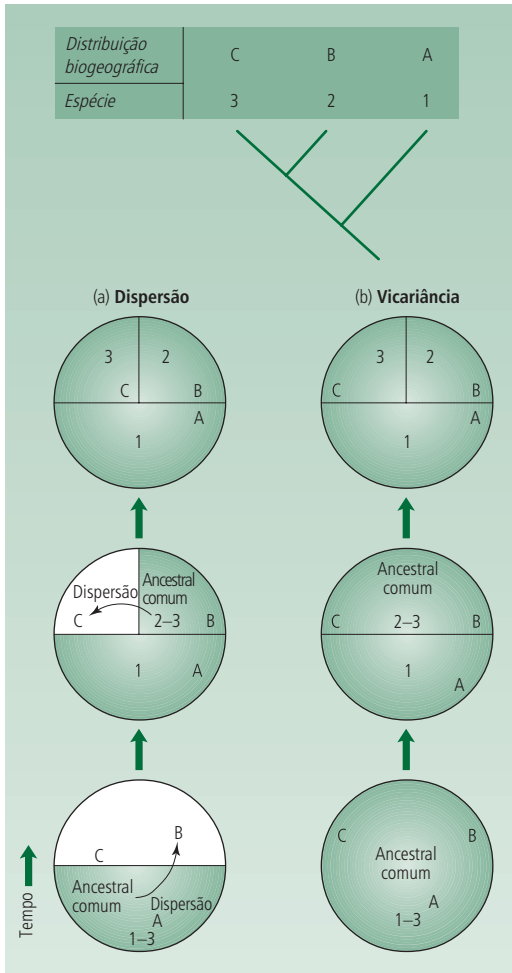


Figura 17.8

A dispersão e a fragmentação dos âmbitos podem ser hipóteses alternativas para explicar a biogeografia de um grupo. (a) Uma espécie ancestral, com seu centro de dispersão na área A, dispersou-se primeiro para a área B e um descendente desta dispersou-se dali para a área C. (b) Um ancestral ocupando a área A + B + C tem seu âmbito fragmentado primeiro em A e B + C e então o descendente em B + C tem o seu âmbito fragmentado.

A biogeografia da vicariância prevê...

Um é observar se o padrão de rupturas em um grupo concorda com a história geológica da região onde ele vive. O primeiro trabalho importante de pesquisa em vicariância biogeográfica, de Brundin, em 1966, foi desse tipo. Ele estudou os maruins, quironomídeos da Antártida. Esses maruins estão distribuídos por todo o hemisfério sul (Figura 17.9). Brundin reconstruiu a filogenia deles por meio das técnicas morfológicas-padrão (Capítulo 15) e então usou a distribuição biogeográfica das espécies atuais para traçar um quadro denominado *cladograma de área* (Figura 17.10), que combinava sua filogenia com a biogeografia. Se as sucessivas divisões na filogenia fossem dirigidas por sucessivas fragmentações de terras, a filogenia estaria relacionada com uma seqüência definida de eventos tectônicos.

Para começar, o ancestral comum das formas atuais teria ocupado uma grande área, constituída por todas as zonas de distribuição atuais – o que implica a existência, em alguma época passada, de um supercontinente no sul, a Terra de Gonduana. A análise de Brundin prevê que o Gonduana se fragmentou, na ordem que segue. Primeiro, o sul da África separou-se do con-

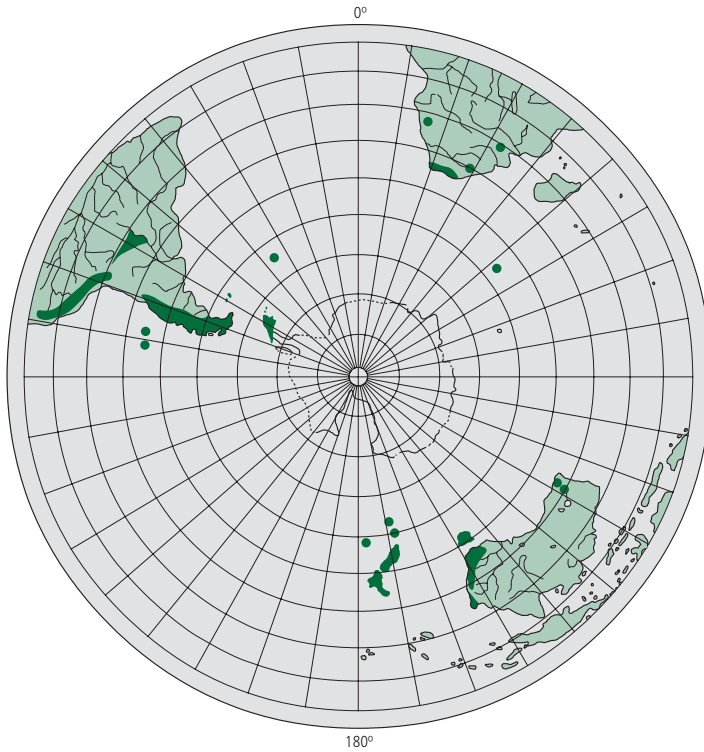


Figura 17.9

A biogeografia dos quironomídeos maruins no hemisfério sul. Copiada de Brundin (1988), com permissão da editora.

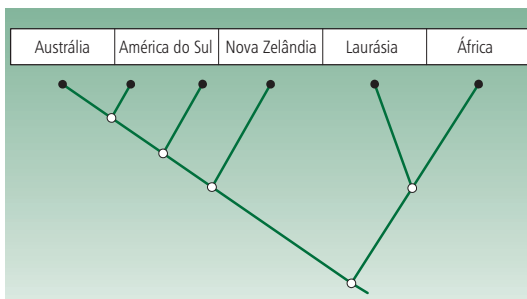


Figura 17.10

Um cladograma da área dos quironomídeos maruins. O diagrama apresenta as relações filogenéticas entre os maruins de diferentes áreas: por exemplo, os da Austrália são filogeneticamente mais relacionados com os da América do Sul do que com os da África do Sul. (Ver a localização da Laurásia na Figura 17.7.) Redesenhada de Brundin (1988), com permissão da editora.

... que a história tectônica da Terra seja concordante com a filogenia das espécies

junto com a Austrália, a Nova Zelândia e a América do Sul; daí a Nova Zelândia separou-se da América do Sul e da Austrália; finalmente, a Austrália separou-se da América do Sul. Essa previsão pode ser testada contra a evidência geológica, que recém estava sendo acumulada durante e após o trabalho de Brundin. O resultado foi que a geologia concordou com a previsão de Brundin (ver Figura 17.7a, mas mapas mais detalhados são necessários para um teste mais efetivo). Ela também poderia ser testada contra o relógio molecular, mas isso ainda está por ser feito.

O teste de Brundin diz respeito a um só táxon. Um segundo teste seria comparar a relação entre filogenia e biogeografia em vários táxons. À medida que os continentes – ou, de modo geral, os *habitats* ocupados pelas espécies – movem-se ao longo do tempo, de acordo com determinado padrão, todos os grupos de seres vivos da área serão afetados de modo semelhante. Se os membros de cada grupo tendem à especiação, todos deveriam apresentar relações semelhantes entre filogenia e biogeografia; seus cladogramas de área deveriam coincidir. Essa previsão pode ser testada (Figura 17.11).

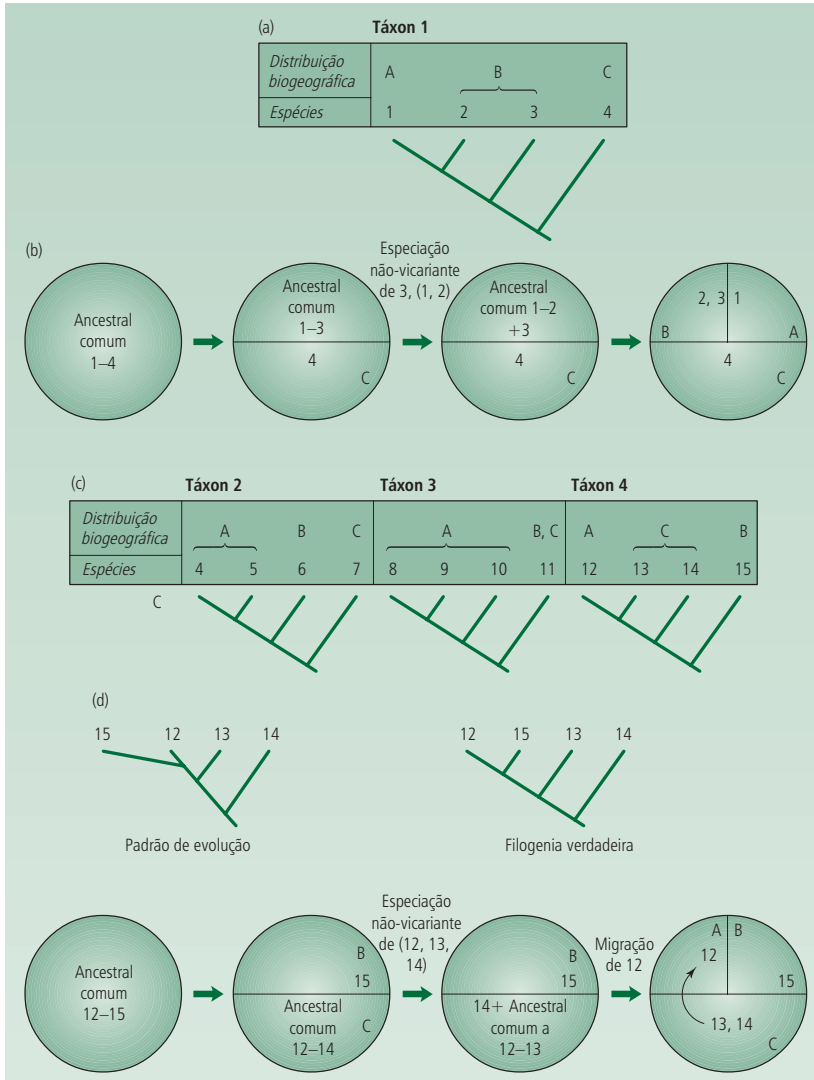


Figura 17.11

Testando a biogeografia da vicariância por comparação dos cladogramas de área de quatro táxons. (a) Filogenia e biogeografia das quatro espécies. As espécies são simbolizadas por números (1, 2, 3, 4) e os locais onde elas vivem, por letras (A, B, C). (b) História vicariante inferida pelas distribuições. (c) Os táxons 2 e 3 têm distribuições congruentes com a do táxon 1, mas a do táxon 4 é incongruente. (d) Ou ocorreram eventos de dispersão na história do táxon 4 ou sua filogenia está errada. Por exemplo, a espécie 15 pode ter sido malclassificada por ter evoluído rapidamente – as espécies 12 a 14, em (c) são, então, um exemplo de grupo parafilético. A história sugerida, incluindo migração, é apenas uma de várias possibilidades compatíveis com uma distribuição que se fragmentou sucessivamente em A + B + C → A + B/C → A/B/C.

A Figura 17.11a apresenta a filogenia e a biogeografia de três espécies de um táxon hipotético 1. Podemos agora examinar outro táxon, habitante da mesma região e verificar se ele tem o mesmo cladograma de área. Em linguagem técnica, a biogeografia da vicariância prevê que seus cladogramas de área serão *congruentes*. Congruência é um termo que pode ser aplicado a qualquer tipo de diagrama ramificado (em filogenia ou biogeografia). Se dois diagramas ramificados são congruentes, as ordens das ramificações dos dois não se contradizem. Eles não precisam ser idênticos, porque pode estar faltando um local ou um táxon em um deles; mas a ordem das ramificações nas entidades que estão presentes em ambos tem de ser a mesma. Na figura, os cladogramas de área dos táxons 2 e 3 são congruentes e o do táxon 4 é incongruente, com o do táxon 1. Se o território formado por A + B + C se fragmentou primeiro em A + B e C, e depois em A e B, as filogenias dos táxons 1 a 3 seriam compatíveis com isso e a filogenia pode ser entendida por meio de uma série de eventos vicariantes. O táxon 4 não se enquadra. Se o ancestral comum com ele ocupava toda a área, a sua fragmentação por primeiro sugere que o território não foi dividido em A + B e C, mas em A + C e B. A congruência dos táxons 1 a 3 é concordante com as idéias de biogeografia de vicariância, mas o táxon 4 não concorda.

Antes de esses métodos serem desenvolvidos – mesmo antes que a tectônica de placas tivesse aceitação ampla – o biogeógrafo venezuelano Leon Croizat estabeleceu que, frequentemente, grupos taxonômicos diferentes têm distribuições correlacionadas. Croizat denominou isso de “trilhas gerais”, sendo uma “trilha” a distribuição de uma espécie. Sua argumentação era que, se diferentes espécies se dispersam independentemente de seus centros de origem, isso não acabaria em distribuições correlacionadas. É mais provável que as distribuições correlacionadas resultem de eventos comuns de vicariância, como a tectônica de placas, que fragmentam os âmbitos de vários táxons de modo semelhante. A moderna biogeografia de vicariância soma-se às idéias de Croizat de dois modos. Uma é que agora sabemos mais sobre a tectônica de placas. A outra é a importância de usar uma filogenia realista quando se verifica se os diferentes táxons têm distribuições congruentes.

O teste da biogeografia de vicariância requer classificação cladística

As análises das Figuras 17.10 e 17.11 só podem ser feitas com táxons que sejam monofiléticos no sentido cladístico (Figura 16.4, p. 505). Se um conjunto de grupos filogenéticos foi classificado a partir de uma mistura de grupos mono, para e polifiléticos, seus cladogramas de área não precisam ser congruentes, mesmo que eles tenham sofrido subdivisões das distribuições na mesma seqüência. Examine novamente a Figura 17.11. Os cronogramas de área dos táxons 4 e 1 são incongruentes. Se o táxon 4 tem a filogenia da Figura 17.11b – isto é, se os grupos da figura são monofiléticos, então a incongruência entre os táxons 1 e 4 implica a necessidade de terem ocorrido eventos de dispersão no passado (Figura 17.11d). Mas a teoria da biogeografia de vicariância não prevê que os cladogramas de área dos táxons serão congruentes se a classificação do táxon 4 é para ou polifilética. Não há razão para esperar que grupos para ou polifiléticos diferentes tenham padrões biogeográficos concordantes entre si ou com grupos monofiléticos. Portanto, é essencial para a biogeografia de vicariância que os táxons sejam classificados cladisticamente, para refletir a ordem das ramificações filogenéticas. Se as classificações contiverem uma mistura de táxons filogenéticos e cladísticos, qualquer estudo biogeográfico geral é passível de tornar-se não-significativo.

A evidência dos marsupiais ilustra a vicariância...

Voltemos agora a um exemplo, com parte de um estudo mais amplo, de Patterson (1981). Seu ponto de partida era um cladograma de área provável para marsupiais (Figura 17.12a). Os marsupiais atuais vivem na Austrália e Nova Guiné e nas Américas do Sul e do Norte (onde são representados pelos gambás [= opossum] *Didelphis*). Marsupiais fósseis também podem ser encontrados na Europa, fazendo com que o cladograma de áreas completo, dos marsupiais, tenha cinco das áreas.

Os marsupiais evoluíram no mesmo globo que todas as outras espécies. Se a distribuição dos vertebrados atuais resulta de uma história de fragmentações de âmbitos, todos eles deveriam

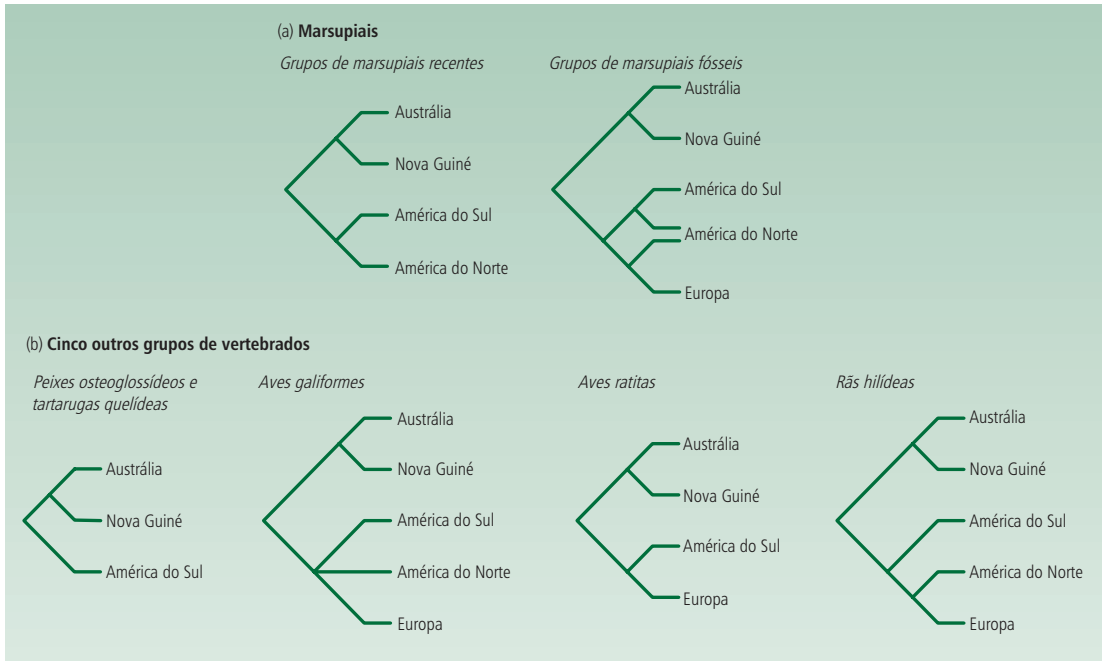


Figura 17.12

(a) Cladogramas de área dos marsupiais fósseis e recentes. (b) Cladogramas de área de cinco outros táxons com distribuições biogeográficas congruentes. Redesenhada de Patterson (1981), com permissão da editora.

compartilhar a mesma história geológica e, portanto, seus cladogramas de área deveriam ser mais ou menos congruentes. Como se apresentam os cladogramas de área dos outros vertebrados? A Figura 17.12b revela que, para outros cinco grupos de vertebrados, a previsão de vicariância tem sustentação: seus cladogramas de área são congruentes. Em teoria, esse resultado poderia ser porque todos os táxons se dispersaram na mesma ordem e direção, mas isso exigiria uma série improvável de coincidências. O mais provável é que o padrão comum seja devido simplesmente a uma história compartilhada de fragmentações de âmbitos, devidas a eventos tectônicos.

... outros táxons ilustram a dispersão e a vicariância

Provavelmente a dispersão teve alguma influência na história dos táxons no estudo de Paterson. Os peixes osteoglossídeos são encontrados no sudeste da Ásia e na Austrália, na Nova Guiné e na América do Sul (Figura 17.12b). Nenhum dos outros quatro táxons está representado no Sudeste da Ásia. Há três explicações possíveis para tal resultado. Uma é que todos os seis táxons existiam no sudeste da Ásia e que cinco deles se extinguíram ali. A segunda é que, originalmente, todos os seis eram ausentes na Ásia e que os osteoglossídeos lá chegaram por dispersão (na forma de *Scleropages*). Em princípio, o documentário fóssil poderia ser usado para demonstrar que algum táxon existiu uma vez na Ásia, mas que hoje está extinto. Mas, na ausência de qualquer evidência desse tipo, Patterson considerou que é mais provável um grupo apenas (os osteoglossídeos) ter se dispersado até a Ásia do que cinco grupos terem se extinguido lá. Finalmente, poderia ter ocorrido que, originalmente, os osteoglossídeos tivessem uma distribuição mais ampla do que a dos outros cinco grupos de vertebrados e que estavam presentes no sudeste da Ásia, ancestralmente. Nesse caso, a vicariância dos osteoglossídeos teria ocorrido em um âmbito mais amplo. A biogeografia de vicariância tem tido sucesso em encontrar vários cladogramas de área que são consistentes principalmente entre táxons diferentes e também com a história tectônica.

Algumas distribuições biogeográficas fazem sentido em uma história de fragmentação de âmbitos (ou vicariância). Outras não. Vimos anteriormente como os lagartos *Anolis* do Caribe evoluíram por especiação em cada ilha, mas sua distribuição em cada ilha não é concordante com a vicariância. Igualmente, muitas espécies de drosófilas do arquipélago havaiano evoluíram depois da dispersão pelas ilhas. Podemos ter certeza de que a dispersão não se deu apenas por fragmentações no âmbito de uma espécie maior, porque as ilhas mais recentes ainda nem existiam e já havia moscas nas ilhas mais antigas.

Em resumo, a dispersão e a vicariância constituem duas alternativas históricas (Figura 17.13). A distinção entre elas assemelha-se à que se faz entre fatores ecológicos e históricos. Em qualquer caso específico, a dispersão ou a vicariância podem estar atuando com exclusividade. O cladograma de área dos maruins de Brundin provavelmente foi gerado por vicariância, mas o cladograma de área das drosófilas havaianas e o das ervas untuosas provavelmente foi gerado pela dispersão para um arquipélago emergente de ilhas vulcânicas. Os dois processos também podem atuar em conjunto. O desafio é descobrir a contribuição relativa de cada um deles.

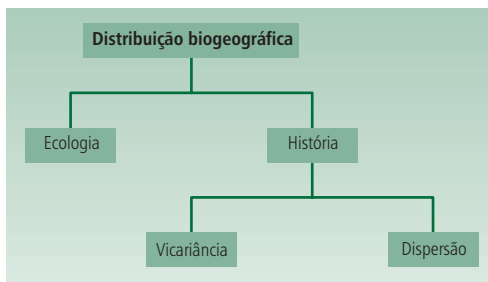


Figura 17.13

Relação entre as diferentes dicotomias explicativas.

17.8 O Grande Intercâmbio Americano

Tanto o processo da tectônica de placas quanto o da dispersão contribuíram para os eventos que ocorrem quando duas faunas anteriormente separadas entram em contato. Esses eventos são chamados de intercâmbios bióticos e vários deles são conhecidos na história da vida. O mais famoso é o Grande Intercâmbio Americano. A sua causa geológica íntima provavelmente está relacionada com os processos tectônicos que têm elevado as montanhas andinas nos últimos 15 milhões de anos. A velocidade de construção dessas montanhas tem variado com o tempo, mas, durante um período entre 4,5 e 2,5 milhões de anos atrás ela se intensificou. Ao mesmo tempo – talvez há 3 milhões de anos – o atual istmo do Panamá emergiu do mar e as Américas do Norte e do Sul foram religadas. A ligação teve repercussões importantíssimas para a fauna, mais notavelmente a de mamíferos, do sul do continente.

A formação do istmo do Panamá...

... levou a um encontro entre os mamíferos do norte...

As Américas do Norte e do Sul já haviam estado ligadas anteriormente, cerca de 50 milhões de anos antes. Elas podem ter tido os mesmos habitantes mamíferos, mas sabe-se muito pouco acerca dos mamíferos do Cretáceo na América do Sul para se ter certeza disso. Então, provavelmente no Paleoceno, as duas metades do continente separaram-se. Naquele tempo, as ordens modernas dos mamíferos – os grupos como cavalos, cães e gatos, que continuam sendo os vertebrados terrestres dominantes, evoluíram na América do Norte, na África e na

Europa; entretanto, a América do Sul não apresenta indícios de ter possuído essas formas. Pelo contrário, ela desenvolveu sua fauna própria de mamíferos, típica.

... e do sul da América

Os mamíferos sul-americanos do Paleoceno e do Eoceno distribuem-se em três grupos: os marsupiais, os xenartros (tatus, preguiças e tamanduás) e os ungulados. Os tatus, as preguiças arborícolas e os gambás ainda sobrevivem nas florestas sul-americanas, mas anteriormente eles conviviam com muitas outras formas curiosas, atualmente extintas. Havia marsupiais carnívoros, de dentes-de-sabre (Figura 15.4, p. 453), preguiças terrestres (de cujo grupo evoluiu o *Megatherium*, a preguiça terrestre gigante do pleistoceno) e os mamíferos mais encorajados que jamais existiram – os gliptodontes (Figura 17.14), que foram descritos pela primeira vez a partir das coletas feitas por Darwin durante a viagem do *Beagle*.

Alguns grupos migraram antes...

Do início do Oligoceno em diante, em raras ocasiões, ocorreram novas chegadas do exterior. Provavelmente elas imigraram por dispersão extraviada, errando de ilha em ilha, antes que houvesse uma ponte de terra contínua entre os continentes. Os roedores são um grupo importante, que apareceu pela primeira vez no Oligoceno. O local de onde eles vieram é tão incerto que os especialistas ainda discordam sobre se os roedores sul-americanos têm relação mais próxima com as espécies de roedores africanos ou norte-americanos (embora estes últimos sejam a fonte mais amplamente favorecida). Por sua vez, os roedores sul-americanos, assim como outros grupos de mamíferos locais, também desenvolveram formas sul-americanas típicas, incluindo o chamado *Telicomys gigantissimus* (no Pleistoceno), que é o maior roedor que existiu, sendo quase tão grande quanto um rinoceronte.

No final do Mioceno, há cerca de 8 a 9 milhões de anos, chegaram novos acréscimos à fauna. Eram os procionídeos (racuns e similares) que vieram da América do Norte, e os roedores cricetídeos. É quase certo que também essas espécies tenham entrado por dispersão fortuita. É possível que naquela época as Américas do Norte e do Sul vagavam tectonicamente próximas, mas a ligação pode nunca ter se fechado, ou não ter durado, porque houve outra, 6 milhões de anos antes de a fauna de mamíferos da América do Sul encontrar toda a variedade dos tipos de mamíferos do resto do mundo.

... mas o evento principal ocorreu há menos de 3 milhões de anos

Então, há cerca de 3 milhões de anos, a travessia Bolívar finalmente desapareceu e formou-se a moderna ponte terrestre panamenha. A vegetação, em ambas as extremidades da ponte, provavelmente era de savanas, e não a atual floresta tropical. Os mamíferos adaptados à vegetação similar das duas extremidades podiam mover-se livremente em ambas as direções, e foi daí que os mustelídeos (cangambás), os canídeos (cães), os felídeos (gatos), os equídeos (cavalos), os ursídeos (ursos) e os camelos invadiram a América do Sul a partir do norte, enquanto os dasipodídeos (tatus), os didelfídeos (gambás), os calitriquídeos (sagüis) e os tamanduás edentados moveram-se menos profundamente na direção oposta – em ambos os casos, acompanhados por outras formas menos conhecidas. Essa extraordinária colisão e troca

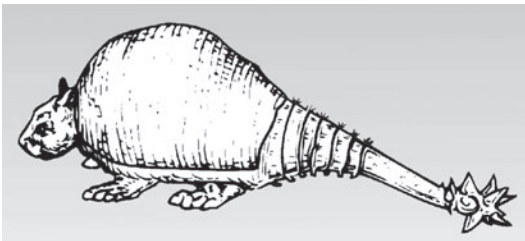


Figura 17.14

Uma reconstituição do *Doedicurus*, um gliptodonte do Pleistoceno. Os gliptodontes eram um estranho grupo de mamíferos sul-americanos encorajados, aparentados com os tatus. Reproduzida de Simpson (1980), com permissão da editora. © 1983 Scientific American Books.

de faunas é conhecida como o Grande Intercâmbio Americano, e a biologia popular ainda a retrata como uma rota de competição dos mamíferos sul-americanos com as formas superiores do norte. Existe alguma verdade nessa idéia; mas o volume cada vez maior de evidências fósseis vem permitindo uma reconstituição cada vez mais detalhada dos eventos.

Um estudo, por Marshall *et al.* (1982), examinou detalhadamente o transcurso do Intercâmbio. Eles contaram o número de gêneros de mamíferos nas Américas do Sul e do Norte, na sucessão do tempo, e separaram os gêneros em função dos locais em que eles haviam evoluído originalmente. Então dividiram os gêneros imigrantes em primários (os que evoluíram no sul e migraram para o norte, ou vice-versa) e secundários (gêneros que descendem dos imigrantes primários). Eles propunham que as invasões primárias eram aproximadamente iguais em ambas as direções e que o predomínio dos mamíferos do norte sobre os do sul resultava, em parte, de dois outros fatores: o peso dos números e taxas de especiação diferentes após a chegada.

Uma proporção semelhante de espécies movimentou-se em ambas as direções

A Figura 17.15 apresenta os números de gêneros de mamíferos das Américas do Sul e do Norte, expressos tanto em valores absolutos quanto em proporções. Em ambos os lados, uma proporção cada vez maior dos gêneros de mamíferos eram imigrantes (ou descendentes deles), nos últimos 2,5 a 3 milhões de anos. Presentemente, cerca de 50% dos gêneros sul-americanos descendem de mamíferos que originalmente eram norte-americanos. A proporção de mamíferos do sul no norte é bem menor, cerca de 20%. Os números tornam-se mais reveladores quando os fracionamos ainda mais (Tabela 17.2).

De início, a América do Norte tinha mais espécies

Podemos começar pela contagem do número total de gêneros antes do Intercâmbio; o número total é maior no norte, talvez por causa da maior área do continente. (É um princípio importante, em biogeografia de ilhas, que uma área maior suporta um número maior de espécies.) Então, Marshall *et al.* (1982) contaram o número de mamíferos norte-americanos que se deslocaram para o sul, e vice-versa, e expressaram ambas as contagens em proporções do

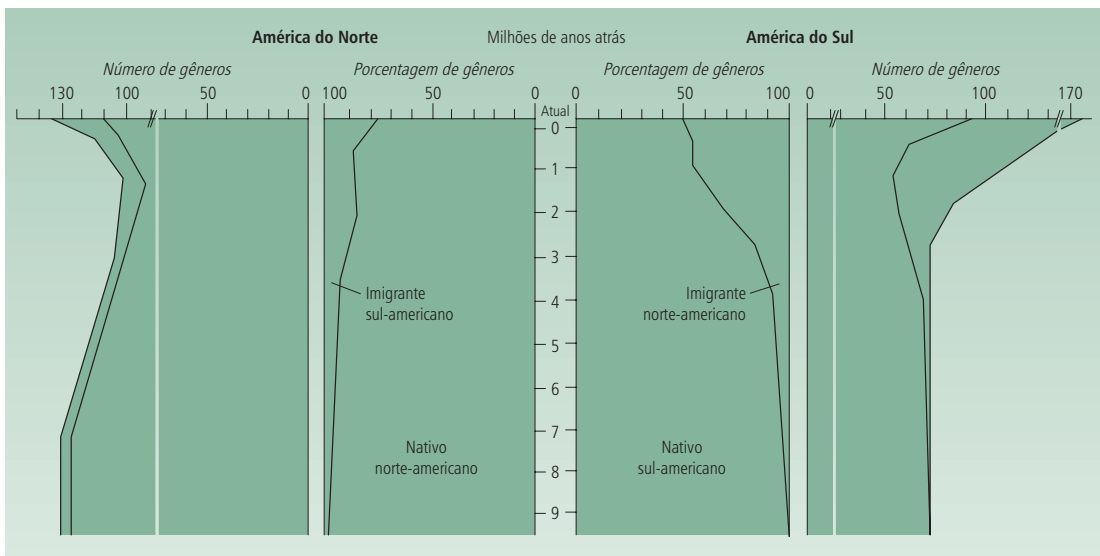


Figura 17.15

Números (e porcentagens) de gêneros de mamíferos terrestres nos últimos 9 milhões de anos nas Américas do Sul e do Norte. Em ambos os locais são identificados gêneros imigrantes e nativos. Observe a onda de imigração no início dos cerca de três milhões de anos mais recentes. Redesenhada, com permissão da editora, de Marshall *et al.* (1982). © 1982 American Association of the Advancement of Science.

Tabela 17.2

Padrão do intercâmbio de fauna entre as Américas do Norte e do Sul em diferentes épocas. A tabela fornece os números totais de gêneros de origem sul e norte-americana em cada região (esses são os números plotados na Figura 17.15) e subdivide os gêneros imigrantes em “primários” (quando o próprio gênero imigrou) e “secundários” (o gênero que descende de um gênero imigrante primário, por exemplo, um imigrante secundário na América do Norte evoluiu ali, mas a partir de um gênero que evoluiu na América do Sul). O total de gêneros imigrantes, nas duas linhas mais de baixo, corresponde ao número de gêneros alienígenas nas linhas mais acima, referentes ao “número de gêneros”. Nota: (i) as proporções semelhantes de gêneros imigrantes primários movendo-se em direções opostas e (ii) o número muito maior de imigrantes secundários na América do Sul do que no norte. Modificada de Marshall et al. (1982).

Período de tempo (Milhões de anos atrás)	América do Sul						América do Norte			
	9-5	5-3	3-2	2-1	1-0,3	0,3 – Atual	9,5-4,5	4,5-2	2-0,7	0,7 – Atual
Duração (Milhões de anos)	4	2	1	1	0,7	0,3	5	2,5	1,3	0,7
Número de gêneros										
Norte-americanos	1	4	10	29	49	61	128	99	90	102
Sul-americanos	72	68	62	55	58	59	3	8	11	12
Total	73	72	72	84	107	120	131	107	101	114
Número de gêneros imigrantes										
Primários	1	1	2	10	18	20	2	6	8	9
Secundários	0	3	8	19	91	41	1	2	3	3

conjunto total. Eles observaram que as proporções são aproximadamente as mesmas. Cerca de 10% dos mamíferos norte-americanos invadiram o sul. (Por exemplo, a Tabela 17.2 demonstra que a América do Norte tinha aproximadamente 100 gêneros endêmicos de mamíferos. Cerca de 10 deles migraram para o sul, sendo que o número de imigrantes primários, entre 3 e 1 milhão de anos atrás, aumentou de 1 para 10). Da mesma forma, cerca de 10% dos mamíferos sul-americanos dirigiram-se para o norte. (Na Tabela 17.2, há 3 milhões de anos havia uns 60 gêneros de mamíferos sul-americanos. Entre 4,5 e 1 milhão de anos atrás, o número de gêneros sul-americanos no norte aumentou para uns seis.) O maior número absoluto de mudanças para o sul deve-se, principalmente, ao maior número inicial de mamíferos no norte.

Portanto, o padrão primário de imigração, nas duas direções, é semelhante. Em torno de 10% dos gêneros de cada lado invadiram o outro lado, com sucesso. Porém, quando observamos a posterior proliferação dos imigrantes, o padrão divergia marcadamente (Tabela 17.2). No período atual, um total de 12 mamíferos imigrantes do sul (o número nove na Tabela 17.2 é o número de vivos – três outros chegaram e extinguiram-se) produziu apenas três novos gêneros, enquanto os 21 gêneros de mamíferos imigrantes do norte produziram 49 gêneros no sul. No período atual, o desafio continuava. Desse modo, os mamíferos norte-americanos demonstravam sua superioridade, não na invasão original, mas em seu sucesso relativo subsequente.

Por que os mamíferos norte-americanos mostraram-se superiores? O aumento no número original dos gêneros norte-americanos pode ser observado em vários tipos de mamíferos, o que sugere que eles tinham algum tipo de vantagem geral. Há várias idéias do porquê. Uma é que os mamíferos norte-americanos viviam uma vida mais competitiva, em um continente maior, com mais espécies, do que os mamíferos isolados do sul. A “corrida armamentista” da competição foi mais intensa no norte. A idéia pode ser ilustrada pelo estudo de Jerison (1973) sobre o tamanho do cérebro (Seção 22.6, p. 652).

Os padrões de especiação diferiam

Há várias hipóteses para explicar a maior proliferação dos mamíferos norte-americanos

Nos mamíferos norte-americanos, nos últimos 65 milhões de anos, houve um aumento do tamanho do cérebro em relação ao tamanho do corpo ao longo do tempo, tanto nos predadores quanto nas presas. A interpretação de Jerison é que o tamanho do cérebro aumentou à medida que predadores e presas se tornavam mais inteligentes, em uma escalada de melhoramento dos comportamentos ofensivo e defensivo; o padrão de evolução do cérebro enquadra-se nessa interpretação (Figura 22.11, p. 653). Na América do Sul, entretanto, parece não ter acontecido tal incremento (Tabela 17.3). Então, pode ser argumentado que quando os mamíferos norte-americanos invadiram o sul, eles vieram preparados por uns 50 milhões de anos de exigente competição. Eles possuíam armamentos avançados, provavelmente não só de inteligência, que lhes permitiram suplantar os mamíferos do sul.

Alternativamente, como sugerem Marshall e seus co-autores, os mamíferos norte-americanos podem ter usufruído de alguma vantagem com a mudança ambiental dos últimos 3 milhões de anos. A elevação dos Andes protegeu as Américas do Pacífico, criando um obscurecimento de chuvas a leste das montanhas. Na América do Sul, os pampas, mais secos ou até semidesérticos, substituíram as savanas úmidas e a floresta. Por que tal mudança veio beneficiar os mamíferos norte-americanos, às expensas dos sul-americanos, não está bem claro; mas seria bem-provável que uma tal mudança beneficiasse mais um grupo do que o outro. Essa mudança foi grande e, por isso, provavelmente teve muita influência na substituição da fauna em sua época.

O Grande Intercâmbio Americano é um dos mais excitantes casos estudados em biogeografia histórica. As faunas das Américas do Norte e do Sul só estiveram ligadas, por um estreito istmo, durante menos de 3 milhões de anos. No entanto, 50% dos atuais gêneros de mamíferos do sul têm origem no norte, e esses animais maravilhosos, como um roedor do tamanho de um rinoceronte, a preguiça terrestre gigante e o borienídeo de dente-de-sabre, estiveram envolvidos, de algum modo, na destruição geral de espécies durante o Intercâmbio. É bem-plausível que os eventos do Intercâmbio fossem devidos à competição, ao menos em parte, mas demonstrá-lo é uma tarefa mais difícil.

Tabela 17.3

Tamanhos relativos dos cérebros (expressos como um quociente de encefalização QE [Seção 22.6, p. 652], que aumenta com o aumento do tamanho do cérebro) dos ungulados das Américas do Norte e do Sul, no cenozóico. De Jerison (1973).

Tempo (Milhões de anos)	Tamanho do cérebro dos ungulados (QE)	
	América do Sul	América do Norte
65-22	0,44 <i>n</i> =9	0,38 <i>n</i> =22
22-2	0,47 <i>n</i> =11	0,63 <i>n</i> =13

17.9 Conclusão

Os biogeógrafos evolucionistas têm-se interessado particularmente pelos processos históricos que moldaram a distribuição geográfica das espécies – embora de modo algum desprezem a bem-documentada influência da moderna ecologia. Eles têm estudado sobretudo dois tipos de processos históricos: a movimentação e a fragmentação de âmbitos. Indubitavelmente, as espécies movem-se por dispersão e, quando aparece um novo corredor na Terra, permitindo um

novo encontro de faunas, ele pode desencadear importantes eventos evolutivos. O Grande Intercâmbio Americano é um exemplo famoso. Não é fácil deslindar as causas exatas que atuaram, mas os dados permitem a inferência plausível de que as mudanças na fauna foram substancialmente influenciadas pelo peso dos números e pela competição.

A biogeografia é uma das áreas da biologia evolutiva que mais está se beneficiando da expansão da pesquisa da filogenética molecular. Novos marcadores moleculares podem ser usados para estudar espacialmente a filogenia das populações de uma espécie e de grupos de espécies relacionadas. Vimos como a história das espécies européias, como a dos ouriços, está escrita na distribuição geográfica de seus principais clados, cada um dos quais descende de um refúgio diferente, na glaciação. Também vimos como a irradiação adaptativa dos lagartos caribenhos foi estudada com técnicas de filogenética molecular. A combinação de biogeografia e filogenia, agora freqüentemente chamada de filogeografia, baseia-se nos métodos cladísticos mais antigos, desenvolvidos nas décadas de 1960, 1970 e 1980, para estudar a biogeografia de vicariância. Agora, com o surgimento da sistemática molecular, a biogeografia filogenética frutificou em um programa de pesquisa próspero e revelador.

Resumo

- 1 As espécies e táxons superiores têm distribuições geográficas, e os biogeógrafos procuram descrevê-las e explicá-las.
- 2 A semelhança da flora e da fauna de duas regiões pode ser medida por meio de índices de similaridade. O mundo pode ser dividido em seis regiões faunísticas principais, com base nas distribuições das espécies de aves e de mamíferos. Outros táxons, tais como as plantas, têm distribuições regionais um pouco diferentes.
- 3 As distribuições das espécies são influenciadas por acidentes históricos nos locais ocupados por elas em certas épocas e por suas tolerâncias ecológicas.
- 4 As distribuições das espécies podem ser alteradas por dispersão (quando uma espécie se desloca no espaço) e pela tectônica de placas (quando os movimentos da terra subdividem os âmbitos das espécies). A fragmentação do âmbito de uma espécie é chamada vicariância.
- 5 Quando os climas esfriaram, na glaciação mais recente, o âmbito das espécies do hemisfério norte deslocou-se para o sul. Na Europa, muitas espécies formaram refúgios glaciais na Espanha, na Itália e nos Bálcãs. Depois da glaciação, elas se expandiram para o norte, resultando em uma distribuição com uma filogenia intra-específica, com três clados, e em zonas de sutura, onde várias espécies têm suas zonas híbridas.
- 6 Alguns táxons tiveram irradiações adaptativas locais em arquipélagos. O curso da irradiação pode ser estudado por meio de técnicas de filogenética molecular.
- 7 As espécies de uma determinada área tendem a ser mais estreitamente relacionadas entre si do que com espécies ecologicamente mais semelhantes de outros locais do globo. Darwin usou essa observação como argumento em sua teoria de evolução.
- 8 Um cladograma de área mostra as áreas geográficas ocupadas por um conjunto de táxons filogeneticamente relacionados.
- 9 A biogeografia de vicariância sugere que as distribuições geográficas são determinadas principalmente por fragmentações nos âmbitos das espécies ancestrais, e não por dispersão. Ela prevê que o cladograma de área de um táxon deve concordar com a história geológica da área e que os cladogramas de área dos diferentes táxons de uma determinada área devem ser compatíveis (congruentes).
- 10 No encontro entre as faunas norte e sul-americanas, quando da formação do istmo do Panamá, há 3 milhões de anos, as proporções de mamíferos que se movimentaram em uma e em outra direção inicialmente foram semelhantes, mas a proliferação dos mamíferos norte-americanos que emigraram para o sul foi maior.

Leitura adicional

Cox e Moore (2000) é um livro-texto introdutório e Brown e Lomolino (1998) é mais completo. Avise (1999) é um texto sobre filogeografia, e Hare (2001) examina os avanços recentes na filogeografia.

Simpson (1983) explica como as grandes regiões faunísticas do mundo foram descobertas, bem como a importância das movimentações e como medir a similaridade faunística (e florística). Brown *et al.* (1996) revisam os âmbitos ecológicos. Quanto às influências ecológicas, consulte um texto de ecologia como Ricklefs e Miller (2000). Sobre os conceitos de nicho, ver as intervenções de Griesemer e Colwell em Keller e Lloyd (1992). Sobre Krakatoa, ver Thornton (1996) e a narrativa em Wilson (1992). O livro de Van Oosterzee (1997) trata da linha Wallace.

Sobre a biogeografia na glaciação, ver Pielou (1991) e as referências gerais precedentes, que incluem um capítulo de Cox e Moore (2000). Ver também Davies e Shaw (2001) a respeito das mudanças de âmbito. Hewit (2000) revisa os refúgios europeus e suas consequências para a genética atual. Ver também, Da Silva e Patton (1998), Klicka e Zink (1999) e a revisão de Moritz *et al.* (2000), quanto à ausência de um efeito sobre as duplas de espécies atuais. Em relação aos pássaros da Amazônia, classicamente foi Haffer (1969) quem sugeriu que os refúgios nas glaciações produziram a diversidade das espécies modernas, mas o ceticismo prevalece, por causa do tempo desde os ancestrais comuns das duplas de espécies atuais (ver anteriormente) e das evidências de pólen, sugerindo que as florestas amazônicas não formaram refúgios. Ver Willis e Whitaker (2000) e Smith *et al.* (1997), que também esboçam princípios de conservação.

Losos (2001) descreve a irradiação dos lagartos caribenhos. Schluter (2000) traz mais sobre irradiações adaptativas locais ecologicamente produzidas. Losos e Schluter (2000) examinam o tópico adicional das relações entre área e espécie, em ilhas, e como as causas ecológicas e evolutivas do relacionamento se combinam. Quanto ao argumento darwiniano de que as relações entre espécies, intra e interáreas sugerem evolução, ver Darwin (1859) e a atualização de Jones (1999). Davis e Richardson (1995) contém mais sobre ecossistemas mediterrânicos. Eldredge (1998) analisa o argumento de Darwin e adiciona mais evidências.

Atualmente os relógios moleculares estão sendo cada vez mais usados para estudar a biogeografia histórica. Ver, por exemplo, Richardson *et al.* (2001) sobre a origem (nos últimos 8 milhões de anos) de uma flora mediterrânea – a do Cabo da África do Sul – e Pellmyr *et al.* (1998) sobre a cronologia da introdução de espécies na América do Norte.

Quanto à biogeografia de vicariância, ver Brundin (1988), Wiley (1988), Humphries e Parenti (1999) e textos gerais. Sereno (1999) discute especialmente o caso dos dinossauros. Sobre a biogeografia de Croizat, ver Croizat *et al.* (1974). Ver generalidades sobre o Havaí em Wagner e Funk (1995) e a edição especial de *Trends in Ecology and Evolution* (1987), vol. 2, p. 175-228.

Vermeij (1991) é um estudo geral sobre os intercâmbios bióticos, da mesma forma que uma edição de *Paleobiology* (1991), vol. 17, p. 201-324, que contém um artigo de Webb, sobre o Grande Intercâmbio Americano. Stehli e Webb (1985) é um livro sobre o Grande Intercâmbio Americano; Jackson *et al.* (1996) contém material mais recente. Simpson (1980) descreve os mamíferos sul-americanos e, para a biogeografia sul-americana em geral, ver também os capítulos em Goldblatt (1993). Sobre as diferenças de tamanhos de cérebros, ver Jerison (1973) e o ensaio popular de Gould (1983, Capítulo 23). Parte de um outro ensaio popular de Gould (1983, Capítulo 27) é sobre o Intercâmbio.

Questões para estudo e revisão

- 1 Reveja os termos geográficos Boreal, Neártica, Paleártica, Holártica e Neotropical.
- 2 Calcule os índices de similaridade entre as áreas 1 e 2:

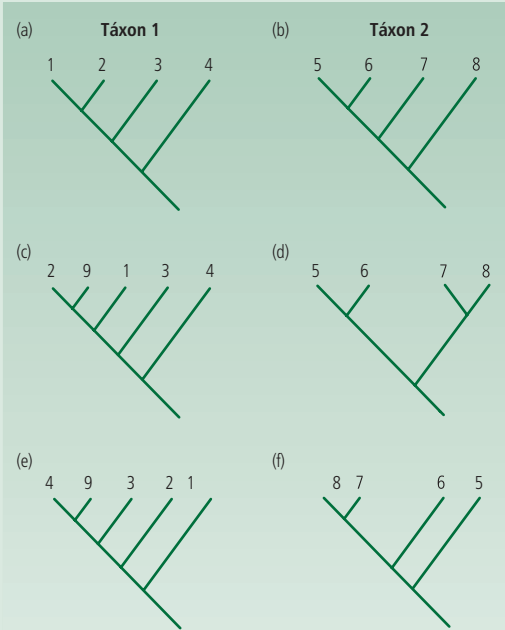
Número de espécies na área 1	Número de espécies na área 2	Número de espécies comuns às áreas 1 e 2	Índice de similaridade
10	15	5	
15	10	5	
10	10	5	
5	15	5	

- 3 Dirija-se à filogenia da Figura 15.27 (p. 489). Quantos eventos de dispersão estão compreendidos no trajeto da ilha mais recente para a mais antiga, e da mais antiga para a mais recente? (As espécies ancestrais são as de números 1 e 2, no alto, à esquerda; a ilha mais antiga está à esquerda e a mais recente, à direita. As espécies podem ser tratadas como quatro "colunas" que habitam as ilhas de Kauai, Oahu, Maui e Haváí, respectivamente: os pequenos desvios à esquerda e à direita na página não são biogeograficamente significativos.) Você poderia esquematizar os eventos de dispersão no mapa de baixo. Qual a relevância dessa resposta para as teorias dos cladogramas de área de vicariância e de dispersão?
- 4 Usando a mesma filogenia (Figura 15.27), desenhe um cladograma de área, nos moldes da Figura 17.10, para as espécies 1 a 15 de dro-sófilas.

- 5 Aqui estão as áreas geográficas ocupadas pelas espécies de dois táxons:

Área	A	B	C	D
Espécies no táxon	1	2	3	4
Espécies no táxon	5	6	7	8

Aqui estão três filogenias com raiz, para os dois táxons. Quais os pares de cladogramas de área que são congruentes e quais os que não são?



- 6 Quais são as principais hipóteses para explicar a proliferação dos mamíferos norte-americanos na América do Sul depois da formação do Istmo do Panamá?