

Artigos

Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia

JÜRGEN HAFFER

A natureza da história tem sido encarada, tradicionalmente, como um composto de dois pontos de vista contrários, mas complementares. Em primeiro lugar a história refere-se a seqüências direcionais de eventos lineares não repetíveis, como por exemplo a formação de uma cadeia de montanhas ou a amplitude da vida de uma pessoa, do nascimento à morte — contingências complexas de séries de eventos ligados através do tempo. Em segundo lugar, as leis da natureza, imanes e eternas, permitem uma compreensão daqueles aspectos da história que são produtos de ciclos continuamente repetidos. Mares estão em incessante vaivém, florestas expandem-se e se retraem, médias de temperatura e de umidade aumentam e diminuem. O tempo não tem direção. Muitos estudiosos têm empregado as metáforas "indicadores de tempos" e "ciclos de tempo" a esses aspectos complementares, ambos necessários a uma compreensão abrangente da nossa própria história, da história da Terra e de seus animais e vegetais (Gould 1987).

Organismos e espécies seguem o indicador de tempo da genealogia ao longo de vias evolucionárias contingentes sem coalescência e seguem o ciclo de tempo quando linhagens de espécies separadas desenvolvem, independentemente, formas similares (análogas) de extremidades ou formas corpóreas para usos similares ou modos de vida baseados em princípios imanes de função (tais como, por exemplo, formas corpóreas semelhantes de peixes e mamíferos nadadores oceânicos).

Examinarei, aqui, diversos aspectos da história da Amazônia e sua biota, aplicando a dicotomia de ciclo do tempo e indicador de tempo. Argumento, em particular, que a hierarquia dos ciclos ambientais perpétuos caracteriza a natureza da Amazônia, a partir de ciclos de curto prazo de queda de árvores e ciclos fluviais até ciclos paleoclimáticos de longo prazo. Esses ciclos contribuem para a heterogeneidade ambiental necessária para a manutenção da elevada diversidade de espécies da Amazônia. Além disso, os ciclos paleoclimáticos funcionaram como efi-

ciente "máquina de especiação" ou "bomba de espécies" durante o curso da história geológica.

Acompanhando a seta indicadora de evolução através do tempo, esses últimos ciclos ajudam a explicar a origem da riqueza em espécies na Amazônia. Quando examino a fauna amazônica, não tenho em mente apenas insetos e outros grupos de invertebrados mas, principalmente, vertebrados como mamíferos, pássaros, répteis e anfíbios.

2. Ciclos de Tempo

Os ecólogos estudam cada vez mais as combinações hierárquicas distintas dos ciclos de perturbação ambiental, respostas bióticas e padrões de vegetação em relação a micro, macro e megaescalas (Delcourt et al. 1983, Urban et al. 1987, Di Castri & Hadley 1988, Pickett et al. 1989). Paisagens são mosaicos gerados por processos de perturbação que variam em escala, extensão, intervalo e intensidade de recorrência (Fig. 1). Processos bióticos também variam, de pequena escala, como o crescimento de um indivíduo animal ou vegetal até a reorganização de grupos de espécies. Fatores limitantes podem estar relacionados a condições do solo e regimes climáticos. Ciclos diários de claro e escuro, bem

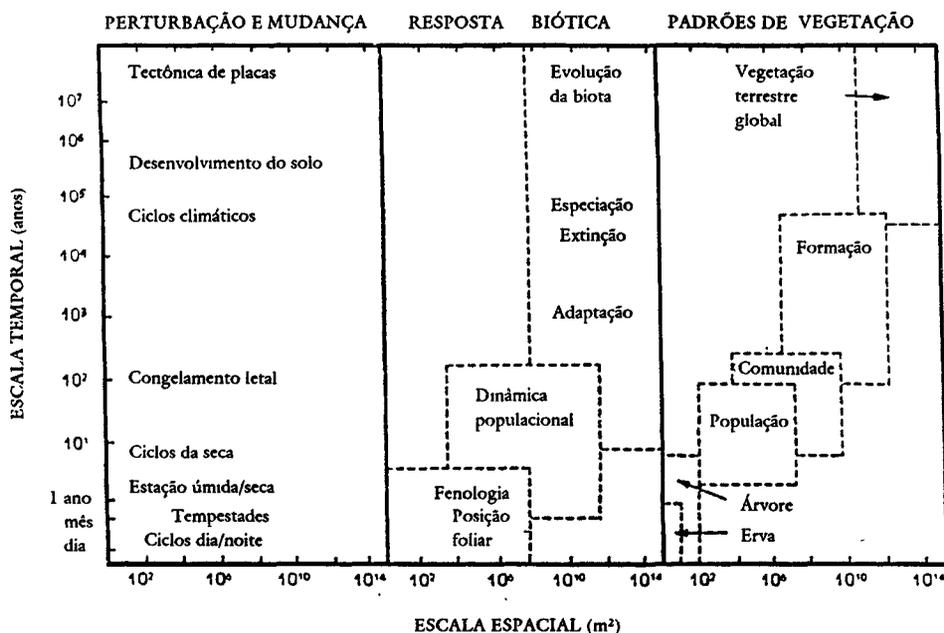


Fig. 1: Interrelação espacial e temporal de perturbações e alterações ambientais, resposta biótica e padrões de vegetação (seg. Delcourt et al. in Di Castri & Radley 1988)

como ciclos anuais de estações secas a úmidas conduzindo, por exemplo, à elevação e abaixamento cíclicos do nível dos rios são eventos de alta frequência e, como tais, parte dos ambientes abióticos de animais e vegetais.

Ciclos de perturbação afetando a vegetação da floresta pluvial compreendem, no extremo inferior da escala, à dinâmica da fase lacunar devida à queda de árvores ou deslizamentos locais, a níveis intermediários de dinâmica fluvial e, no extremo superior da escala, a ciclos climático-vegetacionais de baixa frequência e ciclos tectônicos afetando a cobertura vegetal e os padrões de distribuição de animais numa escala regional (Haffer 1991). A duração do ciclo a cada nível nessa hierarquia varia, e ciclos individuais não são, necessariamente, de mesma duração. Cada processo em níveis superiores nessa hierarquia de perturbação sobre põe-se a vários processos de níveis inferiores: a dinâmica da fase lacunar ocorre dentro de uma região florestada afetada pela dinâmica fluvial; a própria região geral pode estar sujeita a efeitos climáticos. As dinâmicas paleoclimática e tectônica conduzem a mudanças na distribuição de vários tipos de vegetação de floresta e não-floresta em regiões onde, numa escala geográfica menor, a dinâmica fluvial e a de fase lacunar regeneram continuamente a floresta. Os ciclos de perturbação hierárquica geram mosaicos cujas peças variam de tamanho e novas peças se sobrepõe continuamente às peças existentes.

Os processos locais de reposição causados por ciclos de perturbação representam ciclos de regeneração da floresta pluvial de curso livre. Eles são cíclicos no sentido de uma seqüência repetitiva de mudanças.

Teoria dos refúgios

Estudos Avançados tem a honra de publicar dois trabalhos de elevada interdisciplinaridade de autoria dos fundadores da chamada "Teoria dos refúgios". Uma rápida explicação sobre eles torna-se necessária. Desde os fins da década de 50, já se conhecia alguns fatos essenciais sobre as flutuações climáticas quaternárias que teriam afetado a dinâmica fitogeográfica do Brasil tropical atlântico. As descobertas fundamentais nessa direção ficam contabilizadas, em termos de história das ciências no País, aos trabalhos de André Cailleux e Jean Tricart.

Na década seguinte, trabalhando na Amazônia, Jürgen Haffer dedicou parte de seu tempo a observações sobre os padrões de distribuição de pássaros em diferentes quadrantes da região. E, através da publicação de seu estudo "Speciation in Amazonian forest birds" (1969), detectou anomalias distributivas que somente poderiam ser explicadas por mudanças climáticas, suficientemente amplas para provocar retrações e re-expansões de florestas no espaço total da Amazônia.

Ao mesmo tempo e convergentemente, Paulo Emílio Vanzolini atingiu depois de anos de estudos sobre distribuição de lagartos na América Tropical a conclusões que envolveram plenamente a idéia de refúgios, por ocasião de climas secos, no en-

Todos os estágios dos ciclos de perturbação são transitórios, isto é, nenhum representa uma fase inicial ou final. Portanto, esses processos cíclicos são exemplos de "ciclos de tempo" sem componente de uma direção abrangente. Os vários processos de perturbação cíclica são examinados brevemente a seguir:

2.1. Dinâmica da fase lacunar

A regeneração cíclica da floresta pluvial devida à queda de árvores conduz a lacunas na floresta que podem ser causadas pela queda de uma única árvore ou de várias, em razão de senescência, parasitas ou doenças. Lacunas são também freqüentemente causadas por deslizamentos locais em regiões montanhosas, como por exemplo em seguida a um terremoto. De a 5% da floresta pluvial de terra firme são estimados como estando em estágios sucessivos seguindo quedas de árvores em lacunas (Hartshorne 1980). Quedas múltiplas de árvores, devidas, por exemplo, a ventanias, podem afetar grande porção de uma floresta. Taxas de reposição de florestas pluviais de terras baixas, devidas à dinâmica de fase lacunar, em diferentes localidades da Costa Rica, variam de 80 a 140 anos (Hartshorne 1978), indicando uma regeneração muito rápida da floresta pluvial.

A dinâmica de fase lacunar gera mosaicos móveis de pequena escala de segmentos de habitats diferentes nas florestas tropicais de terras baixas, como por exemplo, clareiras devidas a queda de árvores, invasão de ervas nas margens da floresta, vegetação pioneira densa e crescente vegetação florestal perfeitamente desenvolvida próxima às clareiras.

2.2 Dinâmica fluvial

A dinâmica fluvial afeta uma porção razoavelmente grande (20-40%) da paisagem na Amazônia ocidental e também conduz à rápida alteração da floresta nessa região. As terras baixas amazônicas do leste peruano, por exemplo, consistem de um mosaico de habitats regionais de: (1) floresta de terra firme crescendo sobre velhas formações fluviais (cerca de 70% da região), (2) florestas complexas, sobre antigas planícies de inundação não mais trabalhadas pelos rios (cerca de 15%), e (3) floresta em planícies de inundação ativa de rios modernos (cerca de 15%), de acordo com estudos de Salo & Kalliola (1989) e Salo & Räsänen (1989). Os agentes da dinâmica fluvial são: migração de leito, desvio de leito e desvio de várzea, que são influenciados por atividades tectônicas frontais (*foreland*) ao longo da base da faixa da dobra dos Andes orientais (Räsänen et al 1987). Migração de leito é causada por erosão fluvial lateral e conduz à sucessão primária sobre

depósitos de restingas e coroas fluviais; desvio de leito devido à brusca mudança de setores do rio no interior da várzea (deriva de leitos) conduz à sucessão primária e secundária sobre vários tipos de depósitos de várzea; a planície de inundação inteira pode ser desviada devido a contínuos processos de assoreamento ou a movimentos tectônicos que conduzem a mudanças laterais graduais ou mais bruscas do rio junto com sua várzea. O tempo, durante o qual um ciclo se completa e o mesmo sítio dentro de uma várzea é novamente erodido por alteração no curso de rios, pode ser de algumas centenas de anos. Isso se deve à rápida erosão lateral de rios sinuosos próximos aos Andes, onde foram observados casos de 20m e mesmo 250m de erosão de margens laterais em um ano (Salo et al. 1986). Reposições de sítios florestais na Amazônia devidas à dinâmica fluvial, fora de várzeas ativas, podem ser da ordem de 1.000 a 2.000 anos. Em contraste com a Amazônia superior, os leitos dos rios na Amazônia central são relativamente mais estáveis e as matas de várzea são controladas pelas inundações anuais.

2.3 Dinâmica climática

Em regiões úmidas, com clima sazonal nítido, a floresta pode tornar-se muito seca próximo ao fim de uma estação anormalmente seca.

Grandes segmentos de floresta ou uma certa parte das espécies vegetais podem morrer ou secar em tal grau que chegam a queimar quando raios incendeiam a floresta (ou um veio de carvão, xisto betuminoso, etc. é exposto à superfície). O fogo pode ser considerado como um

tremeio dos espaços intertropicais. Nesse sentido, sua monografia "Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies" (1970) representa um marco de interdisciplinaridade.

Os trabalhos de Haffer e Vanzolini publicados nesta edição tem o valor de um duplo reconhecimento: a força da interdisciplinaridade cruzada com a persistência no aperfeiçoamento de uma teoria que há muito tempo já saiu do campo das hipóteses. Em seu novo estudo, Haffer demonstra o grau de atualização alcançado sobre a bibliografia corrente de geociências e biociências da Amazônia. Constituí, ainda, uma primeira e sutil resposta às críticas epidérmicas endereçadas à "Teoria dos refúgios". Atinge, por fim, uma série de considerações sobre as responsabilidades de nossa geração em relação à preservação da biodiversidade, para todo o futuro do planeta Terra. Idéias que os cientistas brasileiros de há muito comungam. É confortável saber que por veredas entrecruzadas atingem-se conhecimentos de ponta, dotados de inusitada e estimulantes potencialidades. O sensível e bem estudado "Ai de ti, Amazônia", de Gerônimo Albuquerque Rocha, completa o quadro das contribuições que precederam, honram e perpassaram a Conferência do Rio de Janeiro.

* *Aziz Ab Sâber* é professor visitante da Área de Ciências Ambientais do IEA e co-autor do Projeto Floram.

distúrbio intermediário para florestas pluviais sazonais, nas quais incêndios limitados ocorrem de maneira repetida mas não freqüente e com baixa intensidade (Sanford et al. 1985, Goldammer & Seibert 1989). Quando for encontrado carvão vegetal em associação com artefatos de cerâmica, sua presença é comumente atribuída à ocupação humana. Todavia, carvão vegetal também ocorre freqüentemente nos solos de florestas pluviais primárias que nunca foram queimadas pelo homem. A idade, em carbono radioativo, do carvão vegetal, existente sob vários tipos de floresta na região de San Carlos, no sul da Venezuela, varia de 250 ± 50 anos A.P. a 6.260 ± 110 anos A.P. (Sanford et al. 1985; Saldarriaga & West 1986) e sob uma floresta no Kalimantan oriental (Bornéu), de 350 a 17.510 anos A.P. (Goldammer & Seibert 1989).

2.4 Dinâmica paleoclimática

Muitas áreas na região neotropical têm sido afetadas por mudanças cíclicas na vegetação durante o curso da história geológica. Durante os ciclos climáticos dos últimos 60 milhões de anos (períodos Terciário e Quaternário; era Cenozóica), a floresta pluvial úmida em muitas regiões foi, provavelmente, substituída, repetidamente, por floresta aberta de palmeiras e floresta de lianas e, em algumas regiões até mesmo por savanas, antes que o ciclo da vegetação voltasse via floresta aberta à floresta pluvial úmida. Todavia, os dados básicos em apoio a essas assertivas são ainda escassos. Certas áreas da região neotropical foram, provavelmente, afetadas mais intensivamente do que outras, por essas mudanças vegetacionais, ou, por ocasião de ciclos particulares, onde a floresta pluvial foi mantida mais ou menos imutável durante uma fase seca particular ("refúgios florestais"). Em outras palavras, os ciclos vegetacionais paleoclimáticos seguiram vários "atalhos" em áreas diferentes e foram completos somente naquelas regiões onde a floresta pluvial foi substituída por vegetação não-florestal durante uma fase seca. Para ser exato, a floresta neotropical e a vegetação não-florestal são antigas, tendo se originado durante o Cretáceo e no início do Terciário. Em áreas de sua ocorrência ininterrupta, florestas e savanas ofereceram, continuamente, condições ecologicamente estáveis e uniformes às espécies de animais tropicais. É a distribuição geográfica abrangente desses tipos de vegetação que têm variado impressionantemente em resposta às mudanças climáticas mundiais da era Cenozóica. Os estudos geocientíficos revisados brevemente a seguir destruíram completamente a antiga noção dos trópicos como ambientalmente estáveis durante os tempos geológicos.

Evidências obtidas de muitas regiões da América tropical indicam que alterações climático-vegetacionais extensivas ocorreram durante os últimos milhões de anos (revisões recentes incluem as de Ab'Saber 1982, Tricart 1985, Bigarella & Ferreira 1985, Haffer 1987a, Schubert 1988, Hoppe & Schobbinghaus 1991). Dentre os dados examinados nessas revisões há os seguintes: os sedimentos no Lago Valência, no norte da Venezuela, registram pelo menos quatro ciclos de enchimento e dessecação do lago; campos de dunas nos lhanos do leste da Colômbia e sudoeste da Venezuela, ao norte da Amazônia, foram ativos durante o fim do Pleistoceno; flutuações vegetacionais nessas regiões têm sido documentadas através de estudos de paleopolén. Observações geomorfológicas extensivas indicam uma alteração de períodos climáticos úmidos e áridos também para as regiões norte, leste e central do Brasil, incluindo porções da Amazônia inferior, durante o Pleistoceno. Na última região, Tricart (1974/1975), examinou a área geral de Santarém, na foz do Rio Tapajós e notou intensa dissecação da superfície do solo que teria ocorrido durante condições climáticas secas do passado geológico recente. Journaux (1975), também concluiu que uma fase semi-árida maior e relativamente longa, precedeu o período úmido presente.

Evidências geológicas e palinológicas adicionais, da ocorrência de períodos climáticos secos na região tropical da América do Sul, durante o Quaternário, e que resultaram no desaparecimento temporário de florestas densas das respectivas áreas de amostragem, foram coligidas, recentemente, no centro, sudoeste e sudeste da Amazônia (Fig. 2).

As florestas pluviais em Pitinga, a cerca de 250km ao norte de Manaus (Fig. 2, nº 4) têm camadas subjacentes de sedimentos variados, grosseiros e extremamente pobres que incluem camadas de fanglomerado associadas a depósitos pláceres ricos em ouro e estanho (Veiga et al. 1988: 166, Hoppe & Schobbinghaus 1991: 1820). Tais sedimentos datam, provavelmente, do Pleistoceno médio e têm apreciável distribuição lateral ao longo de um extensivo padrão de paleodrenagem. A natureza desses sedimentos clásticos indica que foram depositados sob condições climáticas semi-áridas e na ausência de floresta pluvial densa na maior parte dessa região. A mesma interpretação se aplica para a origem de outros depósitos pláceres na Amazônia brasileira tais como, por exemplo, na região do Xingu, Teles Pires-Juruena, médio Tapajós e norte de Rondônia (Veiga et al. 1988, Bettencourt et al. 1988). Bibus (1983), também, relatou a ampla ocorrência na região do médio Rio Tapajós (Fig. 2, nº 3) e nas baixadas ao redor da Serra do Cachimbo (Fig. 2, nº 2) de detritos grosseiros na superfície de depressões, acumulados durante um período de forte erosão quando o clima do fim do

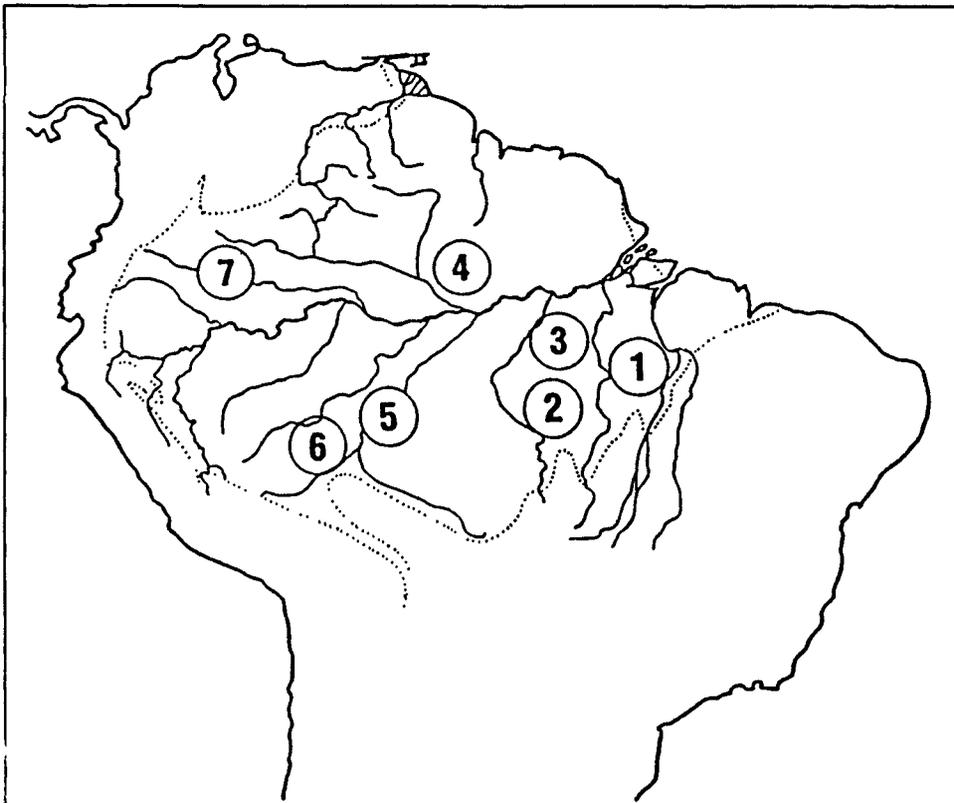


Fig. 2: Regiões da Amazônia onde foram encontrados, recentemente, indícios paleoecológicos adicionais de períodos climáticos secos do fim do Pleistoceno. Outros dados da Amazônia são mencionados no texto. Para mudanças climático-vegetacionais do Quaternário são também disponíveis dados básicos importantes do norte da América do Sul e de várias partes do Brasil fora da Amazônia (não indicados neste mapa). 1 – Serra dos Carajás; 2 – Região da Serra do Cachimbo; 3 – Região do Rio Tapajós inferior; 4 – Região de Pitinga; 5 – Região de Porto Velho e Humaitá; 6 – Região do Rio Acre; 7 – Rio Caquetá superior. A linha pontilhada segue o limite externo aproximado da região da floresta Guiano-Amazônica anterior a recente desflorestamento. Veja o texto para pormenores adicionais.

Quaternário era semi-árido e a vegetação da floresta pluvial tinha desaparecido largamente dessas regiões. Depois dessa fase, camadas arenosas cobriram a região toda sob um clima ainda mais seco (Bibus 1983). Observações geomorfológicas de Emmerich (1988) em Rondônia (regiões de Porto Velho e Humaitá; Fig.2, nº 5), também indicam um clima semi-árido e vegetação aberta nessa parte sul da Amazônia durante o fim do Terciário e fases climáticas áridas do Pleistoceno. Florestas voltaram a cobrir essas últimas regiões seguindo bacias e vales de rios.

Através da sub-bacia do Acre (região superior do Rio Purús e inferior do Rio Acre; Fig. 2, nº 6), precipitados de gesso e aragonita, associados com sedimentos superficiais de granulação fina, indicam a dessecação de um extenso sistema fluvial-lacustre, devida a condições climáticas áridas, há cerca de 53.000 anos, isto é, durante o último ciclo glacial (Kronberg et al. 1991).

As cimeiras relativamente planas e limitadas da Serra dos Carajás, no Pará (Fig. 2, nº 1), são cobertas por vegetação aberta sobre canga e circundadas por todos os lados por florestas pluviais densas sob condições climáticas vigentes.

Análises geológicas e de paleopolens de uma área nuclear coletados num brejo, existente num desses platôs, revelaram quatro períodos de regressão de floresta pluvial dessa região geral durante os últimos 60.000 anos (Absy et al. 1991). O conteúdo de pólen na superfície da área nuclear (representativa da situação presente) indica uma ampla floresta pluvial a despeito da ocorrência da vegetação de canga ao redor do sítio de amostragem, mostrando, assim, a importância do perfil do pólen do core relativamente à vegetação da região geral e não apenas para a vegetação local do próprio platô examinado. Na Amazônia superior ocorrem cascalhos em sedimentos de terraços no curso do Rio Caquetá, no sudeste da Colômbia (Fig. 2, nº 7), os quais indicam condições de assoreamento temporárias, mais torrenciais do que aquelas predominantes ao longo desse rio (Eden et al 1982).

Tais cascalhos podem ser interpretados como indicadores de fases periódicas de condições áridas, ou, pelo menos, fortemente sazonais, na região de mananciais andinos. Isso não quer dizer, é claro, que todos os vales e várzeas dos maiores rios ou de muitos tributários menores da Amazônia, bem como de outras regiões da América tropical afetadas por fases climáticas áridas do passado tenham provavelmente permanecido úmidos e extensivamente florestados, mesmo durante o pico de períodos secos. Tais habitats ribeirinhos podem, também, ter servido como refúgios florestais para certos elementos da mata, apesar de sua estreiteza e depleção geral de fauna (Meave et al. 1991).

Esses novos dados geocientíficos, resumidos acima, junto com os indícios de que já se dispunha, comprovam as amplas flutuações climático-vegetacionais na Amazônia durante o Quaternário. Os dados vêm principalmente das regiões periféricas ao norte, sul e baixa Amazônia, embora a forte evidência de Pitanga e da região do baixo Tapajós refira-se igualmente a porções da Amazônia central. Até o presente não se dispõe de indicações de fragmentação de floresta pluvial para a Ama-

zônia superior; a acidentada região fronteira entre o Brasil e o Peru (alto Purús e Rio Juruá) parece ser uma área particularmente promissora para estudos detalhados de campo a esse respeito.

Os dados geocientíficos disponíveis até agora são insuficientes para permitir o mapeamento das mudanças na distribuição da vegetação da floresta e não-floresta durante os vários períodos climáticos e, em particular, para o traçado da história e da exata localização de áreas de florestas e savanas residuais que, presumivelmente, serviram como refúgio para a flora e a fauna da Amazônia durante períodos climáticos adversos (veja Prance 1982, Prance & Lovejoy 1985 e Whitmore & Prance 1987, para análises sumárias acerca da possível localização dos refúgios de floresta e não-floresta na Amazônia durante o fim do Pleistoceno).

2.5 Ciclos de Milankovitch

A base astronômica das oscilações climáticas tratadas acima são os ciclos de Milankovitch, assim chamados em homenagem ao astrônomo e matemático Milankovitch que primeiro se ocupou do assunto em 1930. Esses ciclos têm operado continuamente durante pelo menos uma porção principal da história da Terra (na medida em que se tornou conhecida nos últimos anos) e não apenas durante a Época Glacial dos últimos dois milhões de anos (Quaternário). Foram os causadores das oscilações no nível do mar, alterações rítmicas de facies dos estratos sedimentares do Mesozóico e Cenozóico e mudanças climático-vegetacionais nos continentes (Fischer 1981, Herbert & Fischer 1986, Olsen 1986, Levinton 1988: 453, Bartlein & Prentice 1989, Berger et al. 1989, Bennett 1990). Os ciclos de Milankovitch são devidos a processos celestiais com periodicidades de aproximadamente 20.000, 44.000, 100.000 e 400.000 anos e resultam de: (1) a variação da distância Terra-Sol devida a interações gravitacionais da Terra com outros planetas e o Sol (ciclos de precessão; 23.000 e 19.000 anos), (2) o aumento e decréscimo da inclinação do equador na órbita da Terra ao redor do Sol (ciclos de obliquidade; 41.000 e 54.000 anos) e (3) a variação na forma da órbita da Terra ao redor do Sol (ciclos de excentricidade; 95.000, 123.000 e 413.000 anos). Essas oscilações de curto prazo (alta frequência) em termos geológicos, foram sobrepostas a uma tendência de resfriamento gradual do clima da Terra desde o início do Cenozóico, há cerca de 60 milhões de anos, marcada por acentuados declínios ocasionais, como por exemplo, 37 milhões e 2,5 milhões de anos atrás. O gradiente térmico latitudinal tornou-se alcantilado durante o curso do final do Terciário, quando as médias anuais de temperatura aumentaram nos

trópicos e a temperatura de verão decresceu nas altas latitudes. O surgimento de camadas de gelo continentais no Quaternário está relacionado à configuração dos continentes e/ou formação de montanhas e acompanhou o crescimento das calotas de gelo nos pólos sul e norte, que se iniciou durante o Mioceno, há 15 e 6 milhões de anos respectivamente.

Durante as oscilações climáticas do Cenozóico (Terciário e Quaternário) causadas pelos ciclos de Milankovitch, as florestas nas latitudes temperadas e tropicais sobreviveram a fases secas em áreas remanescentes (fragmentos florestais ou "refúgios") e reexpandiram-se durante períodos úmidos, quando, reciprocamente, a vegetação não-florestal aberta era mais limitada em extensão. É provável que tenha ocorrido uma redução de 50% na massa de árvores florestais durante os períodos frio-secos do Pleistoceno (Livingstone 1980). Os remanescentes de uma zona de vegetação tropical durante um período climático adverso representaram, provavelmente, todas situações intermediárias, desde grandes e extensos blocos a pequenos e dispersos sítios em "mini-refúgios" localizados onde condições favoráveis permitiram a existência continuada das respectivas biotas ou porções de biotas. Pormenores permanecem desconhecidos.

3. Indicadores de Tempos

3.1 História e evolução geológica

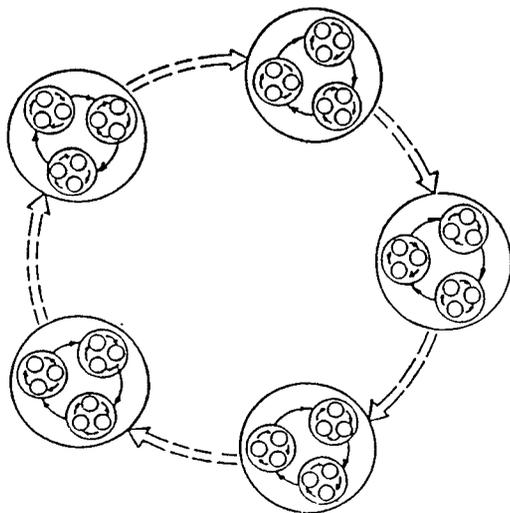
A continuada sedimentação diferencial da bacia da Amazônia central durante as eras Mesozóica e Cenozóica seguiu o indicador de tempos. As regiões de velhas terras do escudo guianense ao norte do rio Amazonas e do escudo brasileiro ao sul foram gradualmente levantadas durante esses períodos. Do fim do Mioceno (final do Terciário) progressivamente, e em resposta aos primórdios da elevação dos Andes no oeste, o rio Amazonas começou a construir um grande delta no oceano Atlântico, por sobre e além de uma antiga plataforma de carbonato. A elevação andina continuou através do Plioceno (e ainda continua na época atual) conduzindo à emergência das terras baixas da Amazônia superior e ao estabelecimento do padrão de drenagem dirigido para o leste na Amazônia. As chapadas residuais (*tepuis*) da região fronteira ao sul da Venezuela e extremo norte do Brasil, formavam, originalmente, um contínuo platô elevado de arenito, o qual, crescentemente, foi dissecado pela erosão durante os últimos 60 milhões de anos (período Terciário). Estudos geomorfológicos podem eventualmente permitir a

determinação da seqüência hierárquica da dissecação dessa páleo-chapada, hoje desfeita em remanescentes de erosão, muito limitados. De modo geral, os processos geológicos acima, aqui interpretados direcionalmente, também podem ser vistos como parte de um ciclo principal de elevação e intemperismo gradual e eventual desaparecimento de todo um continente.

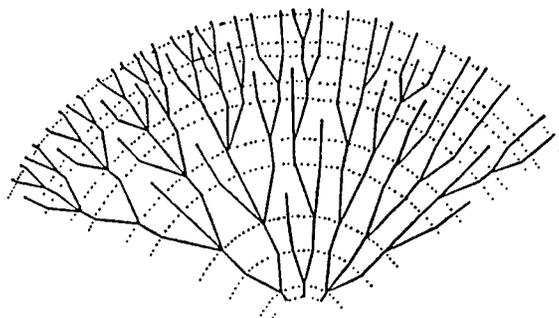
Processos geológicos direcionais e as conseqüências dos ciclos de Milankovitch determinaram um efeito extremamente importante dos indicadores de tempos (Fig. 3): diferenciação orgânica e evolução, isto é, especiação e divergência. Os eventos razoavelmente bem conhecidos para a escala de 20.000 a 100.000 anos durante o Quaternário, especialmente com respeito à ruptura das comunidades animais e vegetais, têm sido um fator permanente durante a história da Terra (veja acima), embora, possivelmente, de amplitude inferior durante o período pré-Quaternário e geralmente não reconhecido por causa da análise grosseira da maior parte dos registros paleontológicos (Bennett 1990, Terborgh 1992). Na medida em que o clima mudou, em resposta aos ciclos de Milankovitch, as comunidades dispersaram-se e novas comunidades desenvolveram-se sob condições ambientais alteradas. Distribuição de espécies, composição de comunidades locais e situações competitivas mudaram à medida que espécies se ajustaram a condições diferentes; novas adaptações acumularam-se sob um novo regime. Os ciclos de Milankovitch levaram à alternância cíclica entre continuidade de habitat (quando as distâncias distribucionais da espécie animal respectiva eram mais ou menos extensivas) e descontinuidade de habitat (quando as distâncias de espécies estreitamente adaptadas eram fragmentadas). Dessa maneira, variações cíclicas orbitais supriram as condições necessárias para que ocorressem a especiação geográfica (Mayr 1942, 1963) e a rápida divergência evolucionária em populações comparativamente restritas de animais e vegetais durante períodos de fragmentação dos habitats. Esses processos evolutivos são efeitos dos indicadores de tempos que colocam os processos ambientais abióticos cíclicos (analisados acima) num contexto direcional. Espécies animais e vegetais, uma vez diferenciadas em um dos fragmentos de habitat (refúgios), podem ter seguido a movimentação dos habitats durante os ciclos vegetacionais subsequentes, uma vez que as durações de espécies são usualmente mais longas do que os ciclos individuais de Milankovitch.

Durante sucessivos períodos climáticos secos do fim do Cenozóico (fim do Terciário-Quaternário), alguns dos maiores refúgios florestais da Amazônia situaram-se, provavelmente, em áreas correspondentes em torno de relevos pré-existentes (ao longo da base oriental dos Andes,

Manutenção da riqueza em espécies
(heterogeneidade de habitats)



Origem da riqueza em espécies
(especiação e divergência)



Ciclos de tempo

Indicadores de tempos

Fig. 3: Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia. Representação esquemática. À esquerda, ciclos de perturbação hierárquicos a partir de ciclos de quedas de árvores (1ª ordem) e ciclos fluviais (2ª ordem) a ciclos climáticos e paleoclimáticos (3ª ordem) ilustram os ciclos de tempo. Esses ciclos de perturbação contribuem para a manutenção da elevada riqueza tropical em espécies, através da geração de heterogeneidade de habitats. À direita, indicadores de tempos de genealogia ao longo de vias evolucionárias contingentes. Novas linhagens de espécies são geradas por ciclos paleoclimáticos vegetacionais (simbolizados por linhas pontilhadas concêntricas) que explicam a origem da elevada riqueza tropical em espécies. Veja o texto para pormenores adicionais.

ao redor das montanhas das Guianas — sul da Venezuela e aqueles do Brasil central). Isso pode ter levado a uma diferenciação adicional das populações dos refúgios, as quais, após terem iniciado o processo de diferenciação durante um primeiro ciclo, continuaram esse processo durante um ou mais dos períodos seguintes de isolamento geográfico ("efeito de ressonância", Vanzolini 1973) até que eventualmente atingiram *status* de espécie e foram capazes de dispersar-se através de regiões maiores da Amazônia. É óbvio que em muitos grupos de organismos as populações que passaram por diferenciação não atingiram *status* de espécie durante um ou dois dos ciclos de Milankovitch de rápida sucessão, mas somente através do efeito adicional de vários desses ciclos e que as espécies, uma vez formadas, sobreviveram a muitos ciclos climático-vegetacionais. O tempo necessário para o processo de especiação varia amplamente entre animais e vegetais, não levando em consideração fatores tais como o tamanho da população do refúgio ou a duração de um período particular de isolamento geográfico.

A teoria dos refúgios como foi proposta para a América tropical por Haffer (1969, 1974) e Vanzolini (1970, 1973; Vanzolini & Williams 1970) enfatiza a multiplicação, extinção e migração de espécies animais em pulsações, em resposta às mudanças climático-vegetacionais da Terra, antecipando, assim, diversos aspectos da hipótese de alteração por pulsação (Vrba 1985), que também se baseia no reconhecimento de alteração faunística por pulsações, quase simultaneamente através de diversos grupos de animais, e em previsível sincronia com mudanças no ambiente físico. Originalmente a teoria dos refúgios aplicada à biota das zonas tropical e temperada foi admitida como referindo-se apenas ao Pleistoceno. Entretanto, com o reconhecimento de que os ciclos de Milankovitch influenciaram o clima durante a maior parte da história da Terra, a teoria dos refúgios é aplicável à diferenciação biótica, especialmente no domínio terrestre, durante o Terciário e o Mesozóico.

3.2 Considerações recentes acerca da teoria dos refúgios da Amazônia

Populações vegetais e animais, ecologicamente especializadas, com reduzidas necessidades de habitat, que ficaram isoladas nos refúgios florestais e não-florestais durante fases climáticas adversas, tornaram-se extintas, sobreviveram sem muita alteração ou diferenciaram-se até nível taxionômico de subespécies ou espécies antes de entrar em contacto secundário, principalmente em áreas entre os refúgios, com populações da mesma espécie de outros refúgios durante uma fase sucessiva, favorável e ampla. Em vista de muitas evidências geocientíficas gerais e im-

portantes (revistas acima), diversos autores consideraram a teoria dos refúgios favoravelmente ao interpretar seus próprios resultados de pesquisas sistemáticas e biogeográficas nos neotrópicos, como por exemplo os colaboradores de várias obras recentes de múltipla autoria (Prance 1982, Prance & Lovejoy 1985, Whitmore & Prance 1987); veja também a discussão geral recente por Terborgh (1992) e a revisão dos refúgios florestais da planície tropical na África central por Colyn et al. (1991).

Desconsiderando a maioria das evidências geocientíficas, outros autores têm questionado a extensiva retração e possível fragmentação das florestas amazônicas durante períodos climáticos secos. Além disso eles deturparam certos aspectos do conceito de refúgio em suas revisões, dirigindo dessa maneira seus comentários a caricaturas distorcidas dessa teoria. Podemos citar os seguintes exemplos:

– Connor (1986) e Salo (1987) enfatizaram a "circularidade" do conceito de refúgio tendo os mesmos dados sido supostamente usados tanto na geração quanto na corroboração da hipótese. Na realidade, a sugestão original para a possível localização dos refúgios florestais na América tropical baseou-se no padrão de precipitação pluviométrica regional comum e em considerações do relevo superficial junto com outras evidências geocientíficas (Haffer 1969). Independentemente, os padrões de distribuição biótica sugeriram um conjunto de áreas nucleares (áreas de endemismo) para organismos florestais (Simpson & Haffer 1978). Uma comparação desses dois conjuntos de áreas, derivados independentemente, mostrou que eles são em grande parte, coincidentes, o que sugere que as mudanças climáticas e a formação de enclaves florestais foram, provavelmente, a causa dos padrões de distribuição e diferenciação considerados.

– Lynch (1988: 320) e Gentry (1989: 123) representaram o conceito de refúgio como referente a um único e geologicamente recente evento de vicariância. Na realidade, uma série de reversões climático-vegetacionais e eventos vicariantes associados, ocorridos durante o Pleistoceno (e o período Terciário precedente), serviram como hipótese para a causa da diferenciação de taxa.

– Diferenciação evolucionária complexa de faunas e eventos de especiação ocorreram durante o Terciário devidos a mudanças paleográficas e climáticas e antecederam os eventos de especiação do Pleistoceno (Simpson & Haffer 1978: 512, Haffer 1985: 137, 1987b: 147). Autor algum jamais afirmou (como Cracraft & Prum 1988: 603 criticaram) "... que a diversificação da biota neotropical é principalmente o resul-

tado de ... isolamento dentro de refúgios florestais Quaternários." O conceito de refúgios do Pleistoceno está relacionado, principalmente, com situação taxionômica inferior e padrões de diferenciação geologicamente recente, e em conseqüência, refere-se principalmente, ao capítulo mais recente na história da biota neotropical.

— Connor (1988: 1027) assegurou que eu havia proposto: "... os limites das distribuições de espécies existentes hoje na Amazônia estariam fora de áreas admitidas como tendo sido refúgios florestais durante o Pleistoceno". Entretanto, o que eu havia proposto era que zonas de contacto secundário entre subespécies bem diferenciadas e espécies parapátricas estão agrupadas, principalmente, em áreas entre os centros de endemismo (refúgios presumidos).

— A descoberta de Colinvaux (1987) de que a floresta na escarpa oriental dos Andes equatorianos, a uma altitude de 1.100m, durante o último período glacial era uma floresta úmida com elementos andinos é interessante, mas em vista da altitude da localização do exemplo, próximo a Mera, e de dados anteriores da Colômbia, deixa de ser surpreendente. Em virtude do elevado gradiente de temperatura vertical nas montanhas tropicais durante períodos glaciais, pode ter sido possível para os elementos da floresta andina subtropical existir em altitudes mesmo inferiores a 1.100m, durante períodos frios, quando, ao mesmo tempo, a floresta amazônica de terras baixas estava espalhada ao longo da base adjacente dos Andes, abaixo de 500m de altitude (onde se admite ter existido o refúgio da floresta Napo). Parece que as conclusões de Mera não podem ser tomadas diretamente como desmentindo (como afirmou Colinvaux) a previsão da hipótese de refúgios, de que uma extensiva floresta amazônica existiu na base oriental dos Andes equatorianos durante períodos climáticos áridos do Pleistoceno. Colinvaux (l.c.) sugeriu resfriamento ao invés de aridez, como sendo a resposta geral do clima na bacia amazônica à glaciação setentrional.

Cracraft & Prum (1988) enfatizaram o efeito das mudanças paleogeográficas do Terciário na explicação da origem de muitas espécies de pássaros neotropicais viventes e seus padrões de distribuição, embora tenham admitido (1988: 617): "A hipótese de refúgios permanece como explicação viável para os padrões de vicariância documentados" (em muitos grupos de pássaros florestais). Em vista de discussões anteriores (e.g. Simpson & Haffer 1978: 512) e de evidência mais recente para as oscilações climático-vegetacionais do pré-Pleistoceno (veja acima), considero-me incapaz de compreender a assertiva feita por Cracraft & Prum (1988: 616) de que "uma idade do Pleistoceno para a maioria dos taxa,

em nível de espécie, na biota amazônica ... é uma consequência lógica e componente crítico da hipótese dos refúgios." Visto que os ciclos de Milankovitch são agora admitidos como tendo operado igualmente (conduzindo à formação de refúgios) durante períodos do pré-Pleistoceno, tal argumento é inaceitável. A teoria dos refúgios refere-se a postulada origem de espécies em refúgios ecológicos independente da fase do período. Atualmente, técnicas moleculares, não são suficientemente refinadas para determinar a idade das linhagens de espécies viventes e distinguir entre a diferenciação do Pleistoceno e pré-Pleistoceno. Räsänen et al. (1987) sugeriram inundação regional temporária das porções centrais das bacias sub-andinas na Amazônia superior, que presumivelmente isolou populações animais nas áreas intercalares de terras altas (arcos geológicos), na parte oriental do Equador e do Peru, durante vários períodos geológicos.

Entre os autores recentes, partidários da teoria fluvial como uma interpretação da diferenciação regional da biota amazônica, estão Hershkovitz (1969, 1977), Salo (1987) e Capparella (1988). Segundo essa interpretação, populações animais e vegetais na Amazônia separaram-se pelo desenvolvimento do sistema fluvial, os leitos dos rios e suas várzeas atuando como barreiras à dispersão. O efeito das alterações fluviodinâmicas sobre o processo de especiação em vertebrados ainda não está resolvido. Muitas populações separadas por rios largos são, naturalmente, bem diferenciadas. Entretanto essas diferenças genético-morfológicas conspícuas de populações de pássaros e mamíferos, frequentemente desaparecem de forma clinal próximo às regiões das nascentes, onde as populações respectivas são largamente contínuas, uma vez que os rios são estreitos e deixam de ser barreiras. Os autores que dão ênfase ao modelo de especiação fluvial usualmente não discutem diversas dificuldades com esse modelo, tais como, por exemplo, a falta de isolamento geográfico de populações nas regiões de nascentes de rios; a transferência freqüente de uma extensiva porção de terra para o lado oposto de um rio cada vez que uma alça de meandro é interrompida (dessa maneira, mesmo organismos de dispersão reduzidas são rotineiramente "transportados" passivamente, inclusive através de rios caudalosos); a ocorrência de numerosas zonas de contacto entre subespécies e espécies de pássaros na Amazônia, em regiões florestais de terra firme ecologicamente uniformes (seus sítios, em muitos casos, não estão relacionados com rios grandes); o problema de especiação em pássaros de dossel de vôo vigoroso que facilmente atravessam rios largos; e a diferenciação de espécies que habitam zonas de vegetação criadas por rios. Em geral, parece que os rios são superestimados como barreiras à dis-

persão de animais sedentários (os quais podem ultrapassar uma barreira fluvial na região da cabeceira, atravessar o rio em algum tipo de balsa, ou ser transportados passivamente ao outro lado do rio quando uma alça de meandro for interrompida).

A teoria do refúgio fluvial combina aspectos da teoria fluvial com a de refúgios de diferenciação faunística. Populações animais têm sido presumivelmente isoladas em "semi-refúgios" separados por uma combinação de rios amplos (acrescidos de suas várzeas) e por extenso terreno ecologicamente impróprio nas regiões das cabeceiras que perderam as florestas em períodos climáticos secos. Se essa interpretação fosse examinada segundo a teoria fluvial, para cujo modelo as mudanças climático-vegetacionais da Amazônia não são decisivas, o argumento ficaria confuso.

A parte central do vale amazônico foi convertida numa região de extensivas lagoas e lagos, quando o nível do mar elevou-se a 50m acima do nível oceânico corrente durante os períodos interglaciais do Pleistoceno. A sugestão recente de que toda a Amazônia central foi ocupada por um grande lago, cujo nível elevou-se a cerca de 200m acima do nível oceânico atual, durante o fim do Quaternário (Frailey et al. 1988), permanece especulativa até que diversas dificuldades desse modelo sejam resolvidas: o mesmo estrato sedimentário no sudoeste da Amazônia, que Frailey et al. (l.c.) interpretaram como depósitos lacustres, são considerados indicativos de um ambiente fluvial por Räsänen et al. (1987). Ademais, a natureza da suposta zona de barreira, próxima à desembocadura do rio Amazonas, capaz de reter o "Lago Amazonas" a um nível de superfície cerca de 200m acima do nível oceânico presente é inteiramente desconhecida.

3.3 Conceituação da teoria dos refúgios na Amazônia

Durante a primeira metade deste século não havia modelos unificados para o estudo da paisagem amazônica e sua biota. Presume-se que a vasta bacia sedimentária da Amazônia tenha sido preenchida gradualmente, durante os últimos estágios de sua longa história geológica, com sedimentos límnicos, fluviais e continentais dos períodos Terciário e Quaternário (Harrington 1962). Supõe-se que a região toda tenha sido pouco afetada por flutuações climático-vegetacionais que influenciaram latitudes superiores do mundo durante os últimos dez milhões de anos (Terciário e Quaternário). Implicitamente, a idade, os padrões de adaptações e distribuição de organismos da Amazônia e da biota tropical foram admitidos geralmente como tendo se originado durante o curso

do período Terciário e, em qualquer caso, foram imaginados como sendo muito mais velhos do que aqueles das floras e faunas das zonas temperadas do norte e do sul. Agentes de diferenciação biótica sugeridos foram mudanças paleogeográficas na distribuição de terra e mar, bem como o desenvolvimento do sistema fluvial amazônico.

A proposta da teoria dos refúgios para a América tropical (Haffer 1967a, 1969, 1974; Vanzolini 1970, 1973; Vanzolini & Williams 1970; Müller 1973) desafiou várias posições anteriores defendidas por muitos pesquisadores a respeito de uma admitida estabilidade ambiental dos trópicos e uma supostamente velha idade geológica da maioria ou de todas as espécies da fauna amazônica. Em atenção a pedidos, incluo aqui alguns comentários acerca das considerações que me levaram a propor o conceito de refúgio 25 anos atrás. Comecei a aplicar esse modelo à biota tropical americana durante meados da década de 60, baseado nos resultados de pesquisas geológicas e ornitológicas de campo em viagens que fiz na Colômbia, Venezuela, Peru e Bolívia entre 1957 e 1967. Minha formação como geólogo e paleontólogo foi obtida na Alemanha. Ao mesmo tempo, tornei-me um ornitólogo amador. Acompanhara a literatura sobre a história do Pleistoceno da biota Paleártica e de diversas zonas de contacto de taxa intimamente relacionados de pássaros no norte da Alemanha, onde se hibridam como subespécies (e.g. *Corvus c. corone* / *C. c. cornix*) ou se excluem geograficamente como espécies sem hibridação, na estreita zona de sobreposição (e.g. *Luscinia luscinia* / *L. megarhynchos*). Em 1957 aceitei o oferecimento de uma companhia internacional de petróleo para conduzir pesquisas geológicas de campo na Colômbia, o que me daria a oportunidade de tornar-me familiarizado com uma fauna tropical. Durante diversos anos de pesquisas geológicas de campo, em lombo de mula e em canoas nas florestas e savanas das terras baixas tropicais da Colômbia, estudei os estratos geológicos e sua história estrutural durante o período Terciário, quando se originaram os Andes setentrionais. Ao mesmo tempo coletei espécimes de pássaros numa base seletiva, concentrando-me naquelas espécies que apresentavam certos problemas taxionômicos ou biogeográficos, como ficou determinado através de estudos em literatura relevante.

De maneira geral, esperava encontrar certa congruência de direção e extensão das estruturas geológicas (e.g. zonas de elevação e sedimentação) com as características biogeográficas mapeadas nessa região, porque admiti uma idade comparável das estruturas geológicas e dos padrões biogeográficos. Em outras palavras, esperava ser capaz de correlacionar, de maneira aproximada, as séries de distribuição de espécies de pássaros florestais e a localização das zonas de contacto entre subespé-

cies e espécies representativas no noroeste da Colômbia com certas características geológicas naquela região. Entretanto, isso era apenas parte do problema. Como exemplo, as estruturas geológicas levantadas no Terciário, ao longo de ambos os lados do Vale Atrato inferior, no noroeste da Colômbia, continuam sem qualquer interrupção geológica até o leste do Panamá; tais estruturas são cobertas em ambas regiões com um manto de florestas tropicais. Por outro lado, certo número de taxa de pássaros intimamente relacionados, mas com diferenças pronunciadas, habitam as florestas ao longo das partes panamenhas e colombianas dessas cadeias de montanhas. A noroeste da Colômbia e próximo à fronteira do Panamá, esses pássaros diferentes excluem-se mutuamente, de maneira abrupta, ao longo de zonas de contacto nítidas que representam zonas principais de descontinuidade biogeográfica (Haffer 1967a,b) e que cruzam as estruturas geológicas em ângulo reto.

Essa situação de formas geológicas uniformemente florestadas e estruturalmente contínuas sendo ocupadas, nas porções panamenhas e colombianas, por membros de diferentes faunas florestais não permitiu estabelecer-se a correlação da origem das estruturas geológicas (do período Terciário) com o desenvolvimento dos padrões de distribuição desses pássaros representativos. Por outro lado, indicações para flutuações climático-vegetacionais durante o Quaternário na Colômbia (como se divulgava com base em estudos de paleopólen por T. van der Hammen dos Serviços Geológicos de Bogotá, Colômbia, durante os anos 60) parecem fornecer uma resposta ao problema da origem de alguns dos padrões biogeográficos de distribuição e diferenciação de aves a nível de subespécies e espécies, em particular as razoavelmente numerosas zonas secundárias de contacto de bandos de pássaros no noroeste da Colômbia. Esse conjunto de zonas de contacto localiza-se entre dois centros de endemismo de fauna, respectivamente na América Central e na região de Chocó, no oeste da Colômbia (Haffer 1967a, b). Possivelmente, florestas abertas ou mesmo vegetação não-florestal substituíram, repetidamente, as atuais florestas semi-sempre-verdes nas regiões de terras baixas do noroeste da Colômbia e do leste do Panamá durante diversas fases climáticas secas do Pleistoceno, isto é, durante os últimos dois milhões de anos (e após a formação das estruturas geológicas nessa região), quando florestas úmidas de terras baixas retraíram-se para áreas de precipitação particularmente elevada, tais como ao redor das cadeias de mais altas montanhas na Meso-América e na região de Chocó, do oeste da Colômbia.

Dessa forma, uma fauna de floresta densa na Meso-América pode ter sido separada repetidamente de uma fauna florestal do oeste da

Colômbia, levando à diferenciação de certo número de subespécies e espécies componentes durante períodos de isolamento geográfico. Presumivelmente, florestas separadas reuniram-se, formando novamente uma zona de floresta contínua desde a região de Chocó, através das terras baixas do noroeste colombiano, até a Meso-América, durante fases climáticas úmidas tais como no presente. Sob esse modelo, os pássaros florestais endêmicos representativos da América Central e oeste colombiano seguiram sua expansiva zona de habitat e reuniram-se no noroeste da Colômbia, ao longo das zonas de contacto, como estão mapeadas hoje. Considero esta uma interpretação plausível, embora não existam dados palinológicos do Quaternário da própria região do Rio Atrato inferior disponíveis para corroborar esse modelo (mas apenas de outras partes do norte e leste colombiano). A fim de testar a validade regional dessa hipótese relativa às mudanças climático-vegetacionais e seus efeitos biogeográficos na América tropical, apliquei esse modelo, numa etapa seguinte, para a Amazônia e sua avifauna. Os componentes básicos do modelo amazônico (Haffer 1969) foram: (a) zonas de altas precipitações pluviométricas na parte central da América do Sul, como é determinado, pelo menos em parte, pelo relevo superficial (e.g. próximo à base oriental dos Andes, ao redor das chapadas do sul da Venezuela, à base nordeste das montanhas no interior das Guianas e ao longo da base norte das chapadas do Brasil central), bem como (b) os resultados de observações geomorfológicas, por diversos autores, no sul da Venezuela, Amazônia inferior, Brasil central e leste do Peru, indicando de um modo geral, e, provavelmente, que durante o Quaternário, condições climáticas mais secas do que as atuais prevaleceram repetidamente sobre grandes partes da Amazônia. Estudos palinológicos do norte da América do Sul (T. van der Hammen e colaboradores) também revelaram repetidas alterações vegetacionais sobre certas áreas durante o Quaternário. As interessantes considerações feitas por Vanzolini (1967) e Vanzolini & Ab'Saber (1968), quanto ao provável efeito de tais flutuações climático-vegetacionais sobre as faunas da Amazônia e do sudeste brasileiro, respectivamente, estimularam meus próprios estudos biogeográficos de diversos grupos de pássaros amazônicos, em particular o mapeamento de regiões onde espécies endêmicas com distribuição restrita de grupos em "áreas de endemismo" (áreas nucleares ou centros de distribuição) e de zonas de contacto secundário entre pares de membros de espécies e subespécies que são encontrados, principalmente, em regiões entre as áreas de endemismo. Uma comparação dos dois conjuntos, derivados independentemente, de áreas na Amazônia (de alta precipitação pluviométrica e de endemismo de espécies), mostrou que são em grande parte, coincidentes, o que sugeriu que as mudanças cli-

máticas e a formação de presumíveis regiões florestais isoladas (refúgios), foram provavelmente, a causa dos padrões de distribuição e diferenciação de aves observados (Haffer 1969, 1974). Independentemente e ao mesmo tempo, Vanzolini (1970, 1973; Vanzolini & Williams 1970) chegaram a conclusões idênticas a respeito do significado biogeográfico das flutuações climático-vegetacionais na América tropical, usando materiais e métodos diferentes. Esses herpetólogos encontraram áreas nucleares de expressão uniforme de caracteres no lagarto *Anolis chrysolepis*, separadas por regiões onde variação complexa dos caracteres sugere hibridação e introgressão ao longo de zonas de contacto secundário.

4. Riqueza em espécies de pássaros na Amazônia

Estudiosos da diversidade biológica nos trópicos reconhecem as seguintes questões e problemas relacionados: (1) Quais são os padrões regionais de variação na riqueza em espécies? Aspectos geográficos da riqueza em espécies. (2) Como "funcionam" as comunidades tropicais ricas em espécies? Esta questão refere-se a aspectos ecológicos da riqueza em espécies, em particular aos mecanismos de coexistência de numerosas espécies, isto é, à manutenção da elevada riqueza tropical em espécies. (3) Por que os números de espécies são tão mais elevados nas faunas tropicais quando comparados aos das faunas de zona temperada? Aspectos histórico-evolucionários da riqueza em espécies: a origem da elevada riqueza tropical em espécies.

4.1 Aspectos geográficos regionais

A riqueza local em espécies de pássaros que envolve todos os tipos de floresta é bastante alta no extremo oeste da Amazônia (superior a 500 espécies) e declina com o aumento da distância dos Andes (Haffer 1990). Riqueza muito elevada (400-500 espécies) caracteriza avifaunas locais das florestas que se estendem da Amazônia superior em direção ao extremo leste, nas regiões montanhosas ao norte e sul da parte central do vale amazônico (onde a riqueza em espécies é um pouco reduzida, ocorrendo menos de 400 espécies em sítios separados). Esse padrão regional geográfico pode refletir a situação ecológica global de solos pobres em nutrientes na região da Amazônia central, cercada ao norte, sul e oeste por extensivos distritos compostos por áreas colinosas a montanhosas. Aqui os solos são um pouco mais ricos em nutrientes, podendo presumir-se, então, que mantenham faunas e floras correspondentemente mais ricas, especialmente no extremo oeste próximo aos

Andes, onde magníficas florestas de várzeas sobre ricos solos aluviais são muito difundidas. Florestas da Amazônia superior geralmente exibem a flora e a fauna mais diferenciadas do mundo (Gentry 1988). Os dados de pássaros são comparáveis aos dos padrões geográficos de riqueza de espécies em árvores, borboletas, répteis e anfíbios.

Um número razoavelmente grande de espécies endêmicas de pássaros habita pequenas áreas geográficas, seus centros de origem agrupam-se em diversas, ao invés de reduzidas, regiões da Amazônia (áreas de endemismo designadas por Haffer, 1969: Napo, Inambarí, Imerí, Rondônia, Guiana e Belém). Enquanto as considerações ecológicas do meio ambiente amazônico atual podem explicar os padrões regionais da riqueza em espécies de aves, as espécies de pássaros caracterizando as áreas de endemismo podem ter se originado devido às vicissitudes da história geológica da região amazônica durante o Cenozóico (Terciário-Quaternário) e antes.

4.2 Manutenção da riqueza em espécies

A complexa estrutura da floresta pluvial e a enorme diversidade de espécies vegetais sob um clima tropical permitem a coexistência de grande número de espécies animais nos sítios florestais locais, através de reduzida especialização ecológica. Além disso, a dinâmica da fase lacunar e a dinâmica fluvial geram continuamente heterogeneidade de habitat em larga escala (veja acima). Dessa maneira esses ciclos de perturbação contribuem efetivamente para a manutenção da riqueza em espécies tropicais. Muitas espécies animais que habitam a floresta pluvial são amplamente distribuídas, geográfica e ecológicamente, ocupando uma variedade de habitats, ao passo que outras espécies são mais especializadas ecológicamente e ocorrem apenas em certas manchas de microhabitat, tais como, por exemplo, na copa de um emaranhado de trepadeira, em sítios de clareiras ou em faixas de determinada vegetação ao longo de cursos d'água florestais. A dinâmica da fase lacunar pode suprir suficiente separação espacial no caso de populações de pequenos invertebrados para que ocorra diferenciação de subespécies ou espécies. Esse, entretanto, não é o caso de animais vertebrados. Muitos destes são especificamente adaptados à ocorrência de mancha de seus habitats particulares na floresta pluvial ou áreas de savanas. Portanto, a dinâmica da fase lacunar não pode ser considerada como fator causal para a origem da alta diversidade de espécies, na fauna amazônica de vertebrados. O papel da dinâmica fluvial como fator para a separação espacial de populações e ulterior especiação parece óbvio no caso de grupos invertebrados que habitam o interior de florestas pluviais, porém é menos certo

em relação a animais vertebrados; esses últimos estando freqüentemente em amplo contacto nas regiões de cabeceiras, onde os rios deixam de ser barreiras (veja considerações acima).

4.3 Origem da riqueza em espécies

A origem da elevada diversidade de espécies nos trópicos está provavelmente ligada aos ciclos de distúrbios causados pelos processos de Milankovitch através da história da Terra. A fragmentação do habitat e do centro de origem de animais florestais e não-florestais durante ciclos climático-vegetacionais sucessivos conduziram á diferenciação de subespécies e espécies em refúgios durante períodos de isolamento geográfico. A teoria dos refúgios ressalta a diferenciação de faunas tropicais e extra-tropicais por surtos dirigidos por eventos de vicariância ambiental cíclica. Os ciclos de Milankovitch atuaram como eficiente "bomba de especiação", impulsionando os mecanismos de evolução orgânica. Todavia, muitas espécies também se tornaram extintas em "armadilhas de espécies" quando seus habitats retraíram-se a menos de certo tamanho mínimo, durante períodos ecologicamente desfavoráveis. Outras espécies permaneceram indiferenciadas. O balanço do efeito dos mecanismos atuando como "bombas de espécies" e "armadilhas de espécies", respectivamente, determinou se a diversidade de espécies de um grupo de animais que habitam uma dada região aumentou ou diminuiu durante um determinado período geológico. É provável que em muitos casos a extinção crescente e a geração de espécies tenham se compensado mutuamente e a diversidade de espécies tenha permanecido mais ou menos inalterada, não obstante a alta reposição faunística. O efeito das oscilações de Milankovitch também incluiu, naturalmente, (1) flutuações de temperatura durante o Pleistoceno em montanhas tropicais, conduzindo à disjunção alternada e à continuidade de centros de origem animal, através de deslocamento vertical de suas respectivas zonas de habitat e (2) flutuações no nível do mar em regiões costeiras dos continentes, conduzindo à separação temporária e reunião de certas ilhas e suas faunas.

Além do efeito das oscilações de Milankovitch, durante a história geológica da Terra, outros processos causaram a formação de barreiras para diferentes grupos de animais, iniciando assim a especiação. São eles: (1) mudanças paleogeográficas na distribuição de terra e mar que ocorreram mais irregularmente e em marcha mais vagarosa do que os ciclos de Milankovitch; (2) mudanças climáticas ao longo do lado a sotavento de cadeias de montanhas crescentes causaram mudanças vegetacionais numa escala razoavelmente local; (3) separação e deriva

continental seguindo uma seqüência hierárquica de eventos de vicariância, através da formação de barreiras oceânicas mais ou menos permanentes; só raramente essas barreiras desapareceram de novo graças à colisão continental (e.g. Índia e Ásia no Eoceno) ou ao desenvolvimento de uma conexão vulcânica como a ponte de terra na Meso-América religando secundariamente as Américas do Norte e do Sul no fim do Plioceno (cerca de 3 milhões de anos atrás); (4) erosão continuada de cadeias de montanhas e terras rasas, como os montes testemunhos (*tepuis*) da região de fronteira entre Venezuela e Brasil (tratadas acima). Esses processos geológicos todavia, são todos mais ou menos especiais no sentido de ser improvável sua reversão numa época posterior. Para ser eficaz, a evolução através de especiação alopátrica requer um mecanismo impulsionante previsivelmente reversível, da ordem de dezenas ou centenas de milhares de anos consistentes com as taxas de diversificação biológica. Os ciclos de Milankovitch suprem exatamente tal mecanismo. Além disso, a transição entre florestas e savanas opera aparentemente no princípio limiar, de sorte que uma pequena mudança nas condições climáticas pode resultar numa alteração maior na distribuição desses tipos de vegetação, impulsionando, assim, um mecanismo de vicariância maior. Processos climáticos repousam, provavelmente, na raiz de boa parte da especiação que ocorreu em tempo geológico, especialmente no domínio terrestre nos continentes e, possivelmente, também nas camadas marinhas superficiais.

Um fator adicional responsável pela origem da elevada riqueza tropical em espécies é a área de ambientes tropicais consideravelmente maior do que a extra-tropical, em conjunção com a simetria climática de ambos os lados do equador (Terborgh 1973, 1992), veja fig.4. A área entre sucessivos graus de latitude é maior próxima ao equador, onde os trópicos formam uma faixa contínua, nos hemisférios norte e sul, visto que as zonas temperadas do norte e do sul estão separadas por milhares de quilômetros. Além disso, a temperatura média anual varia pouco com a latitude nas proximidades do equador até 25° de latitude (onde o gradiente de temperatura global diminui sensivelmente). Por essas razões geográficas, os trópicos formam uma região contínua enorme em ambos os lados do equador através de vastas áreas de terra firme. Como Terborgh (1992: 150) destacou: "Aqui nós temos um caráter temporariamente invariável da geografia da Terra que prevê maiores oportunidades para a especiação alopátrica ao redor do equador do que em latitudes maiores. Além disso, as taxas de extinção nos trópicos deveriam ser inferiores porque áreas muito grandes tendem a manter grandes populações que são menos vulneráveis à extinção do que populações pequenas." Como uma das conseqüências dos fatores geográficos acima, flutuações cli-

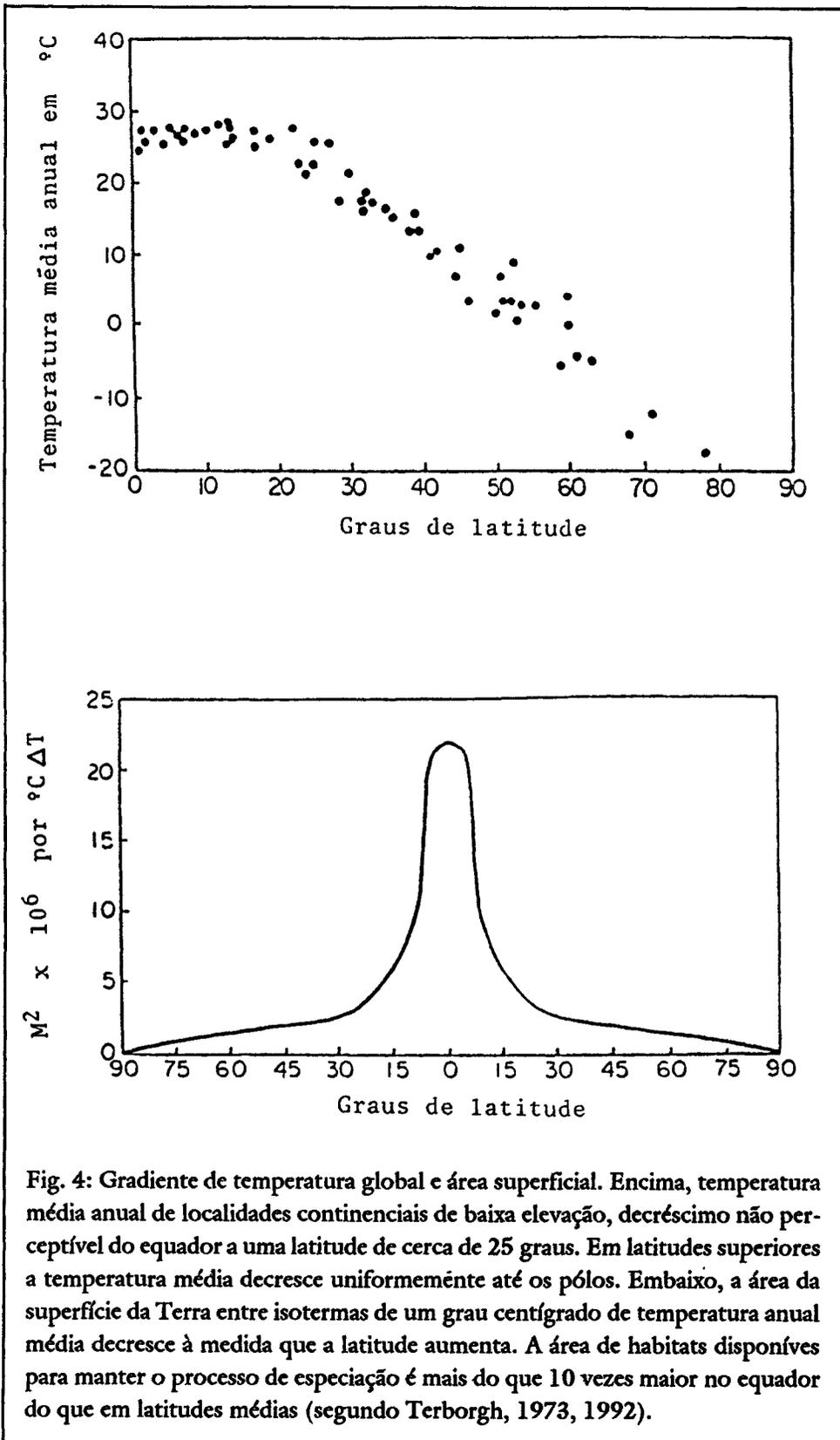


Fig. 4: Gradiente de temperatura global e área superficial. Encima, temperatura média anual de localidades contineciais de baixa elevação, decréscimo não perceptível do equador a uma latitude de cerca de 25 graus. Em latitudes superiores a temperatura média decresce uniformemente até os pólos. Embaixo, a área da superfície da Terra entre isotermas de um grau centígrado de temperatura anual média decresce à medida que a latitude aumenta. A área de habitats disponíveis para manter o processo de especiação é mais do que 10 vezes maior no equador do que em latitudes médias (segundo Terborgh, 1973, 1992).

mático-vegetacionais globais geram mais fragmentos de habitats isolados (refúgios) durante cada uma das muitas reversões nos trópicos do que nas zonas temperadas. Gerando um maior número de populações isoladas (e, portanto, na média, mais espécies novas) por unidade de tempo geológico, a evolução como fenômeno de indicador de tempo, processou-se mais rapidamente e mais efetivamente nos trópicos do que em latitudes maiores, embora o mecanismo de especiação, por si, é claro, tenha sempre se verificado de maneira idêntica nas faunas tropical e extra-tropical do mundo.

5. Observações finais

Depois de examinar dados da Amazônia, indicativos de alterações vegetacionais em passado geológico recente, podemos formular a questão: "Quais são as diferenças entre os desmatamentos de hoje nos trópicos e o presumido desaparecimento de densa vegetação em certas áreas durante períodos climáticos secos do passado?" Entre muitas eu vejo as seguintes diferenças: (1) o desflorestamento, ao contrário da formação de refúgios no passado geológico, não está estritamente relacionado a gradientes climáticos, de sorte que é mais provável que o impacto seja de um tipo qualitativamente diferente; (2) o desflorestamento não é meramente uma retração como no passado, quando deixava refúgios extensivos intactos, mas um processo que conduz à fragmentação desastrosa da paisagem inteira, numa escala geográfica pequena, com a extinção processando-se muito rapidamente em pequenas manchas isoladas de habitat; (3) o desflorestamento é também mais completo em grandes áreas dos trópicos do que no passado, quando florestas secas abertas e não savanas podem ter substituído florestas úmidas em grandes áreas e, (4) o desflorestamento ocorre mais rapidamente ("bruscamente" em linguagem geológica) sem nenhuma chance para o solo e a paisagem ajustarem-se. Todos os países tropicais estão fazendo esforços para preservar o máximo possível da riqueza em espécies tropicais criando reservas florestais e parques nacionais. Espera-se que as reservas sejam projetadas de tal maneira que, do ponto de vista biológico, áreas com importância biogeográfica particular sejam tratadas com prioridade: (1) áreas com riqueza máxima em espécies, (2) áreas onde se agrupam espécies localizadas (endêmicas), e, (3) áreas onde membros de pares de espécies e subespécies estejam em contacto secundário. Alguns desses aspectos biogeográficos foram considerados acima com respeito à avifauna da Amazônia. Espera-se que parte dos aspectos da fauna amazônica sejam preservados, não importando a interpretação de sua origem e história.

6. Agradecimentos

Agradeço ao professor C. Pavan e à Fundação Memorial da América Latina, de São Paulo, pelo convite para participar da "Conferência Amazônica", realizada em São Paulo entre os dias 25 e 27 de março de 1992, onde apresentei este trabalho. Sou também grato pela oportunidade dos debates com o Dr. John Terborgh, Durham (Carolina do Norte, EUA) sobre vários aspectos das riquezas em espécies tropicais. O Dr. A. Hoppe (Friburgo, Alemanha) enviou-me, gentilmente, cópias de diversos estudos geológicos de depósitos plácemes na Amazônia.

7. Sumário

Ciclos de distúrbio ambiental, afetando a vegetação da floresta pluvial, incluem dinâmica de curto prazo e de fase lacunar localizada, dinâmica fluvial e ciclos crescentes de longo prazo climático-vegetacionais regionais e ciclos tectônicos. Esses ciclos hierárquicos de distúrbio representam ciclos correntes de regeneração da floresta pluvial. São cíclicos no sentido de uma seqüência repetitiva de alterações. Todos os estágios dos ciclos de distúrbio são transitórios, isto é, nenhum representa uma fase "inicial" ou "final". Assim, esses processos são exemplos de ciclos de tempo sem um componente de direção. A dinâmica da fase lacunar de curto prazo e a dinâmica fluvial contribuem, efetivamente, para a heterogeneidade ambiental necessária à manutenção da elevada riqueza em espécies da Amazônia.

Flutuações climático-vegetacionais de longo prazo têm conduzido à fragmentações cíclicas de habitat em larga escala e à formação de refúgios ecológicos durante a maior parte da história da Terra. Essas flutuações foram causadas por ciclos astronômicos de Milankovitch, com periodicidades de 20.000 a 100.000 anos, isto é, consistentes com as taxas de diversificação biológica. Os ciclos de Milankovitch provisionam evolução através de especiação alopátrica, com um mecanismo impulsor reversível, previsível, que operou como "máquina de especiação" ou "bomba de espécies", dignas de confiança, durante a maior parte da história geológica da Terra.

A área de ambientes tropicais consideravelmente maior do que a de extratropicais, em conjunção com a simetria climática de lado a lado do equador, explica o fato de que mais espécies originaram-se nos trópicos por unidade de tempo geológico. Nesse sentido a evolução ocor-

reu mais rápida nos trópicos, embora o mecanismo de especiação em si tenha operado de maneira idêntica.

Organismos e espécies seguiram os indicadores de tempos de genealogia ao longo das vias evolucionárias contingentes, impulsionadas por processos ambientais abióticos. A diferenciação evolucionária coloca esses processos ambientais cíclicos num contexto direcional.

8. Referências bibliográficas

- Ab'Saber, A.N. 1982. The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia, p. 41 – 59, in: *Biological Diversification in the Tropics* (ed. Prance, G.T.). Columbia Univ. Press, New York.
- Absy, M.L., Cleef, A., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Sifeddine, A., Ferreira da Silva, M., Soubies, F., Suguió, K., Turcq, B. & Van der Hammen, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol. 312, Serie II, p. 673 – 678.
- Bartlein, P.J. & Prentice, I.C. 1989. Orbital variations, climate and paleoecology. *Trends in Ecology and Evolution (Tree)* 4: 195 – 199.
- Bennett, K.D. 1990. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology* 16: 11 – 21.
- Berger, A., Loutre, M.F. & Dehant, V. 1989. Pre-Quaternary Milankovitch frequencies. *Nature* 342: 133.
- Bettencourt, J.S., Muzzolon, R., Payolla, B.L., Dall'Igna, L.G. & Pinho, O.G. 1988. Depósitos estaníferos secundários de região central de Rondônia, p. 217 – 241; in: *Principais Depósitos Minerais do Brasil*, vol. 3. Brasília.
- Bibus, E. 1983. Die klimamorphologische Bedeutung von stone-lines und decksedimenten in mehrgliedrigen Bodenprofilen Brasiliensis. *Z. Geomorph. N.F., Suppl.* – Band 48: 79 – 98.
- Bigarella, J.J. & Ferreira, A.M.M. 1985. Amazonian geology and the Pleistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates, p. 49 – 71, in: *Amazonia. Key Environments* (eds. Prance, G.T. & Lovejoy, T.E.). Pergamon Press, Oxford.
- Capparella, A.P. 1988. Genetic variation in neotropical birds: implications for the speciation process. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith. (Ottawa 1986)*, vol. II: 1658 – 1664.
- Colinvaux, P. 1987. Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quat. Sci. Rev.* 6: 93 – 114.
- Colyn, M., Gautier-Hion, A. & Verheyen, W. 1991. A re-appraisal of palaeoenvironmental history in central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. *J. Biogeogr.* 18: 403 – 407.

- Connor, E.F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends in Evolution and Ecology (Tree)* 1: 165 – 168.
- Connor, E.F. 1988. Digital representation in the analysis of biogeographic data. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith. (Ottawa 1986)*: 1019 – 1029.
- Cracraft, J. & Prum, R.O. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42: 603 – 620.
- Delcourt, H.R., Delcourt, P.A. & Webb, T., III 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 1: 153 – 175.
- Di Castri, F. & Hedley, M. 1988. Enhancing the credibility of ecology: interacting along and across hierarchical scales. *GeoJournal* 17: 5 – 35.
- Eden, M.J., McGregor, D.F.M. & Morelo, J.A. 1982. Geomorphology of the middle Caquetá basin of eastern Colombia. *Z. Geomorph. N.F.* 26: 343 – 364.
- Emmerich, K.H. 1988. Relief, Böden und vegetation in Zentral und Nordwest-Brasilien unter besonderer Berücksichtigung der känozoischen Landschaftsentwicklung. *Frankfurter Geowiss. Arbeiten, Ser. D (Phys. Geogr.)* 8, 218p.
- Fischer, A.G. 1981. Climatic oscillations in the biosphere, p. 103 – 131; in: *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time* (ed. Nitecki, M.H.); Academic Press, New York.
- Frailey, C.D., Lavinia, E.L., Rancy, A. & Pereira de Souza, J. 1988. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica* 18: 119 – 143.
- Gentry, A.H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 156 – 159.
- Gentry, A.H. 1989. Speciation in tropical forests, p.113 - 134, in: *Tropical Forests. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity* (eds. Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C. and Balslev, H.). Academic Press, London.
- Goldammer, J.G. & Seibert, B. 1989. Natural rainforests fires in eastern Borneo during the Pleistocene and Holocene. *Naturwiss.* 76: 518 – 520.
- Gould, S.J. 1987. *Time's Arrow and Time's Cycles. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time.* Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- Haffer, J. 1967a. Speciation of Colombian forest birds west of the Andes. *Amer. Mus. Novitates* 2294, 57 p.
- Haffer, J. 1967b. Some allopatric species pairs of birds in northwestern Colombia. *Auk* 84: 343 – 365.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131 – 137.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttall Ornith. Club* 14, 390 p.

- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornith. Monogr.* 36: 113 – 146.
- Haffer, J. 1987a. Quaternary history of Tropical America, p. 1 – 18; in: *Biogeography and Quaternary History in Tropical America* (eds. Whitmore, T.C. and Prance, G.T.), Clarendon Press, Oxford.
- Haffer, J. 1987b. Biogeography of Neotropical birds, p.105 – 150; in *Biogeography and Quaternary History of Tropical America*. (eds. Whitmore, T.C. and Prance, G.T.), Clarendon Press, Oxford.
- Haffer, J. 1990. Avian species richness in tropical South America. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25: 157 – 183.
- Haffer, J. 1991. Mosaic distribution patterns of neotropical forest birds and underlying cyclic disturbance processes, p. 83 – 105; in: *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems* (ed. H. Remmert), *Ecological Studies* 85; Springer, Berlin.
- Harrington, H.J. 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 46: 1773 – 1814.
- Hartshorne, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics, p. 617 – 638, in: *Tropical Trees as Living Systems* (eds. Tomlinson, P.B. and Zimmermann, M.H.), Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hartshorne, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suppl.): 23 – 30.
- Herbert, T.D. & Fischer, A.G. 1986. Milankovitch climatic origin of mid-Cretaceous black shale rhythms in central Italy. *Nature* 321: 739 – 743.
- Hershkovitz, P. 1969. The Recent mammals of the Neotropical Region: a zoogeographic and ecological review. *Quart. Rev. Biol.* 44: 1 – 70.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*, vol. 1. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Hoppe, A. & Schobbinghaus, C. 1991. Geologie und Bodenschätze Amazoniens. *Zentralbl. Geol. Pal. Teil 1* p. 1787 – 1837.
- Jornaux, A. 1975. Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. *Bull. Centre Géomorph. Caen (CNRS)* 20, 67p.
- Kronberg, B.I., Benchimol, R.E. & Bird, M.I. 1991. Geochemistry of Acre Subbasin sediments: Window on Ice-Age Amazonia. *Interciencia* 16: 138 – 141.
- Levinton, J. 1988. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Livingstone, D.A. 1980. History of the tropical rainforest. *Paleobiology* 6: 243 – 244.
- Lynch, J.D. 1988. Refugia, p. 311 – 342; in: *Analytical Biogeography* (eds. Myers, A.A. and Giller, P.S.). Chapman & Hall, London.

- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Meave, J., Kellman, M., MacDougall, A. & Rosales, J. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecology and Biogeography letters* 1: 69 – 76.
- Müller, P. 1973. The Dispersal Centers of Terrestrial Vertebrates in the Neotropical Realm. *Biogeographica* 2. Junk, The Hague.
- Olsen, P.E. 1986. A 40-million-year lake record of early Mesozoic orbital climatic forcing. *Science* 234: 842 – 848.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J. & Collins, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129 – 136.
- Prance, G.T. (ed.) 1982. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (eds.) 1985. *Amazonia. Key Environments*. Pergamon Press, Oxford.
- Räsänen, M.E., Salo, J.S. & Kalliola, R.J. 1987. Fluvial perturbation in the western Amazon basin: Regulation by longterm sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398 – 1401.
- Saldarriaga, J.G. & West, D.C. 1986. Holocene fires in the northern Amazon basin. *Quat. Research* 26: 358 – 366.
- Saló, J. 1987. Pleistocene refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. *Ann. Zool. Fenici* 24: 203 – 211.
- Saló, J. & Kalliola, R.J. 1989. River dynamics and natural forest regeneration in Peruvian Amazonia, in: *Rainforest Regeneration and Management* (ed. Jeffers, J.), MAB (UNESCO), Book ser., UNESCO and Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Saló, J. & Räsänen, M. 1989. Hierarchy of landscape patterns in western Amazonia, p. 35 – 45; in: *Tropical Forest. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity* (eds. Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C. and Balslev, H.), Academic Press, London.
- Saló, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M. & Coley, P.D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-358.
- Sanford, R.L., Saldarriaga, J., Clark, K.E., Ulh, C. & Herrera, R. 1985. Amazon rainforest fires. *Science* 227: 53-55.
- Schubert, C. 1988. Climatic change during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean: a review. *Interciencia* 13: 128 – 137.
- Simpson, B.B. & Haffer, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:497 – 518.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Amer. Nat.* 107: 481 – 501.

- Terborgh, J. 1992. Diversity and the Tropical Rain Forest. Freeman & Co., New York.
- Tricart, J. 1974. Existence des périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. Rev. Géomorph. Dyn. 23: 145 – 158.
- Tricart, J. 1975. Influence des oscillations climatiques récents sur le modèle en Amazonie orientale (région de Santarém) d'après les images radar lateral. Z. Geomorph. N.F. 19: 140 – 163.
- Tricart, J. 1985. Evidence of Upper Pleistocene dry climate in northern South America, p. 197 – 217; in: Environmental Change and Tropical Geomorphology (eds. Douglas, I. and Spencer), Allen & Unwin, London.
- Urban, D.L., O'Neil, R.V. & Schugart Jr., H.H. 1987. Landscape ecology. BioScience 37: 119 – 127.
- Vanzolini, P. 1967. Problems and programs in Amazonian zoology. Atas Simp. sobre a Biota Amazônica 5 (Zoologia): 85-95.
- Vanzolini, P. 1970. Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Inst. Geográfico São Paulo. Série Teses e Monografias 3, 56p.
- Vanzolini, P. 1973. Paleoclimates, relief, and species multiplication in tropical forests, p. 255 – 258; in: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review (eds. Meggers, B.J., Ayensu, E.S. and Duckworth, W.D.), Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Vanzolini, P. & Ab'Saber, A.N. 1968. Divergence rate in South American lizards of the genus *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). Pap. Avulsos Zool., São Paulo, 21: 205 – 208.
- Vanzolini, P. & Williams, E.E. 1970. South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). Arq. Zool. São Paulo, 19: 1 – 298.
- Veiga, A.T.C., Dardenne, M.A. & Salomão, E.P. 1988. Geologia dos aluviões auríferos e estaníferos da Amazônia. Anais XXXV Congr. Brasil. Geol. (Belém, Pará) 1: 164 – 177.
- Vrba, E.S. 1985. Environment and evolution: Alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. South Afr. J. Sci. 81: 229 – 236.
- Whitmore, T.C. & Prance, G.T. (eds.) 1987. Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Oxford Monogr. on Biogeogr. 3. Clarendon Press, Oxford.

Jürgen Haffer nasceu em Berlim, Alemanha, em 1932. Estudou geologia, paleontologia e biologia na Universidade de Göttingen, onde obteve o PhD em 1957. Assim que concluiu seus estudos, trabalhou como geólogo em uma companhia internacional de petróleo nos campos da Colômbia e dos Estados Unidos (1957-1970) e como gerente de exploração no Irã, Egito, Noruega e Alemanha (1973-1988). Em 1988, com 55 anos, se aposentou e agora vive na Alemanha desenvolvendo projetos ornitológicos.

Conferência pronunciada no seminário internacional "Uma Estratégia Latino-Americana Para a Amazônia", em 27 de março de 1992, no auditório Simón Bolívar do Memorial da América Latina.

Tradução de Antonio Lamberti. O original em inglês – "Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia" – encontra-se à disposição do leitor no IEA para eventual consulta.