



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - RIO CLARO



---

CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

---

**WAGNER PASCHOAL DE ANDRADE ANTONIO**

**UMA ANÁLISE DA BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA E  
A TEORIA DOS REFÚGIOS FLORESTAIS**



Rio Claro  
2009

WAGNER PASCHOAL DE ANDRADE ANTONIO

UMA ANÁLISE DA BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA E A  
TEORIA DOS REFÚGIOS FLORESTAIS

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ CHAUD NETTO

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau de Bacharel e Licenciado em Ciências Biológicas.

Rio Claro  
Outubro/2009

574.5 Antonio, Wagner Paschoal de Andrade  
A635a Uma análise da biodiversidade amazônica e a teoria dos Refúgios  
Florestais / Wagner Paschoal de Andrade Antonio. - Rio Claro, SP : [s.n.],  
2009  
39 f. : il., figs., tabs.

Trabalho de conclusão de curso (Licenciatura e Bacharelado -  
Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de  
Biociências de Rio Claro  
Orientador: José Chaud Netto

1. Ecologia. 2. Teoria dos Refúgios. 3. Endemismo. 4. Quaternário. 5.  
Milankovitch. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP  
Campus de Rio Claro/SP

## **AGRADECIMENTOS**

À minha madrinha, por dedicar sua vida a mim e não me cobrar nada por isso: tudo o que eu faço é por você.

À minha mãe, pelos valores transmitidos, não só por meio de genes, mas também por exemplos constantes de dignidade e responsabilidade. Ao meu pai, pelo orgulho que carregou de mim, mesmo quando eu não fui merecedor deste. À minha avó, pelas orações diárias de boa viagem.

A Nádia, por ter seu nome citado desde o caput da lei que rege a minha vida; ao Ives, pelo acolhimento e suporte durante a Graduação, e a todos os meus amigos responsáveis por classificar meu passado, presente e futuro em tempos mais-do-que-perfeitos.

Ao 5º CBN, principalmente ao grupo – Cynthia, Hellen e Leilinha, por me mostrar que o essencial de percorrer um caminho não é chegar à luz, mas sim ter com quem percorrê-lo.

Aos meus “patrões” – Mário, Sidnéia, Mariléia, Paula e Ilda, pela motivação e apoio de sempre e, principalmente, pela amizade que construí com cada um deles.

Aos professores e funcionários das escolas em que estudei: todos, de alguma forma, contribuíram para a minha formação pessoal e profissional. Ao meu orientador, José Chaud Netto, professor que admiro e respeito, pela compreensão, paciência e pela confiança que depositou em mim, mesmo me conhecendo há relativamente pouco tempo.

A Deus, senhor da Vida. Obrigado.

*“É indispensável estudar a natureza dos outros  
antes de darmos livre curso à nossa.”*

August Strindberg

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>5</b>
<b>2 OBJETIVOS.....</b>	<b>7</b>
<b>3 MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>8</b>
<b>4 A BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA.....</b>	<b>9</b>
<b>4.1 Hipóteses para explicar a biodiversidade amazônica.....</b>	<b>10</b>
<b>4.2 Hipóteses dos Refúgios Florestais.....</b>	<b>11</b>
<b>5 ÁREAS DE ENDEMISMO.....</b>	<b>14</b>
<b>6 O PERÍODO QUATERNÁRIO.....</b>	<b>16</b>
<b>6.1 Os ciclos de Milankovitch e o Último Máximo Glacial.....</b>	<b>17</b>
<b>6.1.1 As mudanças ocorridas na América do Sul.....</b>	<b>18</b>
<b>6.2 A evidência pelas “linhas de pedra”.....</b>	<b>19</b>
<b>7 A ESPECIAÇÃO GEOGRÁFICA.....</b>	<b>22</b>
<b>8 A POLÊMICA ENVOLVENDO A TEORIA DOS REFÚGIOS.....</b>	<b>23</b>
<b>8.1 Uma nova proposta para a Teoria dos Refúgios.....</b>	<b>25</b>
<b>9 PRESERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA.....</b>	<b>27</b>
<b>10 CONCLUSÃO.....</b>	<b>30</b>
<b>11 REFERÊNCIAS.....</b>	<b>31</b>
<b>12 ANEXOS.....</b>	<b>37</b>
<b>12.1 Divisões do Período Quaternário.....</b>	<b>37</b>
<b>12.2 Configuração das paisagens durante o máximo glacial.....</b>	<b>38</b>

## 1 INTRODUÇÃO

De acordo com o Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), a Amazônia é a maior floresta tropical existente, o equivalente a 1/3 das reservas de florestas tropicais úmidas e o maior banco genético do planeta. Contém 1/5 da disponibilidade mundial de água doce e um patrimônio mineral não mensurado. Em território brasileiro, os ecossistemas amazônicos ocupam uma superfície de 368.989.221 ha, abrangendo os estados do Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Roraima e pequena parte dos estados do Maranhão, Tocantins e Mato Grosso. A grande diversidade geológica, aliada ao relevo diferenciado, resultou na formação das mais variadas classes de solo, sob a influência das grandes temperaturas e precipitações, características do clima equatorial quente superúmido e úmido.

Na Amazônia, de área estimada em 4,1 milhões de km<sup>2</sup>, vivem e se reproduzem mais de um terço das espécies existentes no planeta. Existem na floresta mais de 2.500 espécies de árvores (um terço da madeira tropical do planeta) e 30 mil das 100 mil espécies de plantas em toda a América Latina. (WWF-BRASIL, 2009).

Segundo Haffer (2008), as principais hipóteses propostas para explicar a formação de barreiras que separam as populações e promovem a diferenciação das espécies na região Amazônica são baseadas em diferentes fatores e são elas: (i) Hipótese Paleogeográfica, que estuda as mudanças na distribuição de terras e águas devido à movimentação de placas tectônicas e flutuações no nível dos mares; (ii) Hipótese de Rios, que enfatiza o efeito de barreira dos rios amazônicos; (iii) Hipótese de Densidade do dossel, gerada a partir da análise das mudanças da densidade do dossel devido às variações climáticas; (iv) Hipótese de Museu, em que se discute o isolamento e especiação de populações animais em pequenas áreas montanhosas na Amazônia devido a flutuações climáticas sem maiores mudanças vegetacionais; (v) Hipótese Distúrbio-vicariante, sobre as interações competitivas entre espécies e isolamentos de espécies locais em regiões periféricas da Amazônia devido a invasão e contra-invasão durante períodos frios/quentes do Pleistoceno;

(vi) Hipótese de Gradiente, explicada pela especiação parapátrica através de acentuados gradientes ambientais sem separação das respectivas populações; e, finalmente, (vii) Hipótese dos Refúgios, que aponta o isolamento dos blocos de floresta úmida das áreas de relevo de superfície na periferia da Amazônia separadas por florestas secas, savanas e outros tipos de vegetação intermediária durante os períodos climáticos secos e atualmente é aceita por diversos autores como explicação mais plausível para a alta diversidade biológica amazônica, entre eles Ab'Saber (1982), Haffer (1997) e Moritz et al (2000).

Segundo HAUCK e TRATZ (2008), este quadro de mudanças climáticas durou alguns milhares de anos e teve seu ápice de aridez, de acordo com Ab'Sáber (1977), entre 12.000 e 18.000 anos atrás. Durante este período, a cobertura vegetal higrófila sofreu um grande impacto, perdendo sua capacidade competitiva com as plantas xerófitas. Assim, a vegetação resistente às novas condições clima vegetação dos domínios de paisagem biostáticos sofreu uma drástica redução de sua atuação territorial, enquanto a cobertura vegetal de domínios resistásticos, favorecida ecologicamente, expandiu-se e tomou novo arranjo espacial.

A biota úmida das paisagens pleistocênicas ficou restrita a algumas áreas, onde, mesmo durante o período máximo de aridez, houve a manutenção da umidade e pluviosidade, graças às características morfológicas dos domínios de paisagens que comportam planaltos interiores, serras litorâneas e relevos residuais intra-depressionais (HAUCK, 2008).

O isolamento reprodutivo nestas regiões de refúgios promoveu um processo de especiação da fauna e da flora locais. Ao retornar a umidade, formaram-se as atuais paisagens dos ecossistemas florestais tropicais (HAFFER, 1969).



## **2 OBJETIVOS**

O objetivo da presente pesquisa é realizar uma revisão bibliográfica sobre a alta biodiversidade amazônica, bem como as principais hipóteses para explicá-la, enfatizando a Teoria dos Refúgios Florestais; sobre esta, apresentar seu conceito e a polêmica envolvendo sua aceitação no meio científico. Por fim, relacionar a presença de áreas endêmicas com aspectos sobre a preservação da Floresta Amazônica.

### **3 MATERIAIS E MÉTODOS**

Foi realizada uma pesquisa de artigos e obras literárias direta ou indiretamente relacionadas com o tema proposto, em bibliotecas universitárias e no ambiente virtual. Também foram feitos contatos com pesquisadores especialistas na referida área do estudo. Em seguida, foi elaborada uma análise e interpretação de toda a informação adquirida e esta foi apresentada em forma de trabalho acadêmico.

#### **4 A BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA**

Existem, atualmente, um número muito grande de trabalhos que dissertam sobre a imensidão de espécies existentes na região amazônica, considerada, pela maioria dos autores, como a área de maior biodiversidade do planeta.

Salati e colaboradores (2006) apontam dados que quantificam o número de espécies da Amazônia, embasados por estudos do Museu Goeldi. De acordo com os apontamentos científicos em relação à biodiversidade amazônica, a floresta abriga aproximadamente 10% da flora de todo o planeta, o que é quantificado em mais de 30.000 espécies. Em relação à fauna, são conhecidas 1.800 espécies de borboletas, das 7.500 descritas do planeta. Para as formigas, a estimativa é de mais de 3.000 espécies. Com relação às abelhas, há no mundo mais de 30.000 espécies descritas, sendo de 2.500 a 3.000 na Amazônia. Em relação aos vertebrados, estima-se que a ictiofauna seja superior a 1.300 espécies. Apenas no Rio Negro já foram registradas 450 espécies. Um total de 163 registros de espécies de anfíbios foi encontrado na Amazônia brasileira, o que equivale a aproximadamente 4% das 4.000 espécies que se pressupõe existirem no mundo e 27% das 600 estimadas para o Brasil. Há cerca de 240 espécies de répteis identificadas na Amazônia brasileira, de um total mundial estimado em 6.000. Na Amazônia, há mais de 1.000 espécies, das quais 283 possuem distribuição restrita, ou são muito raras. O total de mamíferos existentes no mundo é de 4.650; na Amazônia, foram registradas até hoje 311 espécies e é crescente o número de primatas descritos na literatura recente.

Apesar do grande número de estudos, intensamente aumentados nas últimas décadas, estima-se que mais de 70% das espécies amazônicas ainda não possuam nomes científicos.

#### **4.1 Hipóteses para explicar a biodiversidade amazônica**

Segundo Solomon et al. (2008), as regiões tropicais são conhecidas por todo o mundo devido a grande riqueza de vida e à Bacia Amazônica tem se voltado especial atenção sobre este assunto, por possivelmente carregar a maior biodiversidade terrestre do planeta.

As principais hipóteses sobre a alta biodiversidade nos trópicos pode ser explicada por duas categorias não-exclusivas: a categoria que indica baixa taxa de extinção e a que indica a alta taxa de especiação. No primeiro caso, encontram-se os trabalhos que apontam a alta diversidade como fruto da estabilidade climática das regiões tropicais, o que possibilitou o grande acúmulo de espécies ao longo do tempo geológico. No segundo caso, os trabalhos se voltam para o contexto geográfico da especiação, apontando os modelos alopátricos como responsáveis pela alta taxa de diferenciação das espécies (MORITZ et al, 2000).

Vanzolini (1992) discorre sobre as diversas informações que envolvem os estudos zoológicos de especiação na América do Sul. Aponta, além disso, a necessidade de utilizar esses conceitos de forma interdisciplinar, citando alguns exemplos, entre eles: a base racional advinda da genética; a confrontação com o que é teórico e a compreensão de atividades do campo através da ecologia e, ainda, da geomorfologia, da palinologia e das demais disciplinas que convergem para a paleoclimatologia, a fim de se obter dados históricos pertinentes e possibilitar a estimativa de eventos naturais.

As hipóteses propostas para explicar as barreiras que separam as populações e promovem a diferenciação das espécies na região Amazônica enfatizam o efeito de movimentos tectônicos e montanhas e o efeito de barreira provocado pelos rios na mudança da composição e distribuição de comunidades vegetais e animais devido a flutuações climáticas e vegetais durante o Cenozóico, o efeito de gradientes ambientais ou uma combinação desses fatores, que resultou no isolamento geográfico e especiação das populações animais (HAFFER, 2008). Cada um dos modelos de especiação alopátrica provavelmente é relevante, mas em graus diferentes para o processo de especiação em diferentes grupos faunísticos, entre

eles o das Aves, ou durante diferentes períodos geológicos. A origem das espécies na Amazônia biogeográfica são explicadas baseadas em diferentes fatores: (i) Hipótese Paleogeográfica, que estuda as mudanças na distribuição de terras e águas devido à movimentação de placas tectônicas e flutuações no nível dos mares; (ii) Hipótese de Rios, que enfatiza o efeito de barreira dos rios amazônicos; (iii) Hipótese de Densidade do dossel, gerada a partir da análise das mudanças da densidade do dossel devido às variações climáticas; (iv) Hipótese de Museu, em que se discute o isolamento e especiação de populações animais em pequenas áreas montanhosas na Amazônia devido a flutuações climáticas sem maiores mudanças vegetacionais; (v) Hipótese Distúrbio-vicariante, sobre as interações competitivas entre espécies e isolamentos de espécies locais em regiões periféricas da Amazônia devido a invasão e contra-invasão durante períodos frios/quentes do Pleistoceno; (vi) Hipótese de Gradiente, explicada pela especiação parapátrica através de acentuados gradientes ambientais sem separação das respectivas populações; e, finalmente, (vii) Hipótese dos Refúgios, que aponta o isolamento dos blocos de floresta úmida das áreas de relevo de superfície na periferia da Amazônia separadas por florestas secas, savanas e outros tipos de vegetação intermediária durante os períodos climáticos secos. Esta hipótese é, atualmente, aceita por diversos autores como explicação mais plausível para a elevada diversidade biológica amazônica, entre eles Ab'Saber (1982), Haffer (1997) e Moritz et al (2000).

Pelo fato de ser atualmente aceita por diversos autores, a Hipótese dos Refúgios Florestais é abordada em maiores detalhes no presente trabalho.

## **4.2 Hipótese dos Refúgios Florestais**

O interesse pela origem da alta biodiversidade tropical, especialmente na Floresta Amazônica, levou o geólogo e ornitólogo alemão Jürgen Haffer a propor um modelo de especiação, conhecido mais tarde como Hipótese dos Refúgios Florestais ou Teoria dos Refúgios (SALGADO-LABOURIAU, 1994).

Ab'Saber (1992) afirma que, concomitante e convergentemente, Paulo Emílio Vanzolini atingiu depois de anos de estudos sobre distribuição de lagartos na América Tropical, chegou a conclusões que envolveram plenamente a idéia de refúgios no entremeio dos espaços intertropicais. Afirma ainda que, neste sentido,

"Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies" trabalho de Vanzolini, representa um marco de interdisciplinaridade.

Viadana (2002) aponta que, em 1859, Darwin já havia escrito sobre dispersão e surgimento de novas espécies devido a mudanças climáticas, variações do nível do solo e retração da biota durante períodos glaciais.

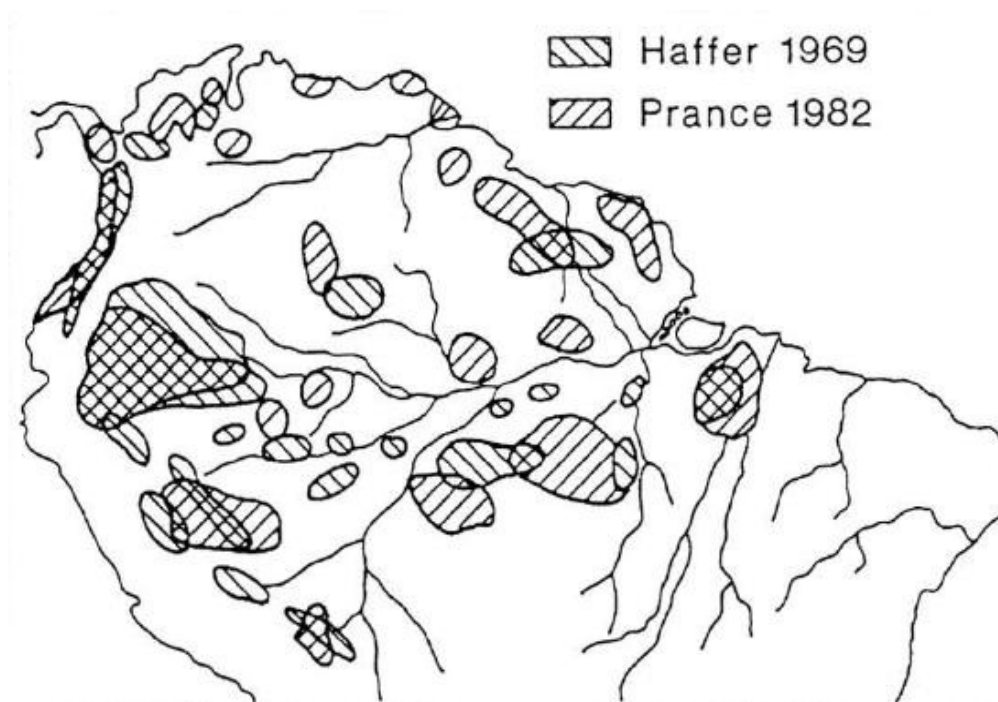
Segundo Haffer (1993), a teoria dos refúgios proposta para a América tropical por ele (1969, 1974) e Vanzolini (1970, 1973; Vanzolini e Williams 1970) enfatiza a extinção e migração de espécies animais em pulsações em resposta às mudanças climático-vegetacionais da Terra. Populações vegetais e animais, ecologicamente especializadas, com reduzidas necessidades de hábitat, 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 contato secundário, principalmente em áreas entre os refúgios, com populações da mesma espécie de outros refúgios durante uma fase sucessiva, favorável e ampla.

Bigarella (1971) demonstrou que o Quaternário foi marcado por variações climáticas cíclicas, apresentando desde climas glaciais até fases de climas mais quentes.

Ab'Saber (1982) aponta que o suposto aumento generalizado da aridez fez com que grandes áreas florestais sul-americanas se fragmentassem em pequenos refúgios isolados de florestas e fossem substituídas por vegetação de cerrado, devido à baixa temperatura e pouca umidade durante o Último Máximo Glacial – UMG.

Segundo Bigarella (1964), condições paleoclimáticas de semi-aridez extinguiram grandes extensões de florestas, restringindo-as a áreas de refúgios onde às condições climáticas locais permitiram sua sobrevivência. Durante a fase úmida, ocorreram flutuações climáticas para condições de aridez, com prolongados períodos de estiagem, o que teriam provocado modificações florísticas, retraindo as florestas a redutos particulares e dando lugar a áreas de vegetação do tipo campo, campo-cerrado ou caatinga.

Salo (1987) afirma que a atual biota da Amazônia é rica devido à alta taxa de eventos vicariantes responsável pela diferenciação recente de espécies de animais e plantas em distribuições delimitadas (Figura 1).



**Figura 1** - Disposição dos refúgios propostos por Haffer (1969) e Prance (1982) durante o Pleistoceno.  
Fonte: SALO, 1987.

## 5 ÁREAS DE ENDEMISMO

As comunidades de animais e plantas não são homogêneas na Amazônia, sendo a região um mosaico de distintas áreas de endemismo separadas pelos principais rios, cada uma com suas próprias biotas e relações evolutivas. Silva (1995) define áreas de endemismo como “as menores unidades geográficas para análise de biogeografia histórica, abrigando conjuntos de espécies únicas e insubstituíveis, e são, portanto, a base para a formulação de hipóteses sobre os processos responsáveis pela formação da biota regional”.

De acordo com a distribuição de primatas, Wallace (1852) dividiu a Amazônia em quatro distritos, áreas de endemismo: Guiana, Equador, Peru e Brasil. Haffer (1978, 1985, 1987), Haffer e Prance (2001) e Cracraft (1985) identificaram sete áreas de endemismo para as aves de terras baixas, todas contidas nos distritos biogeográficos propostos por Wallace. A Guiana permaneceu como uma área de endemismo distinta, o distrito Equador foi dividido em dois (Imeri e Napo), o distrito Peru foi renomeado como Inambari e o distrito Brasil foi separado em três (Rondônia, Pará e Belém). Estudos recentes apóiam essa análise das áreas de endemismo (por exemplo, Ávila-Pires, 1995, lagartos; Silva e Oren, 1996, primatas; Ron, 2000, anfíbios). Mais recentemente, Silva e colaboradores (2002) sugeriram, baseados em novas informações sobre a distribuição e taxonomia de algumas aves, que a área de endemismo Pará é composta por duas áreas: Tapajós e Xingu. Assim, oito áreas de endemismo principais têm sido reconhecidas para os vertebrados terrestres na Amazônia (Figura 2). As áreas de endemismo identificadas para borboletas florestais (Brown, 1979; Tyler et al., 1994; Hall e Harvey, 2002) e plantas vasculares (Prance, 1982) geralmente coincidem ou estão dentro das áreas propostas para os vertebrados terrestres, indicando uma boa congruência espacial para os padrões desses diferentes grupos taxonômicos (SILVA et al., 1995).





**Figura 2** - Áreas de endemismo nas terras baixas da Amazônia baseadas na distribuição de vertebrados terrestres.  
Fonte: Silva et al., 1995.

## 6 O PERÍODO QUATERNÁRIO

O período geológico denominado Quaternário iniciado há cerca de 1,8 milhões de anos, seguindo até o presente, pode ser definido bioestratigraficamente pelos conteúdos faunísticos e florísticos de formas predominantemente viventes, sendo, portanto, seu estudo importante para determinadas inferências. (SUGUIO, 2001).

A primeira grande meta dos estudos do Quaternário reside na sua aplicação à ciência ambiental. Os conhecimentos cada vez mais aprimorados do presente e do passado geologicamente pouco remoto da natureza devem fornecer os subsídios indispensáveis ao relacionamento progressivamente mais harmonioso do homem com a natureza. Os estudos do Quaternário, que adotam técnicas de abrangência global na tentativa de compreensão das dinâmicas naturais pretérita e presente, fornecem subsídios necessários ao desenvolvimento sustentável isento de maiores problemas ambientais futuros (SUGUIO apud MARTINS, 2008).

O período Quaternário é dividido em duas épocas: o Pleistoceno, mais antigo, e o Holoceno, mais recente, até os dias atuais. Suguio (2001) apresenta uma cronologia para as divisões e subdivisões do Período Quaternário (Anexo A).

Martins (2008) enfatiza a importância da Geomorfologia nos estudos sobre o período Quaternário. Além disso, cita outras áreas relacionadas às Geociências, como, por exemplo, a Ecologia e Arqueologia, primeiramente citadas por Fairbridge (apud Suguio, 2001). Há diferentes escalas, tanto espaciais quanto temporais, que registram as mudanças paleogeográficas ocorridas na superfície terrestre durante as oscilações climáticas do Quaternário. Para Suguio (apud Martins, 2008), os objetivos dos estudos paleoclimáticos são análogos aos climáticos, pois fornecem subsídios para a compreensão das mudanças ocorridas através do tempo geológico, no sistema construído pela atmosfera, hidrosfera e criosfera.

## 6.1 Os ciclos de Milankovitch e o Último Máximo Glacial

Haffer (1993) argumenta que a hierarquia dos ciclos ambientais perpétuos caracteriza a natureza da Amazônia, contribuindo para a heterogeneidade ambiental necessária para a manutenção da elevada diversidade de espécies amazônicas a partir de ciclos de curto prazo de queda de árvores e ciclos fluviais até ciclos paleoclimáticos de longo prazo. Estes últimos ciclos funcionaram como uma eficiente "máquina de especiação" ou "bomba de espécies" durante o curso da história geológica. Segundo o referido autor, a base astronômica das oscilações climáticas são os ciclos de Milankovitch, assim chamados em homenagem ao astrônomo e matemático Milankovitch, que foi o primeiro cientista a abordar este 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).

Recentemente, está sendo muito privilegiada a visão de que alternâncias entre períodos frios e quentes no Quaternário se deram principalmente devido a mudanças orbitais da Terra ao redor do Sol. Haffer aponta que essa teoria foi inicialmente proposta por James Croll no final do século XIX e, posteriormente, elaborada por Milutin Milankovitch (1941) e ainda que, atualmente, as bases atuais desta teoria astronômica foram substancialmente refinadas por Vernekar (1972) e Berger (1979), que detalharam informações sobre as variações passadas de insolação no globo terrestre.

Uma importante inferência sobre a teoria de Milankovitch é que não há nenhuma mudança anual absoluta na quantidade de radiação solar que chega ao planeta, independentemente das mudanças na órbita terrestre: o que ocorre é uma redistribuição de insolação entre os hemisférios. No entanto, é considerado o fato de que explosões na superfície solar causaram uma alteração significativa na quantidade de radiação que chegou à Terra durante o fim do Quaternário. No entanto, é impossível estimar a magnitude dessas mudanças (DAWSON, 1992).

Entretanto, a formação de barreiras ecológicas não se deve apenas às oscilações indicadas por Milankovitch. Haffer (1993) aponta outros motivos para tal: (1) mudanças paleogeográficas na distribuição de terra e mar, que ocorreram mais irregular e vagarosamente do que os ciclos de Milankovitch; (2) mudanças climáticas ao longo de cadeias de montanhas crescentes causaram mudanças vegetacionais em determinadas regiões; (3) separação e deriva continental seguindo uma seqüência hierárquica de eventos de vicariância, através da formação de barreiras oceânicas relativamente permanentes; só raramente essas barreiras desapareceram de novo graças à colisão continental, como, por exemplo, na 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 (há cerca de 3 milhões de anos); (4) erosão continuada de cadeias de montanhas e terras rasas, como, por exemplo, os montes testemunhos da região de fronteira entre Venezuela e Brasil.

### **6.1.1 As mudanças ocorridas na América do Sul**

Hastenrath (1978) considera os trabalhos de Ab'Saber (1977) e Brown e Ab'Saber (1978) uma sinopse compreensiva sobre as mudanças na vegetação da América do Sul. O mapa de distribuição da vegetação apresentado por Ab'Saber entre 18.000 e 13.000 anos atrás (Anexo B) é baseado, principalmente, em evidências florísticas, faunísticas, geomorfológicas e edáficas. Segundo Simpson e Haffer (1978), a distribuição moderna da flora e fauna é consistente com os refúgios florestais mostrados pelo mapa de Ab'Saber.

Neste período, denominado glaciação de Würm-Wisconsin, houve uma redução da temperatura média do planeta e, como consequência, os pólos confinaram muito mais água sob a forma de gelo, resultando na redução do nível médio dos mares, e expondo, assim, grandes faixas de terras antes ocupadas pela água do mar.

Viadana (2002) aponta que a maior alteração climática ocorrida durante o período referente à última glaciação foi a perda de umidade e, também, que a redução das temperaturas também foi constatada, o que foi significativamente constatado apenas nas grandes latitudes e altitudes, onde a temperatura atingiu

valores baixos o suficiente para que as geleiras polares e de montanhas se expandissem.

Segundo HAUCK e TRATZ (2008), este quadro de mudanças climáticas durou alguns milhares de anos e teve seu ápice de aridez, de acordo com Ab'Sáber (1977), entre 12.000 e 18.000 anos atrás. Durante este período, a cobertura vegetal higrófila sofreu um grande impacto, perdendo sua capacidade competitiva com as plantas xerófitas. Assim, a vegetação dos domínios de paisagem biostáticos sofreu uma drástica redução de sua atuação territorial, enquanto a cobertura vegetal de domínios resistásticos, favorecida ecologicamente, expandiu-se e tomou novo arranjo espacial.

A biota úmida das paisagens pleistocênicas ficou restrita a algumas áreas onde, mesmo durante o período máximo de aridez, houve a manutenção da umidade e pluviosidade, graças a características morfológicas dos domínios de paisagens que comportam áreas de relevos específicos (HAUCK, 2008).

## **6.2 A evidência pelas “linhas de pedra”**

Hiruma (2007) define o termo linha de seixos ou linha de pedras (*stone-line*) como: “um horizonte de fragmentos angulosos, às vezes arredondados, de quartzitos, minerais pesados ou de outros materiais resistentes à alteração química, presente no interior da cobertura pedológica em vastas áreas das zonas intertropicais.” Afirma, ainda, que “as linhas de seixos dispõem-se mais ou menos paralelamente à superfície topográfica, sendo limitada acima por um horizonte relativamente homogêneo de textura areno-siltico-argilosa, e, abaixo, pela rocha alterada.”

Apesar de as linhas de seixos serem mencionadas na literatura desde o século XIX, sua origem é um tema que ainda desperta polêmica. As diferentes hipóteses para explicar seu aparecimento não são necessariamente excludentes e, muitas vezes, se complementam. A complexidade do tema é também evidenciada pelo caráter poligênico de muitas linhas de seixos. Para o melhor entendimento da questão é essencial que as pesquisas possuam um caráter multidisciplinar, com o envolvimento de pedólogos, geólogos, geomorfólogos e biólogos. (HIRUMA, 2007).

Bigarella aponta Maack (apud BIGARELLA, 1964) como um dos primeiros pesquisadores a identificar evidências geológicas referentes a mudanças climáticas durante o Quaternário, ao referir-se aos amontoados de grandes blocos e seixos nos sopés da Serra do Mar.

Ab'Saber (apud Hauck & Tratz, 2008) relaciona a ocorrência das linhas de pedra com a última grande glaciação, afirmando que a semi-aridez pleistocênica fez com que a vegetação que recobre e protege o solo de agentes erosivos sofresse um recuo, culminando no transporte e deposição deste tipo de material. Além disso, compara a paisagem à época da elaboração das linhas de pedras com a atual paisagem semi-árida das depressões sertanejas do Nordeste brasileiro, onde é comum o pavimento pedregoso, chamado popularmente pelos habitantes do sertão de “malhadas”. Hauck & Tratz apontam o pequeno período em que esta semi-aridez ocorreu, que somente deixou suas impressões mais marcantes na atualidade devido ao pouco tempo demandado desde esta época, ao ponto que a pedogênese atual ainda não foi capaz de apagar todos os traços da morfogênese deste clima pretérito (Figura 3).

Há outras hipóteses para explicar a origem das linhas de pedra. Entre elas, Bigarella *et al.* (2003) citam uma interpretação biológica, baseada na remoção seletiva das frações finas do solo da subsuperfície para a superfície pelos cupins (térmitas), vermes e formigas, contribuindo assim para o isolamento de fragmentos grossos. Uma contestação à hipótese dos cupins é sobre os cálculos de remoção do material transportado por eles que poderiam ser insuficientes para este tipo de acumulação, devido às perdas por erosão (HAUCK e TRATZ, 2008).

Entre as técnicas utilizadas para constatar evidências de retração das matas tropicais e expansão da semi-aridez com caatingas e floras similares, eventos que ocorrem no Pleistoceno terminal, Viadana (2002) emprega a constatação e reconhecimento das linhas de pedra dispostas nos locais de estudo.



**Figura 3** - Disposição dos seixos em linhas de pedra.  
Fonte: HAUCK e TRATZ, 2008.

## 7 A ESPECIAÇÃO GEOGRÁFICA

O problema da especiação é central na teoria evolutiva. A evolução pode ser estudada analisando-se as transformações morfológicas das espécies em tempo geológico ou ainda advir de exemplos dos processos e fases que tenham interferido no processo da transformação, não de uma espécie em outra, pois a fatia estreita do tempo do homem não o permite, mas de uma espécie em duas ou mais, acarretando, ainda, o aumento da diversidade biótica (VANZOLINI, 1992).

Darwin chamou sua obra fundamental de "Sobre a origem das espécies por meio da seleção natural, ou a preservação das raças favorecidas na luta pela vida". A Origem das Espécies foi publicada em 1859 e, qualquer que tenha sido o seu controverso destino na sociedade em geral, foi imediatamente adotada pela maioria dos membros ativos da profissão científica. Apesar disso, apenas na virada do século XIX para o XX começaram a aparecer os estudos zoológicos que levariam a uma compreensão do processo de especiação na natureza (VANZOLINI, 1992).

Hipóteses sobre a evolução das espécies ao longo do tempo e do espaço são construídas e testadas a partir de muitos estudos biogeográficos que incluem dados sobre a distribuição das espécies, a identificação de padrões de distribuição, a delimitação de áreas de endemismo de espécies que compartilham histórias evolutivas comuns, o estabelecimento de interrelações entre estas áreas de endemismo e a identificação de processos físicos e biológicos que podem atuar como mecanismos causais destas distribuições (CRACRAFT, 1983).

De acordo com a teoria da especiação geográfica de Mayr (1942, 1963), a fragmentação dos centros de origem das espécies e o isolamento de uma parte das respectivas biotas em refúgios ecológicos separados resultam, nas populações, em extinção, sobrevivência sem alteração ou diferenciação ao nível de novas espécies (HAFFER e PRANCE, 2002). Nestes refúgios isolados reprodutivamente, as espécies de animais e vegetais sofreram um processo de especiação e, quando houve o degelo do hemisfério norte e o conseqüente retorno da umidade, eles se expandiram formando a atual configuração dos ecossistemas florestais tropicais (HAFFER, 1969; PRANCE, 1982).



## 8 A POLÊMICA ENVOLVENDO A TEORIA DOS REFÚGIOS

A maioria dos biogeógrafos provavelmente concorda que as alterações paleogeográficas na distribuição da terra e do mar, bem como a elevação dos Andes, por exemplo, influenciaram o início da evolução da fauna durante o Terciário. No entanto, a origem de muitas espécies existentes e da sua distribuição provavelmente não pode ser entendida exclusivamente com base neste tipo de processo geológico. Eventos ecológicos simultâneos de vicariância e eventos climáticos globais podem ter levado a separações repetidas de “refúgios” mais ou menos instáveis, dentro ou próximo de áreas de superfície de relevo complexo (Andes e as zonas periféricas da Amazônia) durante muitos milhões de anos, provavelmente explicando a origem da maioria dos grupos e de espécies como as que atualmente são encontradas na Região Neotropical (HAFFER, 2008).

A teoria dos Refúgios tem sido a hipótese mais amplamente discutida em relação aos modelos que buscam explicar a alta biodiversidade das florestas tropicais (MORITZ et al., 2000).

É evidente que a fragmentação da biota Amazônica em centros de endemismo formou a base para explicação e argumentação da teoria dos refúgios. A localização destes refúgios foi sugerida para aves (Haffer, 1969, 1978), lagartos do gênero *Anolis* (Vanzolini e Williams, 1970), borboletas (Brown, 1982) e diversas angiospermas (Prance, 1981,1982; Salo, 1987).

Brown et al. (1974) publicaram um artigo em que correlacionam refúgios de borboletas do gênero *Heliconius* com as áreas de refúgio deduzidas pelo estudo de pássaros amazônicos por Haffer (1969). A variação paralela precisa entre as várias raças de *H. melpomene*, *H. erato* e outras dez espécies semelhantes revela o resultado da seleção para o mimetismo müleriano: a extrema divergência de padrão entre espécies de *Heliconius* submetidas aos refúgios florestais é resultante da pressão seletiva a favor do mimetismo das espécies locais mais abundantes.

Os estudos moleculares sugerem que aves amazônicas de linhagens antigas e recentes convivem lado a lado na mesma avifauna. A história de diversificação da avifauna dos setores noroeste e oeste da bacia Amazônica pode ter sido

influenciada por eventos antigos (transgressões marinhas do Mioceno) e eventos recentes (vegetações abertas do Quaternário). Esta linha de argumentação sobre os processos que levaram à diferenciação das espécies de aves precisa ser testada por meio de revisões taxonômicas mais detalhadas, estabelecimento de filogenias explícitas e análises filogeográficas dos táxons envolvidos (Moritz et al apud Borges, 2007).

Fjeldsa (1994) usou o DNA de aves para comparar as distribuições geográficas na África e América do Sul entre espécies de ampla radiação pleistocênica e espécies com características pleisiomórficas, representantes de antigos grupos monofiléticos, e observou uma congruência entre espécies antigas e espécies de padrões vicariantes recentes, indicando que eventos de isolamento ocorreram em áreas específicas de características ecológicas únicas.

Muitos autores criticaram a Teoria dos Refúgios, podendo ser citados, entre os críticos mais recentes, Smith et al. (2001), Dick et al. (2004), Cheviron et al. (2005) e Aleixo (2006).

Aleixo (2006), baseado em dados filogenéticos, filogeográficos e de genética de população, estudou sequências de gene mitocondrial do gênero *Xiphorhynchus* (Aves: Dendrocolaptidae) associado a tipos florestais sazonais na Amazônia e concluiu que em *X. kienerii* e *X. obsoletus* mais de 90% da variação genética entre as espécies era compartilhada entre as populações e, portanto, não haviam sido estruturadas geograficamente.

Segundo Colinvaux et al. (2001), em trabalho intitulado “Um paradigma a ser descartado” (livre tradução), dados ecológicos e paleoecológicos não confirmam que as florestas se fragmentaram no Pleistoceno. Haffer (2008) rebate esta crítica, citando diversos autores que Colinvaux ignorou em sua publicação, como Hooghiemstra e Van der Hammen (1998) e Burnham e Graham (1999).

Durante o projeto RADAM, houve a divulgação de imagens evidenciando a cobertura total da Amazônia brasileira. Houve também disposição de material sobre as planícies do Peru. As imagens foram analisadas por vários autores, buscando a reconstrução de paleoclimas na bacia Amazônia por meio da interpretação dos padrões de desmatamento dos pediplanos. (SALO, 1987).

Bush (2002) afirma que, segundo alguns críticos, as áreas indicadas como refúgios não coincidem geograficamente nas pesquisas e que a época seca que

causaria a retração da Floresta Amazônica é imprecisa em relação à escala de tempo.

Nelson et al. (1990) considera que algumas áreas com grande biodiversidade consideradas refúgios potenciais podem ser artefatos de amostras viciadas (*biased samplings*) e Wilf et al. (2003) apontam que os mecanismos de formação da maioria das espécies amazônicas são anteriores ao Pleistoceno, o que pode ser rebatido pela concepção de Refúgios indicada por Haffer (1993, 2008) e Haffer e Prance (2002).

### **8.1 Uma nova proposta para a Teoria dos Refúgios**

HAFFER (1993) defende que a teoria dos Refúgios se refere à postulada origem das espécies e subespécies em refúgios ecológicos (florestais e não-florestais) nos continentes, independentemente dos períodos de tempo, isto é, durante todo o Cenozóico ou até antes. 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, ao redor das montanhas das Guianas, no sul da Venezuela, e aqueles do Brasil central). Isso pode ter levado a uma diferenciação adicional das populações dos refúgios, as quais, após terem começado a se diferenciar 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. O mesmo autor afirma ainda 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 graças ao efeito adicional de vários desses ciclos e que as espécies, uma vez formadas, sobreviveram a muitos ciclos climático-vegetacionais. O tempo necessário para que ocorra 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.

HAFFER e PRENCE (2002) enfatizam que a teoria não se restringe ao Pleistoceno, mas aplica-se também à diferenciação biótica durante o Cenozóico e mais cedo (como, por exemplo, durante o Quaternário), quando os ciclos de Milankovitch causaram oscilações no nível do mar, alterações rítmicas nas fácies de estratos geológicos e mudanças climático-vegetacionais nos continentes. Além disso, apontam alguns cuidados com a aplicação da Teoria dos Refúgios: as florestas de galeria podem promover fluxo gênico entre refúgios e, provavelmente, a redução do total de diferenciação. Além disso, apenas espécies florestais restritamente adaptadas foram afetadas, ao passo que poucas populações de espécies ecologicamente mais flexíveis pouco provavelmente tenham, efetivamente, sido isoladas em refúgios.

Para HAFFER (2008) a síntese da teoria é definida pelas mudanças paleoecológicas recorrentes nas áreas tropicais, durante um longo período geológico. Especificamente, sugere que (i) as condições ecológicas não eram estáveis durante o Cenozóico, alternando entre períodos climáticos úmidos e secos, levando a alterações contínuas da vegetação, (ii) a especiação e subspeciação alopátrica de faunas florestais e não-florestais ocorreram em populações isoladas durante os períodos de adversidades climáticas e (iii) regiões particulares estabeleceram-se como áreas de diferenciação (refúgios).

Morley (2000) enfatiza que “a imensa diversidade [das florestas tropicais] não é devida a um período longo e sem mudanças na história, com condições climáticas estáveis por milhões de anos, mas sim pela habilidade de plantas oportunistas de sobreviver por períodos de mudanças climáticas e geológicas, expandindo sua distribuição quando as condições climáticas permitiam e retraindo-se em refúgios favoráveis quando as condições eram desfavoráveis.”

## 9 PRESERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA

Em comparação com os demais biomas brasileiros, a Amazônia é o que detém o maior número de áreas de proteção integral (26) e também o maior percentual de florestas oficialmente protegidas (3,2% da área total do bioma). No entanto, apenas 0,38% da área dos parques e reservas hoje existentes na Amazônia está minimamente protegida de fato, pois não foram efetivamente implementados ou encontram-se muito próximos a cidades (WWF-BRASIL, 2009).

Hastenrath (1988) discute a destruição progressiva das florestas tropicais da bacia Amazônica e aponta que, se o desmatamento for considerado inevitável, seria importante proteger pelo menos algumas áreas biologicamente estratégicas.

Brown e Ab'Saber (1979) propuseram uma proteção seletiva de “bancos genéticos” para garantir a sobrevivência da maior parte da diversidade biológica. Além disso, sugeriram que é necessário preservar também sistemas não-florestais, assim como as zonas de transição de grande riqueza de espécies, onde a biota se encontra e se mistura.

Comparando o mapa de Ab'Saber (anexo II) e o mapa oficial da parte brasileira da bacia Amazônica (Brasil, 1983), Hastenrath (1988) analisou áreas de preservação ambiental e reservas indígenas e apontou que essas categorias juntas representam apenas uma pequena porcentagem da área total da bacia Amazônica. Além disso, alertou para o fato de que apenas uma pequena porção dessas áreas coincide com os domínios indicados por Brown e Ab'Saber (1979) como estrategicamente importantes para a proposta dos bancos genéticos.

Tal idéia não é compartilhada por Vanzolini (1992), que se exclui dos que consideram de grande prioridade o mapeamento da última geração de refúgios, inclusive para decisões sobre a localização de reservas biológicas em áreas de máxima diversidade. Segundo ele, a diversidade é apenas uma das coisas a conservar. Inúmeras situações biológicas são de importância pelo menos tão grande, tais como, por exemplo, contactos e transições entre domínios onde, pelo menos teoricamente, podem ser esperados casos de competição de deslocamento de caracteres e outros fenômenos plausíveis e razoáveis, mas raramente vistos e

mais raramente ainda quantificados. Além disso, nada há que garanta a coincidência de um refúgio, localizado por métodos geomorfológicos e paleopalinológicos, com uma área de máxima diversidade. Na realidade, quem quer conservar diversidade deve ir ao campo estimá-las diretamente (Vanzolini, 1980).

Sobre plantas, Gentry (1992) afirma que padrões de diversidade e endemismo não são amplamente coincidentes e, portanto, a conservação de alguns centros de megadiversidade representarão inadequadamente as espécies de plantas da região. Além disso, diferentes grupos de plantas compartilham padrões diferentes de endemismo, e mesmo um esquema de conservação de megadiversidade teria de possuir prioridades de conservação muito diferentes, por exemplo, para árvores e para epífitas. Visto que a maioria das plantas de floresta tropical, e especialmente a maioria do taxa endêmico local, são ervas ou epífitas, o plano ideal de conservação deveria focar em preservar várias áreas pequenas em vez de poucas grandes áreas como vem sendo defendido por muitos cientistas. A conservação amazônica de áreas isoladas de substrato raro é especialmente importante para a preservação do endemismo local e, igualmente importante, é a preservação das regiões montanhosas da América do Sul. Gentry conclui que, provavelmente, a mais importante e mais óbvia inferência sobre a conservação é que se fazem necessários mais esforços de preservação nas florestas tropicais, onde já se perderam muitas espécies e se caminha para a perda de grande parte da biodiversidade mundial nos próximos anos. Mais do que um exercício de ética ou estética, a conservação da biodiversidade tem sido relacionada diretamente com a economia. Parece que a única alternativa à diferença social e econômica massiva e a miséria crescente no terceiro mundo é encontrar maneiras de combinar preservação e uso sustentável da biodiversidade das florestas tropicais.

SILVA e colaboradores (1996) afirmam que o desmatamento não é homoganeamente distribuído entre as áreas de endemismo: Napo, Inambari, Guiana e Tapajós perderam menos que 10% de suas áreas; Rondônia e Xingu perderam entre 10% e 50%; e Belém tem menos que um terço de suas florestas ainda de pé. Níveis antigos e atuais de perda florestal podem ser usados como um indicador de vulnerabilidade para cada área de endemismo. As áreas protegidas também não são homoganeamente distribuídas ao longo dessas áreas de endemismo. A porcentagem de unidades de conservação (nas partes brasileiras) separa as áreas de endemismo em três grupos. Napo, Imeri e Guiana têm mais que 40% de suas

terras protegidas como unidades de conservação. Inambari, Rondônia, Tapajós e Xingu possuem entre 20% e 40% de suas terras protegidas oficialmente. Menos que 20% de Belém está sob algum tipo de proteção. Unidades de conservação de proteção integral (ao contrário das áreas de uso sustentável e terras indígenas) compreendem uma parte muito pequena de cada área de endemismo, variando de 0,29% a 11,7% (média de 4,8%) (SILVA et al., 1996). Por fim, os autores defendem que um sistema regional abrangente e consistente de áreas protegidas é essencial para neutralizar e amortecer os impactos dos ambiciosos planos de desenvolvimento para a região. As áreas de endemismo devem ser usadas como as unidades geográficas mais básicas para o planejamento de conservação. Novas unidades de conservação devem ser selecionadas com base em critérios como a complementaridade, flexibilidade e insubstituibilidade, de acordo com Pressey et al. (apud SILVA et al., 1996), além de estudos moleculares filogeográficos sobre espécies endêmicas e indicadoras (Moritz et al., 2000). O número e a extensão das unidades de conservação de proteção integral devem aumentar significativamente em todas as áreas de endemismo para que elas formem áreas nucleares para a conservação da biodiversidade na bacia (SILVA et al., 1996).

## 10 CONCLUSÃO

Muitos pesquisadores buscam explicar a alta biodiversidade tropical, especialmente na Floresta Amazônica. Dentre as teorias propostas até então, uma ganhou destaque pela polêmica causada no meio científico: a Teoria dos Refúgios Florestais. Inicialmente envolvendo apenas mudanças climáticas ocorridas durante o Pleistoceno, a teoria apresenta, atualmente, uma concepção mais ampla, reconhecendo mudanças paleoecológicas recorrentes nas áreas tropicais, durante um longo período geológico, inclusive em épocas anteriores ao Quaternário.

A partir do reconhecimento das áreas endêmicas na Floresta Amazônica, faz-se necessário maior esforço na conservação desta região, considerando-se que se caminha para a perda de grande parte da biodiversidade mundial nos próximos anos. O número e a extensão das unidades de conservação de proteção integral devem aumentar significativamente em todas as áreas de endemismo para que elas formem áreas nucleares para a conservação da biodiversidade na bacia.



## 11 REFERÊNCIAS

AB'SABER, A.N. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. **Paleoclimas**, São Paulo, n. 3, p. 1-19. 1977.

AB'SABER, A.N. The palioclimate and paleoecology of Brazilian Amazon. In PRANCE, G. T. **Biological diversification in the tropics**, New York, p. 41-59. 1982.

AB'SABER, A.N. in HAFFER, J. Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia. **Estudos avançados**, São Paulo, v. 6, n. 15, p. 7-39. 1992.

ALEIXO, A. Historical diversification of floodplain forest specialist species in the Amazon: a case study with two species of the avian genus *Xiphorhynchus* (Aves :Dendrocolaptidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, London, n. 89, p. 383–395. 2006.

ÁVILA PIRES, T.C.S. Lizards of Brazilian Amazonia. **Zoologische Verhandelingen**, Leiden, n. 299, p. 1-706. 1995.

BIGARELLA, J.J. Variações climáticas no quaternário e suas implicações no revestimento florístico do Paraná. **Boletim paranaense de Geografia**, Curitiba, UFPR, v.10, nº 5, p. 211-231. 1964.

BIGARELLA, J.J. Variações climáticas no Quaternário superior do Brasil e sua datação radiométrica pela datação do carbono 14. **Paleoclimas**, São Paulo, v.1, p.1-22. 1971.

BIGARELLA, J,J; PASSOS, E; HERRMANN, M.L.P; SANTOS, G.F; MENDONÇA, M; SALAMUNI,E; SUGUIO, K. **Estrutura e origem das Paisagens tropicais e subtropicais**, v.3. Editora da UFSC, Florianópolis, 2003. 552 p.

BORGES, Sérgio H.. Análise biogeográfica da avifauna da região oeste do baixo Rio Negro, amazônia brasileira. **Rev. Bras. Zool.**, Curitiba, v. 24, n. 4, 2007.

BRASIL, Ministério de Minas e Energia. **Amazônia Legal, Projeto RADAMBRASIL**. Rio de Janeiro. 1983.

BRASIL. Ministério do Meio-Ambiente. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente **Ecossistemas Brasileiros - Amazônia**. Disponível em: <<http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/amazonia.htm>>. Acesso em: 30 jun. 2009.

BROWN, K.S, Jr. **Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais**. Tese de Livre Docência. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 1979. 296 p.

BROWN, K.S.Jr.; AB'SABER, A.N. Ice age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. **Paleoclimas**, São Paulo, v. 5, p. 1-30. 1979.

BROWN, K.S.Jr. Paleoeecology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. – In: Prance, G.T. **Biological diversification in the tropics**, Columbia University Press, p. 255-308. 1982.

BURNHAM, R.J. e GRAHAM, A. The history of neotropical vegetation: new developments and status. **Ann. Missouri Bot. Gdn.**, vol. 86, p. 546-589. 1999.

BUSH, M.B. Amazonian speciation - a necessarily complex model. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 21, p. 5–17. 1994.

BUSH, M. B. On the interpretation of fossil *Poace* pollen in the lowland humid neotropics. **Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 5-17. 2002.

CHEVIRON, Z.A.; HACKETT, S.J.; CAPPARELLA, A.P. Complex evolutionary history of a Neotropical lowland forest bird (*Lepidothrix coronata*) and its implications for historical hypotheses of the origin of Neotropical avian diversity. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 36, p. 338-357. 2005.

COLINVAUX, P.A.; IRION, G.; RASANEN, M.E.; BUSH, M.B.; DE MELLO, J. A paradigm to be discarded: Geological and paleoecological data falsify the HAFER e PRANCE refuge hypothesis of Amazonian speciation. **Amazoniana - Limnologia Et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis, Amazonas**, v. 16. p. 609–646. 2001.

CRACRAFT, J. Cladistic analysis and vicariance biogeography. **American Scientist**, v. 71. p. 273-281. 1983.

CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. **Ornithological Monographs**, v. 36. p. 49-84. 1985.

CRACRAFT, J. 1994. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. **American Zoologist**, v. 34. p. 33-47. 1994.

CROLL, J. **Climate and Time**. New York: Appleton and Co, 1875. 388 p.

DARWIN, C. **A origem das espécies**. São Paulo: Edusp / Itatiaia, 1985. 366 p.

DAWSON, A. G. **Ice Age Earth: Late Quaternary geology and climate**. London: Routledge, 1992. 293 p.

DICK, C.W.; ROUBICK D.W., GRUBER, K.F.; BERMINGHAM, E. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. **Molecular Ecology**, v.13, p. 3775–3785. 2004.

GENTRY, A.H. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. **Oikos**, v. 63. p. 19-28. 1992.

HAFFER, J. Especiation in Amazonian birds. **Science**, v.165, p. 131-137. 1969.

HAFFER, J. Distribution of Amazon birds. **Bonner Zoologischen Beiträge**, v. 29, p. 38-78. 1978.

HAFFER, J. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. **Neotropical Ornithology**, v. 36. p.113-146. 1985.

HAFFER, J. Biogeography of Neotropical birds. In: T.C. Whitmore e G.T. Prance (eds.). **Biogeography and Quaternary history in tropical America**. Clarendon Press, Oxford, Reino Unido. 1987. p. 105-150.

HAFFER, J. Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. **Biogeographica**, v. 69, p. 15-45. 1993.

HAFFER, J. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: An overview. **Biodiversity and Conservation**, v. 6, p. 451–476. 1997.

HAFFER, J.. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 68, n. 4, p. 917-947. nov. 2008.

HAFFER, J. e PRANCE, G.T. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. **Amazoniana**, v. 16, p. 579–607. 2001.

HAFFER, J. e PRANCE, G. T. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **Estudos avançados**, v.16, n. 46, p. 175-206. 2002.

HALL, J.P.W. e HARVEY, D. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riodinid butterflies. **Evolution**, v. 56. P. 1489-1497. 2002.

HASTENRATH, S. **Climate and Circulation of the Tropics**. New York Atmospheric Sciences Library, 1988. 455 p.

HAUCK, P. A Teoria dos Refúgios Florestais e sua relação com a extinção da megafauna Pleistocênica: Um estudo de caso. **Estudos Geográficos** (UNESP), v.5, p. 121-134. 2008.

HAUCK, Pedro. A.; Tratz, E. A teoria dos Refúgios Florestais: Distribuição e evolução das paisagens ao fim do Pleistoceno. **Anais do XII EGAL**, p. 1-10. 2009.

HIRUMA, S.T. Revisão dos conhecimentos sobre o significado das linhas de seixos. **Revista do Instituto Geológico**, São Paulo, ano 27, n. 1/2. p. 53-64, jan. 2007.

HOOGHMSTRA, H. e VAN DER HAMMEN, T., Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. **Earth-Sci.Rev.**, v. 44, p. 147-183. 1998.

MARTINS, T.D. **Superfícies Aplainadas na Bacia Hidrográfica do Altíssimo Rio Tibaji**. Dissertação de Mestrado em Geografia. Departamento de Geografia. Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 2008. 92 p.

MAYR, E. **Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist**. Nova York: Columbia Univ. Press, 1942. 334 p.

MAYR, E. **Animal species and evolution**. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1963. 797 p.

MILANKOVITCH, M.M. **Canon of insolation and the ice-age problem**. Koniglich Serbische Akademic, Belgrade. 1941. 636 p.

MORITZ, C., PATTON, J.L., SCHNEIDER, C.J., SMITH, T.B. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 31. p. 533–563. 2000.

MORLEY, R.J. **Origin and evolution of tropical rain forests**. New York, 362 p. 2000.

MORRONE, J.J. On the identification of areas of endemism. **Systematic Biology**, v. 43, p. 438-441. 1994.

MORRONE, J.J. e CRISCI, J.V. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 26, p. 373-401. 1995.

NELSON, B.W.; FERREIRA, C.A.C., DASILVA, M.F.; KAWASAKI, M.L. Endemism centers, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. **Nature**, v. 345, p. 714–716. 1990.

PRANCE, G.T. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics – **Ann. Missouri Bot. Gard** , v.69, p. 594-624. 1981.

PRANCE, G.T. **Biological diversification in the tropics**. New York: Columbia University Press, pp. 137-158. 1982.

RON, S.R. Biogeographic area relationship of lowland neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 71, p. 379-402. 2000.

SALATI, E.; SANTOS, A.A. e KLABIN, I. Temas ambientais relevantes. **Estudos avançados**, v.20, n.56, p. 107-127. 2006.

SALO, J. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. — **Annales Zoologici Fennici**, v. 24, p. 203–211. 1987.

SALGADO-LABOURIAU, M.L. **História ecológica da Terra**. São Paulo: Edgar Blücher, 1994. 307 p.

SILVA, J.M.C. e OREN, D.C. Application of parsimony analysis of endemism (PAE) in Amazon biogeography: an example with primates. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 59. p. 427-437. 1996.

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

SILVA, J.M.C., RYLANDS, A.B., FONSECA, G.A.B. O Destino das áreas de endemismo da Amazônia. **Megadiversidade**, Belo Horizonte, v. 1, n. 1, p. 124-131. 2005.

SMITH, T.B., SCHNEIDER, C.J., HOLDER, K.. Refugial isolation versus ecological gradients. **Genetica**, v. 112, p. 383–398. 2001.

SOLOMON, S.E., BACCI, M.Jr., MARTINS, J.Jr, VINHA, G.G, MUELLER, U.G.. Paleodistributions and Comparative Molecular Phylogeography of Leafcutter Ants (*Atta* spp.) Provide New Insight into the Origins of Amazonian Diversity. **PLoS ONE**, v.3, n. 7, p. 2738. 2008

SUGUIO, K. **Geologia do Quaternário e Mudanças Ambientais: (passado + presente = futuro?)**. São Paulo: Paulo's Comunicação e Artes Gráficas. 2001. 366p.

TRICART, J. Existence au Quaternaire de periods sèches em Amazonie et dans lês régions voisines. – Ver. **Geomorph. Dynam**, v. 223, p. 145-158. 1974.

TRICART, J. Influence des oscillations climatiques récents sur le modelé en Amazonie Orientale (Région de Santarém) d'après les images radar lateral – *Zeitsch. Für Geomorph*, v. 19, p. 140-169. 1975.

TYLER, H., BROWN, K.S.Jr. e WILSON, K. **Swallowtail butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation.** Scientific Publishers, Gainesville. 1994.

VANZOLINI, P.E. e WILLIAMS, E.E. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). – *Arq. Zool. São Paulo*, v. 19, p. 1-298. 1970.

VANZOLINI, P. E.. Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul tropical. **Estudos Avançados**, São Paulo, v. 6, n. 15, p. 41-65. ago. 1992.

VIADANA, A.G. **A teoria dos refúgios florestais aplicada ao estado de São Paulo.** Edição do autor. Rio Claro, 2002. 71p.

WALLACE, A.R. On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 20, p. 107-110. 1852.

WWF-BRASIL. **Amazônia.** Disponível em:

<[http://wwf.org.br/natureza\\_brasileira/biomas/bioma\\_amazonia](http://wwf.org.br/natureza_brasileira/biomas/bioma_amazonia)>. Acesso em: 30 jun. 2009.

## 12 ANEXOS

## 12.1 Anexo A: Divisões do Período Quaternário. Fonte: Suguio (2001).

PERÍODO	EPOCA	CLASS. MAGNETO-ESTR.	IDADE X 10 <sup>3</sup> ANOS	ESTÁGIO ISOTÓPICO	GLACIAÇÃO ALPINA (ANDAR)	GLACIAÇÃO LAURENCIANA (ANDAR)	GLACIAÇÃO INGLESA (ANDAR)	GLACIAÇÃO ESCANDINAVA (ANDAR)	ZONA PALINO-LÓGICA DO NORTE DA EUROPA	GLACIAÇÃO ITALIANA AND. SUBAN.										
QUATERNÁRIO	Holoceno	[Barra preta]	[Barra preta]	1	Flandriano	Recente	Flandriano	Flandriano	Recente	Versiliano										
					Subatlântico	Atlântico	Transição Boreal													
					Pleistoceno Superior	Brunhes	[Barra preta]	10	2		Glacial Würm Superior	Glacial Wisconsiniano	Devensiano Superior	Denekamp Hengelo	Dryas + novo Alleröd					
															Dryas + velho Bolling					
									3		Glacial Médio		Devensiano Médio	Weichseliano	Moer-shoofd					
															4	Glacial Inferior	Devensiano Inferior	Weichseliano	Odderade	
																			5a	5c
									5e		Ig. Riss-Würm		Ig. Sangamoniano	Ipswichiano	Femiano	Tirreniano				
									Pleistoceno Médio		[Barra preta]		[Barra preta]	200	7	Glacial Riss	Glacial Illinoiano	Wolstoniano	Saallano	
															9	Ig. Mindel-Riss	Ig. Yarmouthiano	Hoxniano	Holsteiniano	
	Glac. Mindel	Gl. Kansaniano	Angliano	Elsteriano																
	11	Interglacial Günz-Mindel	Interglacial Aftoniano	13	Cromeriano	Beestoniano	Pastoniano	"Cromeriano"		Noordber.										
										Rosmalen										
										Westerhov										
										Waardenb										
									Leedam											
	19	Ig. Glac. Günz	Ig. Nebraskiano	Baventiano	Menopiano	Siciliano														
							Ig. Danúbio-Günz	Antiano	Waaliano	Emiliano										
	Pleistoceno Inferior	[Barra preta]	[Barra preta]	1500	Glacial Danúbio	Thurniano	Eburoniano	[Barra preta]	[Barra preta]	Selinuntiano	Santer-niano									
Olduvaiiano										Jaramillo	Maruyama									

**12.2 Anexo B:** Configuração das paisagens durante o máximo glacial.  
 Fonte: Ab'Sáber (1977).





Rio Claro, 15 de outubro de 2009.

---

Orientador: Prof. Dr. José Chaud Netto

---

Graduando: Wagner Paschoal de Andrade Antonio