

Capítulo 12

Biogeografia (primeira parte)

Biogeografia é mais um dos termos que, em Biologia, podem ter diferentes conceitos e definições, assim como foi visto, em relação ao termo espécie. Em obras distintas, contemporâneas - sobre Botânica, Zoologia, Sistemática, Evolução, Ecologia e Geografia -, podem ser encontrados capítulos sobre “Biogeografia”, totalmente diferentes, com enfoques diversos. Poder-se-ia indagar, inclusive, se “Biogeografia” seria uma disciplina com um conjunto de princípios teóricos e metodológicos próprios. Um pouco sobre a história da Biogeografia poderá auxiliar a elucidar as razões para essa dúvida.

A biogeografia principiou com a documentação das distribuições dos organismos, o que levou ao reconhecimento das regiões fito- e zoogeográficas do mundo, sendo denominada **Biogeografia Descritiva**. Os registros das localidades de ocorrência das espécies foram plotados em mapas, resultando nos padrões de distribuição das plantas e dos animais. Por exemplo, com base nas informações obtidas com a distribuição das aves, um ornitólogo, Sclater (1858), dividiu o mundo em regiões: **NOVO MUNDO - Neártica e Neotropical; VELHO MUNDO - Paleártica, Etiópica, Índica e Australiana**. Wallace (1876) apresentou uma mapa ligeiramente modificado em relação ao de Sclater e que se tornou extremamente difundido. A **Biogeografia Descritiva** considera apenas as espécies no espaço (**FORMA + ESPAÇO**), e a designação mais apropriada para essa abordagem seria **distribuição geográfica**.

Posteriormente, desenvolveu-se a **Biogeografia Interpretativa**, que procura sintetizar o conhecimento, buscando hipóteses explicativas e previsões sobre as distribuições. Humboldt, no início do século XIX, coletou plantas no vulcão Chimborazo, no Equador. Traçou linhas isométricas, dividindo o vulcão em faixas altitudinais. Identificou as plantas, tabulou as ocorrências de acordo com as isolinhas e analisou as interrelações. Como resultado desse estudo, publicou um trabalho (Humboldt, 1808) onde concluiu que existia uma sucessão altitudinal. Cada zona resultante do mapeamento foi denominada de zona fisionômica. Denominou esse método analítico de “Aritmética Botânica”.

Em 1820, outro botânico, Augustin Pyrame De Candolle (1778-1841) realizou um estudo extenso da flora da França. Aplicou a aritmética botânica de Humboldt e procurou responder a duas questões básicas em relação à distribuição:

1- Por quê uma determinada espécie **aparece** em um determinado local? Para De Candolle, a resposta poderia ser encontrada se fosse analisada a história da terra, considerando-se os aspectos geológicos e geográficos. Considerou que, em muitos casos, as causas físicas responsáveis pelas distribuições distintas já teriam deixado de operar. A esse tipo de análise, denominou estudo das “**habitações**” ou “**geografia botânica**”. Atualmente, essa área é denominada **Biogeografia Histórica**.

2- Por quê uma determinada espécie **vive e cresce** em um determinado local? De Candolle concluiu que esses fatos poderiam estar relacionados com os fatores climáticos locais, como por exemplo, temperatura, tipo de solo, quantidade de luz e água. Observou que, provavelmente, as causas determinantes da distribuição, segundo esse enfoque, poderiam ser as mesmas desde o início. A esse tipo de análise, denominou estudo das “**estações**” ou “**topografia botânica**”. É evidente que os fatores citados por De Candolle são os responsáveis pela “ecologia” das espécies, entretanto esse termo só seria criado alguns anos mais tarde, por Haeckel. O estudo das estações é denominado, atualmente, de **Biogeografia Ecológica**.

Um termo muito utilizado em biogeografia, **espécie endêmica**, foi criado por De Candolle, sendo empregado para designar a “**espécie que é oriunda do local onde é encontrada, sem resultar de importação ou imigração**”. Mais tarde, De Candolle (1838) reconheceu 20 regiões botânicas no globo. Wallace (1876) havia subdividido cada uma das 6 regiões de Sclater em 4 sub-regiões. Essas 24 sub-regiões praticamente coincidem com as 20 regiões de De Candolle, a saber: 1- Hiperbórea, regiões geladas; 2- Européia; 3- Mediterrânea; 4- Siberiana; 5- Oriental; 6- Índia e seu arquipélago; 7- China, Indochina e Japão; 8- Austrália; 9-10-11- Partes da África. 12. Canárias. 13-14- América do Norte, abaixo da região Hiperbórea; 15- Antilhas; 16- México; 17- América do Sul Inter-tropical; 18- Chile; 19- Brasil austral e Argentina; 20- Terras Magelânicas. Posteriormente, outros botânicos subdividiram, ainda mais, as regiões de De Candolle. Por exemplo, Good (1964) reconheceu 37 regiões florísticas no mundo.

A **Biogeografia Ecológica** se preocupa com os mecanismos que mantêm ou alteram a distribuição dos organismos. Estuda a dinâmica das biotas. Considera, como no caso da biogeografia descritiva, as espécies no espaço, e os fatores que influenciam esse espaço e as espécies que nele habitam, em um determinado instante. Considera, portanto, apenas **forma + espaço**. É importante ressaltar que, apesar de estudar a dinâmica das biotas, a biogeografia ecológica possui um conceito estático. A biogeografia ecológica analisa os

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 12: Biogeografia (primeira parte) parâmetros populacionais existentes em um gradiente ambiental. Os gradientes podem ser relativos a diversas condições ambientais, por exemplo temperatura e salinidade, ou gradientes de recursos, por exemplo disponibilidade de alimentos e locais de reprodução. Se uma espécie apresenta tolerância a uma grande variação de salinidades, serão denominadas eurihalinas, caso contrário ela é denominada estenohalina. Considerando-se temperatura, será denominada euritêmica ou estenotêmica.

Ao se analisar um **mapa de distribuição de biomas**, por exemplo no continente americano, pode ser observado que estão sendo consideradas as **adaptações ao meio**, e não as afinidades de parentesco entre as espécies. Pode ser notado, ainda, que regiões distantes, mas com climas semelhantes, apresentam biomas semelhantes.

A **Biogeografia Histórica** analisa a origem e a relação entre as biotas. Estuda as distribuições espaciais e temporais. Considera, portanto, **forma + tempo + espaço**. Segundo alguns autores, esses três componentes deveriam ser considerados para a definição do termo Biogeografia. Como para a obtenção da informação “forma + tempo” é necessária a colaboração da Sistemática, a Biogeografia Histórica se relaciona intrinsecamente com essa área (Figura 12.1).

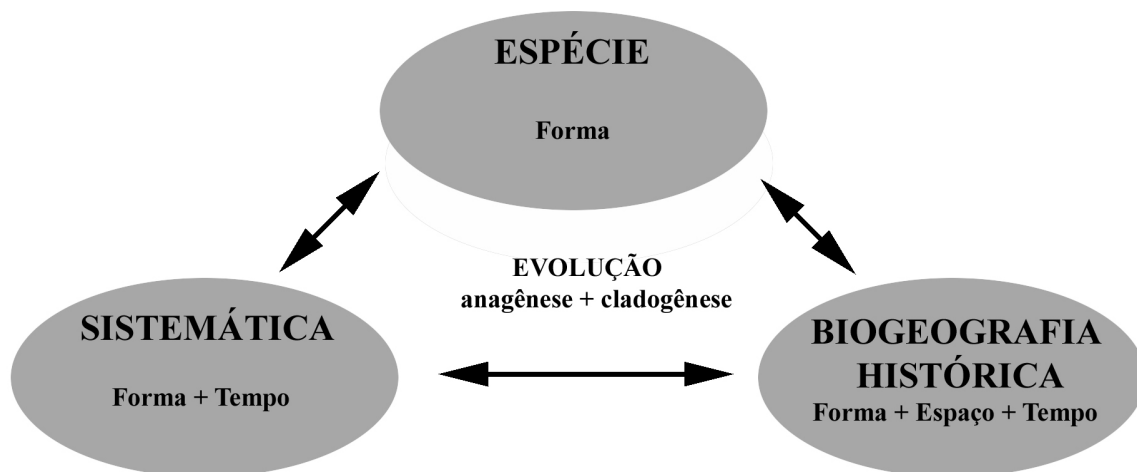


Figura 12.1. Relações entre espécies, sistemática e biogeografia histórica.

Alguns termos são muito empregados em biogeografia, serão citados ao longo desse capítulo, e talvez seja proveitoso introduzir, neste ponto, um pequeno glossário, com definições:

ALOPATRIA - ocorrência de populações ou espécies em áreas geográficas mutuamente exclusivas (Fig. 12.2-3).

CENTRO DE ORIGEM - local onde novas espécies se originam, a partir de outras pré-existentes.

DISPERSÃO - tendência que os organismos apresentariam para ampliar a sua área de distribuição.

DISTRIBUIÇÃO - inferência da área onde a espécie pode ser encontrada, com base na totalidade das ocorrências amostradas.

ENDÊMICO, AUTÓCTONE OU NATIVO - que é oriundo do local onde é encontrado, sem resultar de importação ou imigração.

INTRODUZIDO OU ALÓCTONE - que não é originário do local onde habita.

OCORRÊNCIA - registro do local onde os indivíduos de uma espécie são encontrados.

PARAPATRIA - ocorrência de populações ou espécies em contato geográfico, sem sobreposição (Fig. 12.2-2).

REFÚGIOS - locais nos quais as espécies sobreviveram, enquanto se extinguíam em outras áreas.

RELICTUAL - ocorrência de uma espécie, ou grupo de espécies, que persiste em apenas alguns locais da distribuição geográfica originalmente ocupada no tempo passado, devido à extinção na maior parte da sua distribuição anterior.

SIMPATRIA - ocorrência de populações ou espécies em uma mesma área geográfica (Fig. 12.2-1).

VICARIÂNCIA - ocorrência geográfica descontínua (alopátrida ou parapátrida) do mesmo táxon, ou de táxons relacionados.

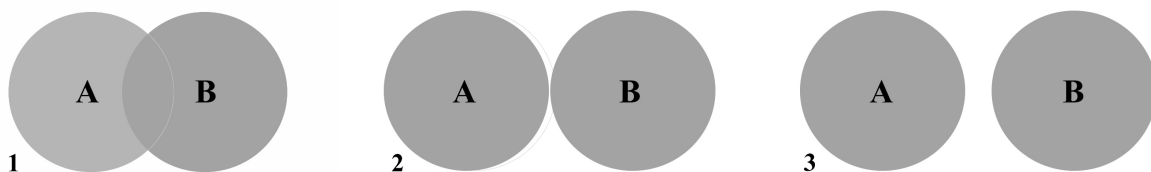


Figura 12.2. Alguns tipos possíveis de distribuição para duas espécies, A e B: (1) Simpatria, área de sobreposição, interseção de A e B diferente de 0 ($A \cap B \neq 0$); (2) Parapatria e (3) Alopatria, interseção de A e B nula ($A \cap B = 0$).

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 12: Biogeografia (primeira parte)
Assim como existem as escolas de sistemática, também existem as escolas de **Biogeografia Histórica**, e que acompanham as bases filosóficas das primeiras.

1- **Biogeografia Evolutiva**. Embora vários conceitos já estivessem em uso por vários autores pré-evolucionistas (Linnaeus, Buffon, De Candolle) e evolucionistas, como o próprio Darwin, as bases teóricas dessa escola foram estabelecidas por Wallace, em dois livros: 1876, *The Geographical Distribution of Animals* e 1881, *Island Life*. Essa escola fundamenta-se na existência de **centros de origem**, ou seja, centros geradores de fauna e flora, a partir dos quais os organismos apresentariam **dispersão**. Ao longo do processo de dispersão, as espécies poderiam se especiar. Dessa forma, as espécies originais, ou as espécies descendentes, se espalhariam, pelo mundo. Para Wallace, assim como para Darwin, o modelo principal de especiação seria a especiação filética (mudanças lentas e graduais, dentro de uma mesma linhagem). Cada espécie poderia se dispersar até encontrar uma barreira (Figura 12.3). Se ela não conseguisse atravessar a barreira, ficaria detida. Caso contrário, prosseguiria sua dispersão até encontrar outra barreira. E assim por diante. Wallace admitia, também, a existência de **pontes intercontinentais** para explicar a distribuição em continentes atualmente separados. Para explicar a distribuição de espécies atuais, os seguidores dessa escola, frequentemente, utilizam-se da distribuição de fósseis.

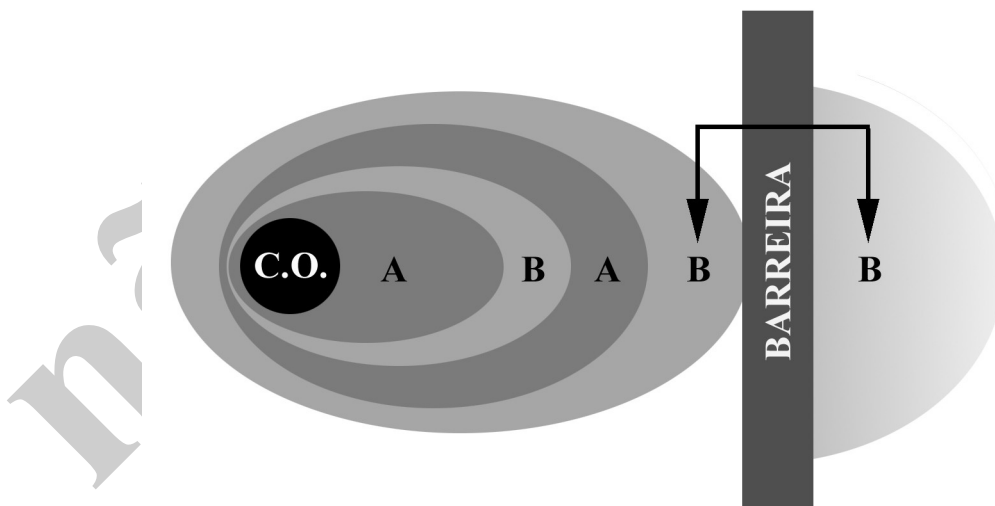


Figura 12.3. Dispersão de das espécies **A** (cinza escuro) e **B** (cinza claro), a partir do centro de origem (**C.O.**). Alguns indivíduos de **B** conseguem ultrapassar a barreira, e prosseguem a dispersão. A espécie **A** foi contida pela barreira.

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 12: Biogeografia (primeira parte)
Darlington (1957), reviu e ampliou a base teórica da escola de biogeografia evolutiva, mantendo a premissa básica de que os organismos tendem a se dispersar, a partir de centros de origem. A evolução seria progressiva, havendo pulsos com substituição dos organismos (Figura 12.4).

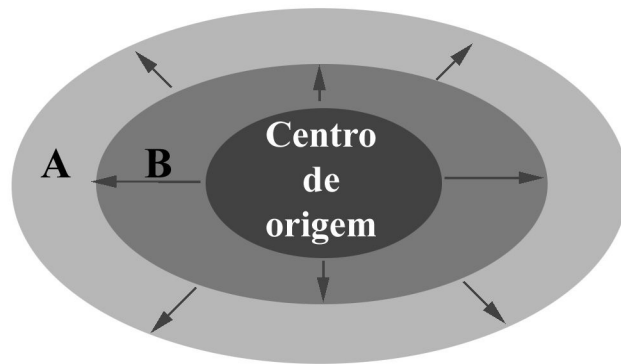


Figura 12.4. Dispersão a partir do centro de origem e pulsos. Espécie A, “mais primitiva”, deslocada para a periferia da distribuição pela espécie B, “mais evoluida”. Adaptado de Darlington, 1957.

Os membros mais primitivos estariam localizados na periferia, sendo deslocados pelos membros mais derivados (Figura 12.4). Os potenciais de dispersão e de colonização de cada espécie é que determinariam as possibilidades de disseminação. Assim, cada espécie possuiria uma história exclusiva.

A localização do centro de origem de um grupo poderia ser indicada por dados de paleodistribuição e de distribuição atual (Darlington, 1957; Briggs, 1987), coincidindo com:

- 1) A área de ocorrência dos fósseis mais antigos. Isso está de acordo com o modelo de centro de origem, pois é evidente que as primeiras espécies apareceriam, inicialmente, nos limites do centro de origem, e só apresentariam dispersão posteriormente, possibilitando a origem de fósseis mais recentes.

- 2) O local onde se distribuem as espécies de origem mais recente, ou seja, as espécies mais derivadas. As espécies mais novas tenderiam a deslocar as mais antigas, obrigando-as a migrar para outras regiões onde encontrariam menor competição. Isso também está de acordo com o modelo de centro de origem, uma vez que é no centro de origem que se formariam as novas espécies. As espécies mais antigas persistiriam em ambientes periféricos, “mais primitivos” ou com condições mais inóspitas, onde a competição seria menor. As espécies mais “evoluidas” ou seja, mais derivadas,

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 12: Biogeografia (primeira parte) permaneceriam em ambientes com condições “mais amenas”.

3) O local onde ocorreria maior diversidade, ou seja, o maior número de espécies atuais. Isso também está de acordo com o modelo de centro de origem. O maior número de espécies permaneceria concentrado no centro de origem. Com a dispersão, haveria competição, extinções e substituição de fauna em direção à periferia, com concomitante redução no número de espécies.

Frequentemente, o centro de origem de um mesmo grupo, obtido segundo esses diferentes critérios, localiza-se em áreas diferentes.

Além desses três critérios citados, na literatura existem muitas outras propostas de critérios para indicar a localização dos centros de origem. Cain (1944) listou e reviu 13 desses critérios. Concluiu que não havia base biológica para aceitar nenhum deles. Afirmou, ainda, que os estudiosos das distribuições das plantas e animais mal sabiam distinguir fatos de ficção.

Para Darlington, a dispersão poderia se dar de três modos diversos:

1- Por “deslocamentos aparentes” (Figura 12.5-1). Ao se expandir ao máximo, a espécie A, originada no local 1, alcançaria uma barreira. Posteriormente, ela poderia regridir, permanecendo apenas no local 4. Como ela teria surgido em 1, e teria permanecido apenas em outro local, 4, daria a impressão de que ela teria caminhado, de 1 para 4. Com esse tipo de raciocínio indutivo, é possível explicar qualquer distribuição, pois basta postular, subjetivamente, deslocamentos e extinções. A dispersão leva à regressão infinita, sendo possível afirmar que A4 veio de A1. Entretanto, A poderia ter vindo de qualquer outro local, ou poderia ter estado sempre no local 4 (Figura 12.5-2).

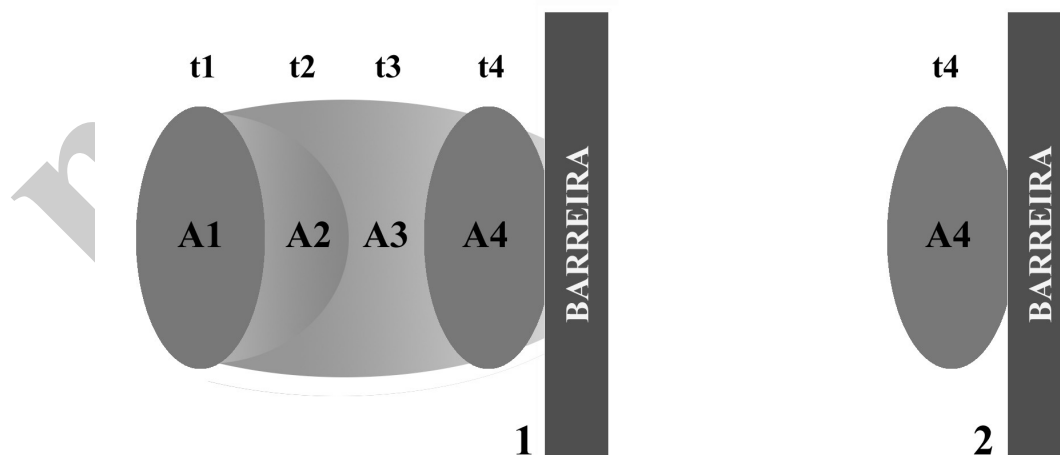


Figura 12.5. “Deslocamento aparente” da espécie A, do local 1 para o 4, a partir da diminuição de uma distribuição anterior mais ampla, A3 (t = tempo).

2. Por Vicariância (Figura 12.6). Pode ocorrer que, quando uma população estiver no máximo de sua expansão, apareça uma barreira, que não existia antes, e divide a população em duas subpopulações. Após isolamento, podem se originar duas novas espécies. Cabe recordar que esse é o modelo ortodoxo de especiação. A barreira pode persistir ou não.

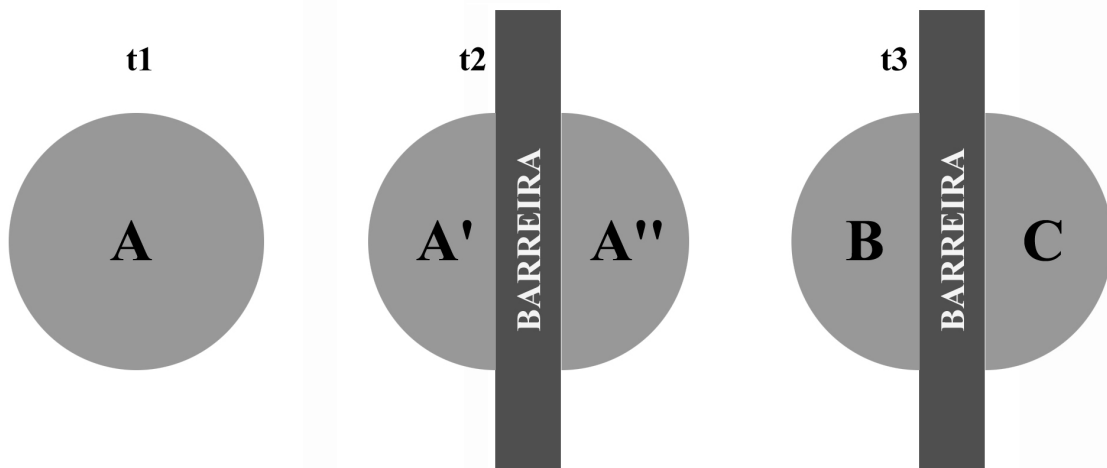


Figura 12.6. Diferenciação de duas espécies, B e C, pelo surgimento de uma barreira dividindo a população ancestral A. As espécies-irmãs B e C são espécies vicariantes ($t =$ tempo).

1. “Dispersão propriamente dita” (Figura 12.7). Pode também ocorrer que já existia uma barreira. Uma espécie A poderia expandir a sua distribuição até alcançar um máximo. Acidentalmente, alguns elementos da espécie A conseguiriam transpor a barreira e passariam para o outro lado, onde novamente atingiriam um máximo de expansão. Devido ao isolamento, poder-se-iam originar duas espécies, uma de cada lado da barreira. O exemplo clássico para esse modelo é a dispersão através do Estreito de Bering.

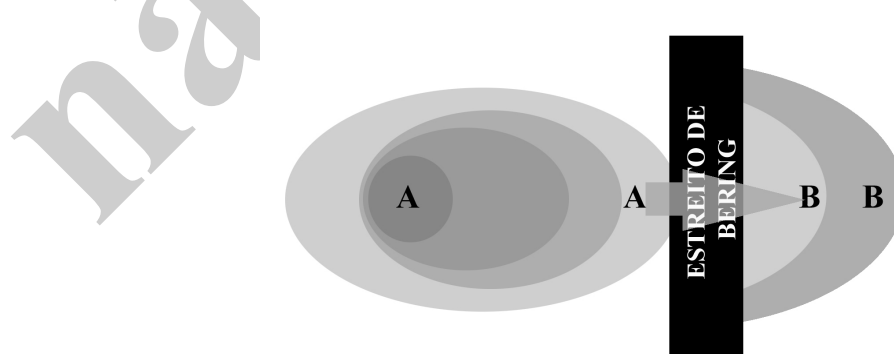


Figura 12.7. “Dispersão” de alguns elementos de através do estreito de Bering, resultando, após um período de isolamento, em duas espécies, uma de cada lado da barreira.

Portanto, disjunção poderia ser explicada de duas maneiras, por dispersão (Figura 12.7) ou por vicariância (Figura 12.6). A diferença fundamental entre as duas situações é que na dispersão a barreira é mais antiga que a população, e na vicariância a barreira possui uma idade mais recente, sendo o seu surgimento que acarreta a disjunção. O resultado final, no entanto, é semelhante, podendo levar ao aparecimento de duas espécies, uma de cada lado da barreira. Uma terceira maneira de explicar a disjunção, seria por extinção de parte (ou partes) da população em uma área (ou várias áreas) da distribuição original.

Cabe aqui fazer um parênteses, pra fazer algumas considerações sobre distribuições disjuntas. Na literatura, há relatos de uma mesma espécie apresentar distribuição alopátrida. Esse padrão de distribuição é denominado disjunto. Como foi visto acima, essa disjunção pode ser resultante de dispersão, vicariância ou de extinções em grande parte da distribuição pretérita, originando uma distribuição relictual. Entretanto, outro ponto deve ser considerado. Será que as populações disjuntas pertencem, realmente, a uma mesma espécie, ou seriam espécies distintas, ainda não reconhecidas como tal? Sabe-se da existência de espécies distintas, mas muito semelhantes, que diferem em detalhes mínimos. São denominadas espécies crípticas. O não reconhecimento dessas espécies subestima a diversidade do grupo e compromete a análise biogeográfica. Esses comentários procuram mostrar a importância de um bom conhecimento sistemático, com base filogenética, para servir de embasamento para qualquer consideração biogeográfica.

Darlington (1957), propôs um padrão principal de distribuição dos animais, terrestres, com base no estudo realizado com vertebrados (Figura 12.8).

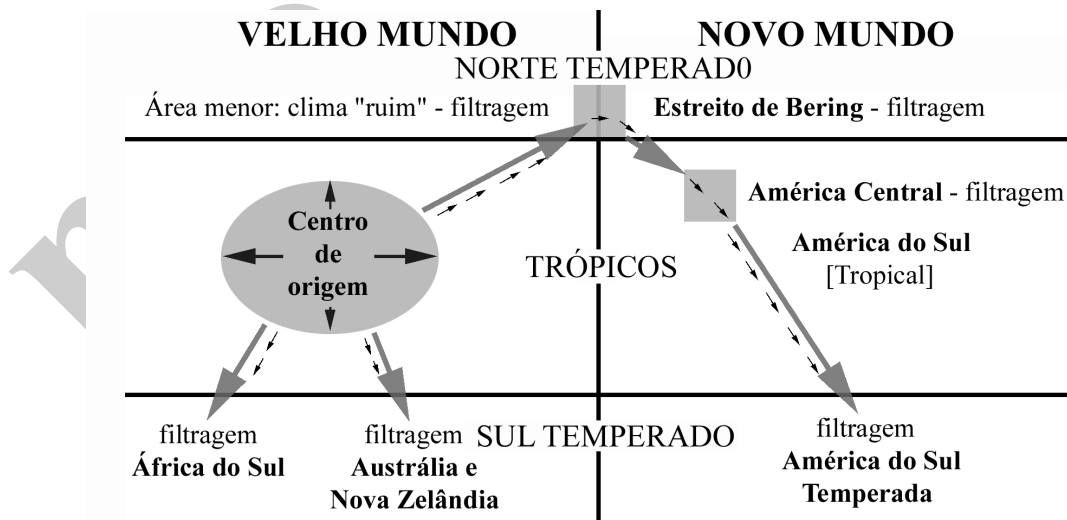


Figura 12.8. Padrão geral da distribuição dos animais, a partir de um centro de origem localizado nos trópicos do Velho Mundo, segundo Darlington (1957).

A principal crítica ao conceito de centro de origem é que não existem explicações sobre as razões pelas quais se originariam essas inúmeras espécies nos centros de origem, sem ocorrência de isolamento geográfico das subpopulações. Deve ser ressaltado, mais uma vez, que o processo de especiação mais frequente, segundo os próprios defensores da Biogeografia Evolutiva, é o modelo ortodoxo ou por alopatria (e.g., Mayr, 1969, Mayr & Ashlock, 1991).

Outra crítica é que, dessa forma, a Biogeografia Histórica deixa de ser histórica, uma vez que a história seria sempre a mesma, independente do grupo de organismos considerado. Os estudos seriam realizados apenas para comprovar o mesmo padrão. Faltaria apenas analisar o por quê de uma espécie ocorrer em determinado local e isso, com já foi visto, é função da Biogeografia Ecológica.

MacArthur & Wilson (1963) publicaram um trabalho sobre *Biogeografia do Equilíbrio Insular*. Tentaram quantificar algumas das idéias já abordadas por Darlington (1957) sobre a maior diversidade em áreas maiores do que em áreas menores da terra (Figura 12.9). MacArthur e Wilson consideraram que a dispersão, a partir do centro de origem, sofreria influência das distâncias e dos tamanhos das áreas, além de outros parâmetros, como taxa de migração para as ilhas, taxas de extinção dentro das ilhas e número de espécies presentes. A análise da distribuição, vista dessa forma, torna-se muito complexa, e os dois autores introduziram técnicas matemáticas para analisar as diversas variáveis. Críticas começam a surgir a partir do início da década de setenta, com base em resultados observados que contrariavam aqueles previstos pelo modelo teórico.

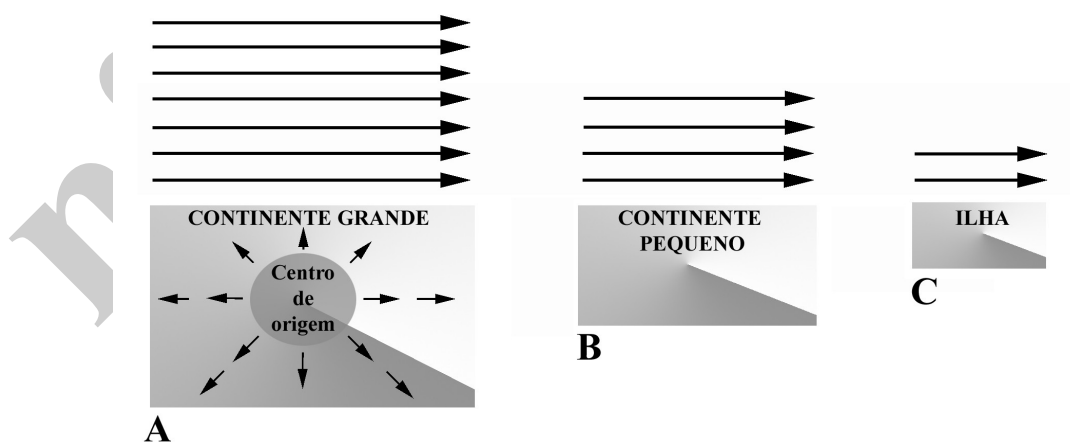


Figura 12.9. Modelo de dispersão para ilhas, a partir de um grande continente. A- Centro de dispersão, a partir do centro de origem; as espécies emigram ou desaparecem. B- Recepção contínua de espécies do grande continente. C- Poucas espécies conseguem se estabelecer, pois a taxa de extinção é muito elevada. (adaptado de Darlington, 1957)

Teoria dos Refúgios. A Amazônia sempre foi considerada um centro de diversificação da fauna e flora sulamericana. As principais razões apontadas para essa megadiversidade, estariam relacionadas com a estabilidade do clima (temperatura e pluviosidade elevadas) e da própria floresta. Não se fazia referência ao isolamento geográfico. Entretanto, no fim dos anos sessenta, início dos setenta, esse ponto de vista sofreu uma profunda alteração.

Em 1969, Haffer, geólogo e ornitólogo amador, publicou na renomada revista *Science* a base da teoria dos refúgios na Amazônia. Logo em seguida, outros artigos foram publicados, apresentando idéias semelhantes, ou ampliando os dados: Vanzolini & Williams (1970), com estudo em lagartos do gênero *Anolis*; Haffer (1974), com revisão de tucanos e galbulídeos. Haffer trabalhou em prospecção de petróleo na Amazônia. Verificou que, em vários locais, nas camadas dos testemunhos de sondagem aparecia pólen com origem diferente, de plantas de mata e de plantas de formação aberta, indicando alternância de climas úmido e seco. A duração de cada ciclo foi datada em cerca de 5000 a 10000 anos. Em testemunhos de outras localidades, não havia indícios dessa alternância (Figura 12.10).

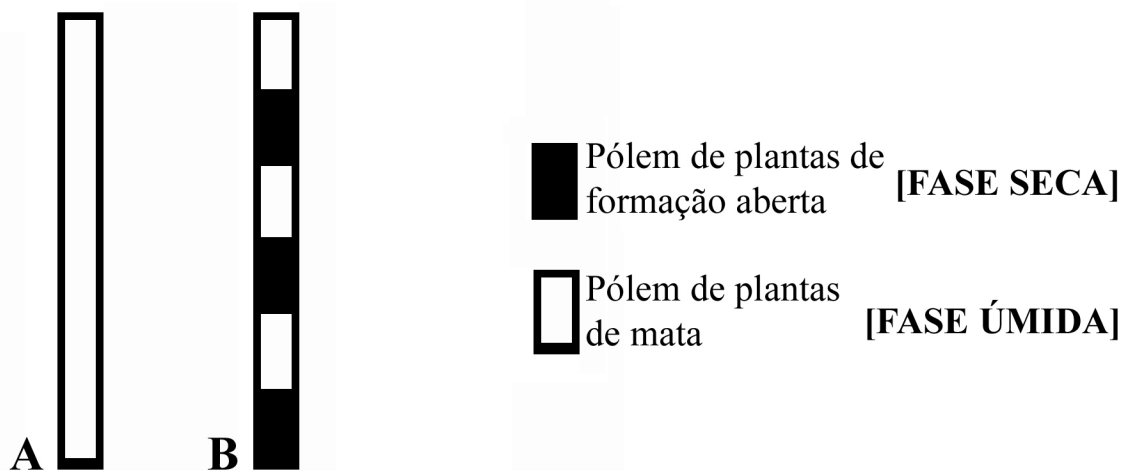


Figura 12.10. Dois testemunhos de sondagens na Amazônia. A, sem indícios de alternância climática (só fase úmida, **refúgio**); B, com indício de alternância climática (fases úmidas e secas).

Haffer concluiu que houve uma série de mudanças climáticas drásticas na América do Sul. Em certos lugares, a chuva não era suficiente para sustentar uma mata, e esta dava lugar à formação aberta. Entretanto, outros lugares sempre foram cobertos por matas, e atuariam como refúgios para onde poderiam se deslocar os organismos adaptados à vida na mata. Haffer chegou a duas conclusões (Figura 12.11): 1- em um período semi-árido, a mata se fragmentaria e cada população, que era única, seria subdividida e isolada, permanecendo

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 12: Biogeografia (primeira parte) restrita às áreas de mata; 2- as espécies “se modificariam” nos refúgios”. Dessa forma, quando da ocorrência de outra fase úmida as novas espécies, originadas nos refúgios, se dispersariam e passariam a viver em simpatria. Esse modelo explicaria o grande número de espécies nas florestas tropicais. A especiação passaria a ser um processo muito rápido - 5000 a 10000 anos -, o período de duração de cada ciclo úmido/árido. Segundo esse modelo, seria apenas possível estudar a biogeografia das espécies mais recentes, uma vez que a história relativa a um ciclo mais antigo seria apagada pelo ciclo subsequente.

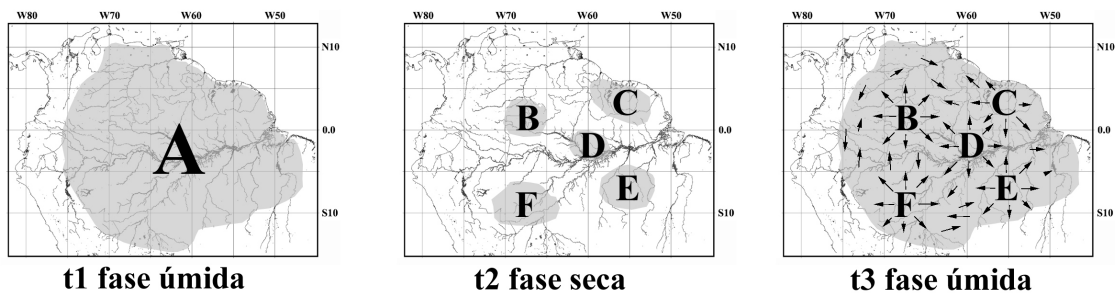


Figura 12.11. Modelo de especiação na Amazônia, por refúgios (explicação no texto).

Duas críticas fundamentais podem ser feitas à Teoria dos Refúgios:

1. Os cladogramas correspondentes aos fenômenos de especiação ocorridos nos refúgios deveriam apresentar politomias. Isso porque, de acordo com o modelo, ocorreria uma segregação simultânea das subpopulações, que alcançariam a diferenciação independentemente (Figura 12.12-1). Entretanto, a ocorrência de sinapomorfias entre as espécies são uma indicação de que o isolamento de todas as subpopulações não teria sido simultâneo (Figura 12.12-2). A fragmentação poderia ocorrer em etapas subsequentes, com quebras e isolamento sucessivos das populações. Sendo assim, o modelo dos refúgios não diferiria do modelo de vicariância. Um problema da teoria dos refúgios é se o período dos ciclos (5000 a 10000 anos) tornaria possível vários processos de especiação em um mesmo clado.

2. É importante notar que o modelo se baseia em duas conclusões de Haffer. A primeira (fragmentação da mata) é factual, e está bem embasada pela documentação geológica. A segunda (ocorrência de especiação nos refúgios) é uma hipótese conjectural, carecendo de comprovação. Não existe metodologia para testar essa hipótese. Os refúgios são decorrentes das flutuações climáticas, mas não são, necessariamente, os causadores das especiações e da diversidade.

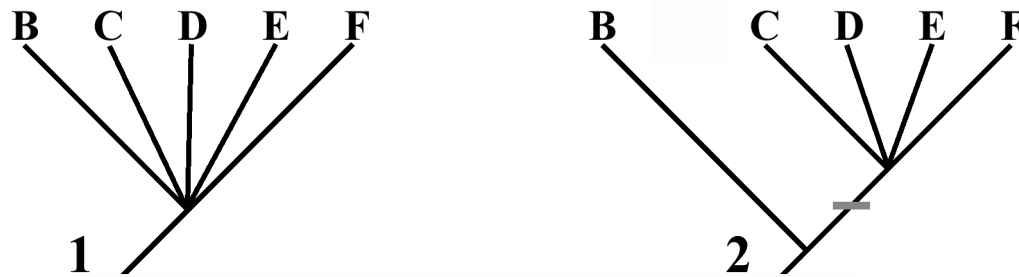


Figura 12.12. 1 - Cladograma esperado, segundo modelo dos refúgios. 2 - Uma única sinapomorfia apresentada por duas ou mais espécies altera o cladograma, indicando que o isolamento não foi simultâneo, mas podem ter ocorrido quebras sucessivas. Ver explicação no texto.

2- Biogeografia Filogenética (Hennig, 1950 e 1966)

Para Hennig, o estudo da biogeografia histórica deveria se basear em um **estudo filogenético** do grupo considerado. Hennig continuou a utilizar as idéias de **dispersão e centro de origem**, mas levou em conta a **deriva continental**. Para esse autor, **a dispersão e a especiação ocorreriam simultaneamente**. Assim, o centro de origem, ou de dispersão, seria coincidente com o local de ocorrência do grupo com mais caracteres no estado plesiomórfico (grupo “mais primitivo”, mais antigo). A isso denominou **Regra da Progressão** (Figura 12.13).

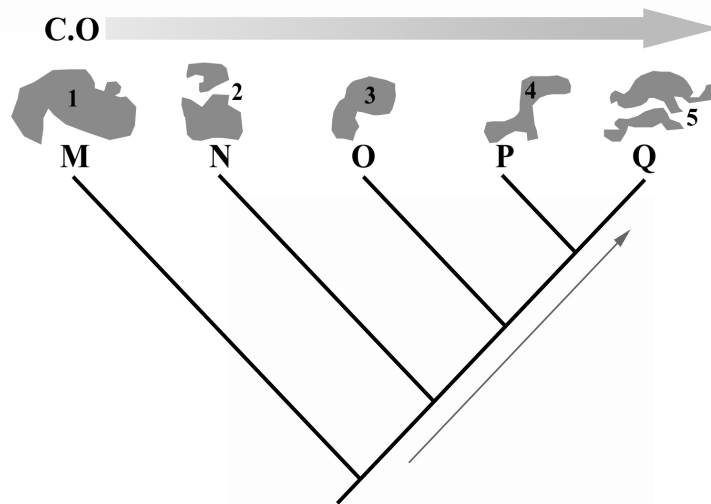


Figura 12.13. Cladograma mostrando a Regra de Progressão de Hennig. Os locais 1 a 5 correspondem a ilhas de um arquipélago, com espécies endêmicas. O centro de origem estaria localizado em 1. As espécies mais derivadas, em 4 e 5. A seta paralela ao cladogram indica a série de transformação e progressão. A seta (cinza) indica a direção da dispersão, a partir do centro de origem (C.O), de oeste para leste.

Para Hennig, as espécies que permanecessem no centro de origem seriam as mais primitivas, ao contrário do que é postulado pela Biogeografia Evolutiva, que considera as

Princípios de Sistemática e Biogeografia – Capítulo 12: Biogeografia (primeira parte) espécies localizadas no centro de origem como as mais derivadas. Verifica-se que as duas hipóteses são contraditórias, mas não há como confrontá-las, testá-las e refutar uma delas (Figura 12.14).

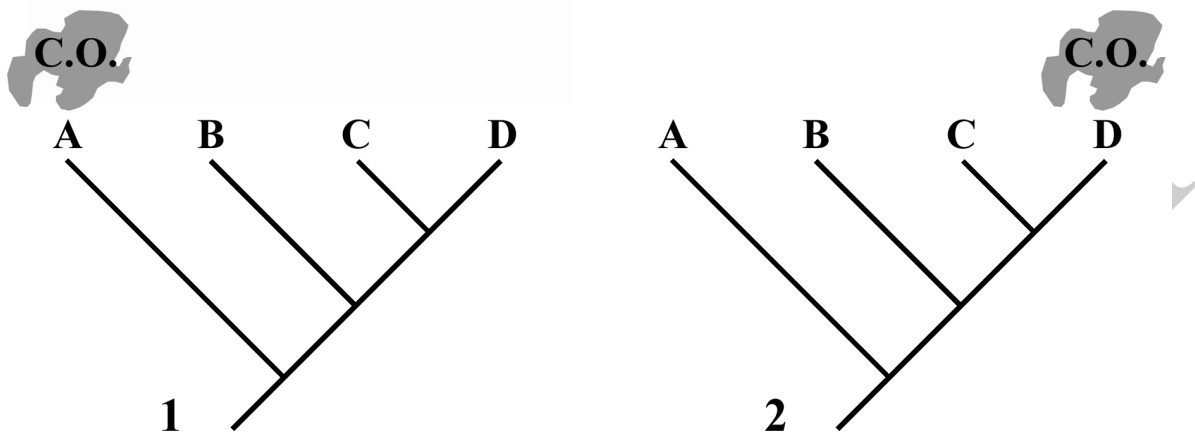


Figura 12.14. Hipóteses contraditórias sobre localização do centro de origem (CO), segundo (1) Hennig e segundo (2) Darwin (explicação no texto).

A regra de progressão nunca considera a possibilidade de que a dispersão não tenha ocorrido, mesmo nos casos onde não ocorre simpatria. Como, para Hennig, dispersão ainda é fundamental para definir um centro de origem, dispersão é a única hipótese considerada. O único argumento em favor da regra de progressão é que utiliza a rota mais econômica de dispersão, pois se baseia no cladograma mais parcimonioso. Qualquer outra rota postulada seria mais longa. Hennig nunca se valeu do registro fóssil como indicador do centro de origem, mas apenas para indicar a idade mínima do grupo considerado.

Hennig possui um grande mérito, pois foi o primeiro pesquisador a considerar que, sem filogenia - baseada em grupos monofiléticos -, não é possível explicar biogeografia histórica. Além disso, foi um dos primeiros a levar em conta deriva continental para explicar disjunções. Esse último aspecto merece um comentário. Alfred Wegner (1880-1930) lançou suas idéias sobre “A origem dos Continentes e Oceanos” em 1915, original em alemão. Entretanto, a idéia de deriva continental só foi aceita nas décadas de 60-70, com a formulação da teoria de tectônica de placas, capaz de explicar o mecanismo que move os continentes e a expansão do assoalho oceânico. Assim, Hennig foi ousado para sua época (1950), ao aceitar idéias ainda polêmicas, muitas vezes ridicularizadas pelos opositores.

Literatura Citada: