

## **A HIERARQUIA DE GEOGRAFIAS PROMOTORAS DE ESPECIAÇÃO NA ORIGEM DAS ESPÉCIES DE CHARLES DARWIN**

Carlos Geraldino<sup>1</sup>

**Resumo:** Este artigo trata da hierarquização feita por Charles Darwin, em *A Origem das Espécies*, das melhores condições geográficas para a ocorrência de especiação, indo da pior condição, uma área pequena e isolada, para uma de melhor condição, caracterizada por ser grande, continua e que já passou por fragmentação. E também, que tal hierarquia de geografias promotoras de especiação se encontra nas bases de uma das mais importantes teorias biogeográficas vigentes, a Teoria dos Refúgios.

**Palavras-chave:** Biogeografia. Epistemologia. Especiação. Charles Darwin. Teoria dos Refúgios.

## **THE HIERARCHY OF SPECIATION-PROMOTING GEOGRAPHIES IN CHARLES DARWIN'S ORIGIN OF SPECIES**

**Abstract:** This article deals with the hierarchy made by Charles Darwin, in *The Origin of Species*, of the best geographical conditions for the occurrence of speciation, going from the worst condition, a small and isolated area, to one of better condition, characterized by being large, continuous and which has already gone through fragmentation. And also, that such hierarchy of geographies that promote speciation is at the base of one of the most important biogeographic theories in force, the Refuge Theory.

**Keywords:** Biogeography. Epistemology. Speciation. Charles Darwin. Refuge Theory.

## **LA JERARQUÍA DE LAS GEOGRAFÍAS QUE PROMUEVEN LA ESPECIACIÓN EN EL ORIGEN DE LAS ESPECIES DE CHARLES DARWIN**

**Resumen:** Este artículo trata de la jerarquización realizada por Charles Darwin, en *El Origen de las Especies*, de las mejores condiciones geográficas para la ocurrencia de la especiación, pasando de la peor condición, un área pequeña y aislada, a la mejor condición, caracterizada por ser grande, continua y que ya ha sufrido una fragmentación. Y también, que tal jerarquía de geografías promotoras de la especiación está en la base de una de las teorías biogeográficas más importantes actualmente en vigor, la Teoría del Refugio.

**Palabras clave:** Biogeografía. Epistemología. Especiación. Charles Darwin. Teoría de los Refugios.

### **Introdução**

O presente artigo traz parte dos resultados alcançados da pesquisa que buscou desvelar o papel da geografia no pensamento do naturalista britânico Charles Robert

---

<sup>1</sup> Instituto Federal de São Paulo, Departamento de Humanidades, São Paulo - SP, Brasil, [carlosgeraldino@ifsp.edu.br](mailto:carlosgeraldino@ifsp.edu.br), <https://orcid.org/0000-0003-1401-2400>

Darwin (1809-1882), especialmente aquele encontrado em sua obra, lançada em 1859, *On the origin of species by means of natural selection* (doravante, apenas *Origem*). Longe de querer entendê-lo enquanto um geógrafo de cátedra ou de profissão, institucionalizado sob esse rótulo, buscamos ver o quanto sua atenção aos elementos geográficos da realidade fizeram-se presentes na formulação de sua teoria evolutiva. O intento foi pautado na busca por evidenciar que não fosse Darwin ter se atentado aos diversos padrões de distribuição dos seres vivos na superfície terrestre, bem como suas correlações com as formas e fenômenos naturais nela dispostos, não poderia ter erigido sua famosa teoria evolutiva. A geografia, enquanto superfície terrestre e enquanto conhecimento a respeito disso, pavimentou um caminho necessário pelo qual Darwin teve que trilhar para poder desenvolver algumas de suas principais teorias. Devemos lembrar que, a geografia, muito antes de uma ciência institucionalizada, é um conhecimento particular relativo a certa perspectiva angular do mundo. Darwin, mesmo não sendo um geógrafo de cátedra, institucionalizado, teve que se ater a esse tipo de conhecimento e sua teoria evolutiva é um resultado disso (GERALDINO, 2016).

Desta feita, e em consonância com Castree, partiu-se do pressuposto que: “A abordagem naturalista de Darwin da vida na Terra é profundamente geográfica” (2009, p. 2295, tradução nossa). Daí, buscamos não apenas ler Darwin como promotor de um recrudescimento metodológico de nossa disciplina, na intenção de verificar sua presença nas entrelinhas das propostas teóricas desenvolvidas ao longo da história do pensamento geográfico, mas sim, e principalmente, lê-lo enquanto geógrafo, ou seja, enquanto um pesquisador da diversidade natural da vida na superfície terrestre confrontando-se com a necessária apreensão desta a partir da explicação de seu arranjo espacial. Para isso, fizemos nossas as palavras da geógrafa Barbara Kennedy: “[...] se você voltar e reler quase tudo que Darwin escreveu, acho que você não poderá deixar de concordar que devemos reconhecê-lo como um dos nossos mais ilustres predecessores” (2004, p. 402, tradução nossa).

Portanto, o que buscamos especificamente aqui apresentar é que Darwin não postulou barreiras geográficas como exigência necessária para o isolamento reprodutivo gerador da especiação e, muito menos, entendeu ilhas pequenas e afastadas dos continentes como as melhores “fábricas” (recuperando aqui o termo utilizados pelo próprio, embebido pelos ares anglo-industriais da época) de biodiversidade (SULLOWAY, 1979). Darwin se posicionou contra a necessidade da existência de isolamento geográfico (via acidentes geográficos, como cadeias de

montanhas, rios ou ilhas) para a ocorrência do isolamento reprodutivo (BOWLER, 2009). Fazendo, inclusive, na *Origem*, uma hierarquização das melhores condições geográficas para que uma área produza novas espécies, indo da pior condição, uma área pequena e isolada, para uma de melhor condição, caracterizada por ser grande, continua e que já passou por oscilações de nível topográfico. Ou seja, as ilhas Galápagos seriam, na visão de Darwin, o pior cenário geográfico para a ocorrência de especiação. E, como adendo, trazemos que esse mesmo raciocínio se encontra nas bases teóricas de uma das mais importantes teorias biogeográficas vigentes, a Teoria dos Refúgios.

### **Produção geográfica das variedades**

Quais são os papéis dos lugares em que os seres vivos habitam assumem, sob a ótica de Darwin, na multiplicação das espécies? Portanto, qual é a geografia subjacente a esse processo de ramificação? Bem, a fim de elaborarmos respostas a estas questões, vale antes fazer uma breve digressão para avaliarmos a origem das diferenças entre os seres vivos. Investigar, assim, em que medida a geografia estaria vinculada à própria formação da variabilidade, pois, sem diferenças individuais, ou entre grupos intraespecíficos, a seleção natural em nada conseguiria agir.

Debruçaremos brevemente no como que Darwin entendeu o papel do lugar na causação da variabilidade intraespecífica. Sobre isso, pode-se verificar que a partir da quinta edição da *Origem* Darwin observou que, até o momento, vinha dando mais atenção à variação ao nível individual do que ao nível populacional e regional. Até a quarta edição, por exemplo, exemplificava o caso da luta intraespecífica com lobos individuais mais velozes e ligeiros, conseguindo vantagens de sobrevivência em relação àqueles menos velozes e ligeiros. No entanto, a partir da edição de 1869, traz o mesmo exemplo com um importante adendo. Lá, encontramos Darwin dizendo que só após ter tido a oportunidade de ler um trabalho na *North British Review*, em 1867, sobre os efeitos na prole de variações individuais surgidas numa população, pode perceber que as características que surgissem em um só indivíduo, ou mesmo em poucos indivíduos distantes entre si numa mesma e grande população, dificilmente seriam perpassadas para as próximas gerações com o poder de modificá-las substancialmente em suas estruturas. Isso, pois os efeitos do intercruzamento com espécimes que não a possuíssem diminuiriam a qualidade única dessa característica surgida em um só indivíduo. O intercruzamento diluiria a característica vantajosa nos

descendentes da população. Daí, com o tempo, a seleção natural não teria material para operar. Isso, nas palavras de Darwin, assim se encontra:

Deve ser observado que, no exemplo acima, falo dos mais ligeiros lobos individuais, e não de qualquer variação fortemente marcada que tenha sido preservada. Em edições anteriores deste trabalho tratei esta última alternativa como algo que frequentemente ocorria. Vi a grande importância das diferenças individuais, e isso me levou a discutir os resultados da seleção inconsciente feita pelo homem, que depende da preservação dos indivíduos mais adaptados, ou mais valiosos, e a destruição dos piores. Vi, também, que a preservação em um estado de natureza de qualquer desvio ocasional de estrutura, como uma monstruosidade, seria um evento raro; e que, se preservada, em geral, seria perdida pelo intercruzamento subsequente com indivíduos normais. No entanto, até ler um artigo acertado e valioso na '*North British Review*' (1867), eu não reparava quão raramente as variações individuais, quer ligeiras ou fortemente marcadas, poderiam ser perpetuadas" (1869, pp. 103-104, tradução nossa).

Na intenção de resolver o problema acima exposto, Darwin acrescentará ao raciocínio um aspecto geográfico para explicar a origem e a persistência na população da variação. Primeiro pontuará que "[...] a maioria dos animais e plantas permanecem em seus lugares e não se deslocam desnecessariamente; vemos isso mesmo com aves migratórias, que quase sempre retornam para o mesmo lugar" (1872, p. 72, tradução nossa). E o fato de não vagarem por aí inutilmente já faria com as espécies tendessem a ter parceiros locais e raramente se cruzassem com aqueles que, mesmo com potencial de reprodução, estivessem fora de seu círculo de proximidade. E a consequência disso seria que:

[...] cada variedade recém-formada, em geral, deverá ser primeiramente local, como parece ser a regra geral para as variedades em estado de natureza; de modo que os indivíduos modificados de maneira semelhante formariam um grupo pequeno onde, por muitas vezes, cruzariam entre si. Se a nova variedade for bem sucedida em sua batalha pela vida, lentamente se espalharia a partir de um ponto central, competindo e conquistando os indivíduos inalterados nas margens de um círculo cada vez maior" (1872, pp. 72-73, tradução nossa).

Ou seja, Darwin deslocou, ao longo das edições da *Origem*, notadamente da quarta para a quinta, a variação individual ao nível do espécime para a variação regional ao nível da população; isso, juntamente ao aumento do papel da influência direta do meio na caracterização dos seres. O que quer dizer que ao invés de sediar a variação num indivíduo qualquer, Darwin procurará sediá-la em indivíduos que vivem em um determinado local. Bem entendido, a variação será sempre algo que ocorre no indivíduo, porém, se essa ocorrer em apenas um ou em poucos indivíduos difundidos em uma grande área, não conseguirá se perpetrar para futuras gerações daquela população, via seleção natural, devido ao efeito de diluição com formas normais promovido pelo intercruzamento. Assim, para que a variação resista à

homogeneização do intercruzamento terá que ocorrer num grupo de indivíduos sediados num mesmo lugar. Esse lugar terá condições físicas e ecológicas tais que promoverá para futuras gerações, via seleção natural e efeitos diretos do meio, eventuais variações que ocorrerem nos indivíduos ali situados.

Nesse caso, o intercruzamento já não seria um fator de diluição de variações vantajosas, mas sim, o contrário, um fator de promoção dessa; haja vista que os indivíduos desse pequeno grupo situados em determinado lugar seriam todos por ele afetado, inclusive pelo efeito direto do ambiente, a terem características semelhantes. E, uma vez que a característica vantajosa se fizesse presente em toda aquela população, a população se espalharia no território conquistando outras variedades próximas que não possuísem tal característica.

Para Darwin, portanto, a origem de variações vantajosas que terão condições de se espriar pelo território está atada a um específico condicionamento geográfico local. E o intercruzamento, se tinha um papel de apenas retardar o processo de especiação nas primeiras edições da *Origem*, quando a origem da variação centrava-se exclusivamente nos indivíduos, se torna, nas últimas edições do livro, também um fator de promoção dela, isso, quando passa a ser entendido como um meio de bem formatar a promoção de variedades locais. A geografia, então, não só será importante na compreensão dos processos que resultam na formação de ramificação das espécies a partir de ligeiras variações intraespecíficas, mas, também, e ao longo das edições da *Origem*, na própria fonte de produção dessas variações.

### **Tamanho e isolamento das áreas**

Se o condicionamento geográfico fez-se como um importante fator de promoção e manutenção de variedades locais, o tamanho da área, e o seu grau de isolamento, também foram fatores geográficos considerados por Darwin, porém, esses se relacionaram mais aos casos de ocorrência de multiplicação e de diversificação das espécies. Sobre isso, comentando a respeito da existência de grande quantidade de espécies endêmicas presentes em ilhas oceânicas, Darwin dirá:

Daí uma ilha oceânica, à primeira vista parece ter sido muito favorável para a produção de novas espécies. Mas podemos, de tal modo, enganarmo-nos muito; para verificar se uma pequena área isolada, ou uma grande área aberta, como um continente, teria sido mais favorável para a produção de novas formas orgânicas, devemos fazer a comparação dentro de tempos iguais; e nós somos incapazes de fazer isso (1859, p. 105, tradução nossa).

passagem afirma que quando olhamos a quantidades de formas diferentes de seres vivos que estão presentes nas ilhas oceânicas, e que só se encontram nelas, tendemos naturalmente a pensar que o fator de isolamento geográfico foi o que motivou a isolamento reprodutivo dos grupos de espécies que lá chegaram e que com o decorrer do tempo modificaram-se a ponto de se tornarem novas espécies. Dessa forma, tenderíamos a ver que as ilhas seriam assim os mais importantes centros de criação de espécies do mundo. Mas, como Darwin mesmo expressa na passagem acima, esse raciocínio, a princípio tentador, seria completamente ilusório. As ilhas não são os principais lugares onde as espécies surgem.

Tal como ao observarmos uma paisagem de uma densa floresta poderíamos entrever uma harmonia da natureza ocorrendo esquecendo-nos da beligerância ali presente, ao observarmos algumas pequenas ilhas com taxas altas de endemismo poderíamos derivar uma convicção que nesses lugares é onde ocorrem as melhores oportunidades de especiação. No entanto, nesse caso, Darwin lembra que estaríamos esquecendo a história geológica e ecológica dos processos formadores das novas espécies. Tanto a paisagem harmônica, quanto as ilhas pequenas como melhores formas geográficas para a especiação ocorrer, seriam aproximações enganosas dos fatores que as fizeram. Ao analisar mais atentamente essas duas paisagens, Darwin proporá que a versão harmoniosa da relação entre os seres vivos e a condição geográfica privilegiada das pequenas ilhas na formação de novas espécies, de fato, não se sustentam. Ambas, em verdade, apresentam uma imagem diretamente contrária daquilo que representam ao primeiro olhar. No primeiro caso, como vimos, a explicação se daria a partir da compreensão da luta pela existência. No segundo caso, veremos a argumentação de Darwin em defesa das grandes massas continentais de terra serem, elas sim, os melhores meios de promoção de novas espécies; as reais e mais produtivas "fábricas" de biodiversidade.

Sem dúvida, o motivo de considerarmos as ilhas, a princípio, os melhores lugares para produção de novas espécies deve-se ao seu isolamento geográfico. O mar é um imenso acidente geográfico para muitas espécies. Vimos que Darwin esteve atento ao fato que o intercruzamento faz-se como um elemento homogeneizante da população, impedindo assim que variedades se formem e, essas, posteriormente, tornem-se novas espécies. Sob esta perspectiva, o isolamento geográfico característico das ilhas seria mais favorável a eventos de especiação do que grandes massas de terra contínuas. Darwin mesmo reconheceu os fatores positivos do isolamento geográfico. Além de evitar o intercruzamento das espécies ilhadas com as

variedades adjacentes, preservando assim sua forma específica, o isolamento impediria, ou dificultaria em muito, o acesso de espécies invasoras que eventualmente viessem a exterminar as espécies locais deixando elas livres para evoluírem e ocuparem os diversos habitat e nichos existentes via o constante processo de adaptação promovido pela seleção natural e pela influência direta do meio. Ou seja, Darwin não deixou de reconhecer claras vantagens à especiação nas áreas pequenas e isoladas, sendo a principal, o impedimento do intercruzamento entre variedades próximas.

No entanto, mesmo com essas características inegavelmente vantajosas, as pequenas áreas isoladas por acidentes geográficos não seriam os lugares privilegiados para a promoção da especiação. Os lugares realmente privilegiados para a ocorrência desse fenômeno seriam justamente aqueles com as características opostas a essas, a saber, as grandes massas de terra contínuas, imensas áreas de terra sem acidentes geográficos que impedissem o deslocamento. Mas, como isso seria possível? Para bem entendermos esse raciocínio, reproduziremos a seguinte passagem que é uma das mais importantes para a compreensão do papel da geografia no seu pensamento, nela, encontraremos Darwin dizer:

Embora eu não duvide que o isolamento seja de considerável importância na produção de novas espécies, em geral, estou inclinado a acreditar que a extensão da área é mais importante, sobretudo na produção de espécies que vão ser capazes de permanecerem por um longo período e que se propagarão amplamente. Ao longo de uma grande área aberta, não só haverá uma melhor chance de variações favoráveis decorrentes do grande número de indivíduos da mesma espécie ali pertencentes, mas também porque as condições de vida ali presentes são infinitamente mais complexas devido ao grande número de espécies já existentes; e se algumas dessas muitas espécies modificarem-se e aprimorarem-se, outras terão de ser aprimoradas em um grau correspondente ou serão exterminadas. Cada nova forma que também for melhorada logo será capaz de se espalhar através da área aberta e contínua e assim entrar em competição com muitas outras. Daí, novos lugares serão formados e a competição para preenchê-los será maior em uma grande área do que em uma pequena e isolada área. Além disso, grandes áreas, embora hoje contínuas, devido a oscilações de nível, muitas vezes podem ter existido em uma condição fragmentada, de modo que os bons efeitos de isolamento, em certa medida, incidiram. Por fim, concluo que, embora pequenas áreas isoladas tenham sido provavelmente em alguns aspectos altamente favoráveis para a produção de novas espécies, ainda que o curso da modificação geralmente ter sido mais rápida em grandes áreas; e o que é mais importante, que as novas formas produzidas em grandes áreas, que já tenham sido vitoriosos sobre muitos concorrentes, serão aqueles que vão se espalhar mais amplamente, dando origem a maior parte das novas variedades e espécies e, assim, desempenhar um papel importante na mudança da história do mundo orgânico (1859, pp. 105-106, tradução nossa).

Sem deixar de reconhecer que o isolamento é um elemento importante, Darwin deixa claro sua convicção nas grandes massas de terras como as formas geográficas

mais efetivas para a produção de novas espécies. Em verdade, não seria apenas uma questão de tamanho da área, mas sim do potencial subjacente de abarcar um maior número de indivíduos, sejam eles *intra* ou *interespecíficos*. As áreas continentais extensivas possuem, devido sua dimensão territorial, uma virtual capacidade de carga maior do que, por exemplo, ilhas oceânicas com áreas pequenas. Certo que áreas pequenas podem ser tão ou mais povoadas quanto as áreas grandes, porém, uma vez lotada a capacidade de carga de ambas, as áreas grandes sempre serão mais populosas do que as áreas pequenas. O adensamento e a quantidade populacional seriam os reais promotores de variedades e espécies novas. E as grandes áreas seriam o principal cenário para que esse adensamento ocorresse. O número de indivíduos é, para Darwin, mais importante que a presença de acidentes geográficos isolantes ou de meios geográficos inconstantes que promovam maior variação intraespecífica. Segundo Darwin: “Um grande número de indivíduos, dando uma chance melhor para o aparecimento dentro de um determinado período de variações proveitosas, vai compensar uma menor quantidade de variabilidade em cada indivíduo, e isso, creio, é um elemento extremamente importante de sucesso” (1859, p. 101, tradução nossa). O número de indivíduos dá mais chance para que as variações ocorram e a variação, por sua vez, é o início de todo o processo evolutivo.

As grandes áreas poderiam conter meios geográficos diversos não necessariamente separados por imponentes acidentes geográficos. Esses meios geográficos ligeiramente diferentes entre si – contendo regiões mais úmidas, outras mais quentes, com solo mais rico etc. – já bastariam para que os princípios de seleção natural e de divergência iniciassem a diferenciação de populações intraespecíficas em variedades e posteriormente, e eventualmente, em novas espécies. No entanto, mesmo que essas grandes áreas não possuam uma soma expressiva de meios desiguais, com características geográficas diferentes (apresentando algo que talvez possa ser classificado como uma “monotonia geográfica”), e desde que tenham condições de manter uma grande quantidade de indivíduos – o que, por exemplo, não seria o caso de desertos que, apesar de grandes apresentarem extensões, trazem limitações biofísicas ao adensamento populacional – ainda assim, elas têm melhores condições para a promoção de novas variedades/espécies do que as pequenas áreas com meios mais diversificados. Pois, o que aqui conta é a quantidade de *nichos* e não necessariamente de *habitat*. As grandes áreas com condições de abarcar uma boa soma de indivíduos apresentariam automaticamente mais nichos ecológicos, independente delas terem ou não meios geográficos diferentes em sua extensão. A

própria quantidade de indivíduos já seria o bastante para promover em áreas com habitat poucos diferenciados uma tessitura ecológica tal que resultaria numa quantidade de nichos diferentes. Grupos de indivíduos exercendo funções ecológicas distintas naturalmente já se apartariam entre si sem a necessidade da presença de acidentes geográficos que se configurassem enquanto barreiras aos seus deslocamentos. Bem entendido, não seriam impedidos de cruzarem entre si, porém, teriam suas vidas tão condicionadas a ambientes específicos que dificilmente se cruzariam com grupos intraespecíficos dispostos em outros nichos. Portanto, as grandes áreas seriam mais importantes do que o isolamento geográfico na medida em que elas teriam condições de abarcar mais indivíduos, aumentando a densidade populacional e a complexidade da rede ecológica, o que resultaria na maior oferta de nichos a serem diferencialmente explorados pelos grupos intraespecíficos que, via seleção natural e princípio de divergência, resultaria no apartamento em variedades pronunciadas e depois em espécies verdadeiras.

Ainda sobre as vantagens das grandes áreas contínuas sobre as pequenas áreas isoladas, Darwin menciona no mesmo trecho mais acima citado que as primeiras não só teriam mais condições de proporcionar um maior número de espécies, mas também que as espécies ali produzidas seriam mais capazes de vencer, quando eventualmente confrontadas, aquelas advindas de áreas pequenas e isoladas. Ou seja, as grandes áreas contínuas não só apresentariam uma maior quantidade de espécies, mas também dariam condições para que a configuração das espécies ali produzidas fosse de melhor qualidade, na luta pela sobrevivência, em relação às espécies passíveis de serem encontradas nas pequenas áreas isoladas. Uma tradução sintética desse seu raciocínio pode ser conferida no seguinte *Quadro 1*:

**Quadro 1-** Formação de novas espécies em relação às características da área

		Tipo de Área	
		Grande e Contínua	Pequena e Isolada
Formação de Novas Espécies	Quantitativamente	>	<
	Qualitativamente	>	<

Org. pelo autor a partir de Darwin (1859, pp. 105-106).

Podemos ver no *Quadro 1*, a relação entre a formação de novas espécies e o tipo da área, caracterizada sob os aspectos da extensão e da continuidade. Em relação às áreas pequenas e isoladas, as áreas grandes e contínuas apresentam maior formação de novas espécies tanto quantitativamente quanto qualitativamente.

Os motivos em relação à maior quantidade já foram expostos, porém, o fato das grandes áreas também se sobressaírem em relação à qualidade das espécies ali produzidas pode suscitar, a princípio, alguma dúvida. Estaria Darwin hierarquizando os seres vivos a partir de suas geografias? O que significa essa qualificação? Na verdade, não há nada muito surpreendente aqui. O que Darwin está se referindo como qualidade não é outra coisa senão o potencial de vencer outras espécies caso venham disputar um mesmo nicho. Nas áreas grandes, por terem um potencial de carga populacional maior que as pequenas, há a maior probabilidade de que suas espécies tenham tido um contexto de disputa maior pela sobrevivência. Aquelas que não pereceram na luta mostram-se mais capazes de resistir quando eventualmente forem confrontadas com espécies menos expostas a severas lutas no passado dentro de um restrito meio. Daí, então, o porquê de serem consideradas qualitativamente superiores. Isso não necessariamente resulta que essas espécies sejam mais complexas, mais antigas ou que possuam qualquer outro critério vantajoso pré-estabelecido. Somente na ocasião de uma eventual luta saber-se-á qual sairá vencedora. Áreas maiores apenas tendem a dotar suas espécies com uma maior probabilidade de chance de vencerem outras espécies advindas de áreas menores. Darwin resume bem esse tópico ao dizer: “Numa ilha pequena, a luta pela vida terá sido menos severa e terão existido menos modificação e menos extermínio” (1859, pp.106-107, tradução nossa). Ou seja, por mais contraditório que pareça, as áreas onde justamente ocorreram mais extermínios tendem a ter espécies com maior potencial de exterminar as outras. Ora, para haver mais extermínio, deve ter havido um grande cenário de luta pela existência; para haver muita luta, deve ter havido um grande contingente populacional; e para ter um grande contingente populacional – tanto em densidade, quanto em números absolutos – a área deve ser grande.

Deve-se bem notar que Darwin não recusou o papel dos acidentes geográficos como formas importantes para que o isolamento intraespecífico ocorra e, também, não deixou de reconhecer que o isolamento seja fundamental para o início do processo de especiação. Darwin apenas disse que as grandes áreas hoje contínuas dão origem a uma maior quantidade de espécies do que aquelas pequenas e isoladas. Se já nos detemos mais ao fator dimensão, vendo o quanto que áreas maiores tendem a produzir mais e “melhores” espécies que as pequenas, agora vamos nos ater ao fator continuidade. Como anteriormente vimos, Darwin entende o isolamento reprodutivo como elemento essencial para a ocorrência de especiação. No entanto, observa que esse isolamento entre grupos intraespecíficos é mais influenciado por

fatores ecológicos que geográficos, não havendo a necessidade da existência de acidentes geográficos para que ocorra a especiação; essa, bem pode ocorrer numa área sem impedimentos de trânsito para a espécie. Daí o porquê considerar as grandes áreas contínuas, com mais população, cenários mais profícuos à especiação do que as pequenas áreas e isoladas. Contudo, tal como a maior dimensão, o isolamento geográfico também se faz como uma indubitável vantagem para a realização de mais especiação. Há aqui, então, uma grande diferença para Darwin entre os polos dimensão (grande/pequeno) e continuidade (isolado/contínuo).

Enquanto há sempre uma vantagem das grandes áreas sobre as pequenas, não se verifica o mesmo no caso da continuidade. O que quer dizer que as áreas contínuas não necessariamente têm a mesma vantagem em relação às áreas isoladas como as áreas grandes têm sobre as pequenas. Nas áreas isoladas pode haver especiação tanto quanto, senão mais, do que as áreas contínuas. Ocorre que o isolamento reprodutivo não depende do isolamento geográfico, porém, o isolamento geográfico não deixa de ser um eficaz meio de isolamento reprodutivo. Áreas hoje contínuas que no passado foram fragmentadas – por oscilação de nível oceânico, por exemplo – obtiveram os vantajosos efeitos de isolamento geográfico, promovendo maiores índices de especiação do que áreas que não foram outrora fragmentadas. As áreas contínuas podem muito bem terem índices expressivos de especiação decorrentes do isolamento reprodutivo pela especialização de grupos intraespecíficos em nichos diferentes, mas o isolamento reprodutivo causado pela imposição de acidentes geográficos é mais efetivo que aquele causado pela especialização em nichos. Em outras palavras, e nos utilizando da terminologia contemporânea, a especiação alopátrica é mais efetiva que a especiação simpátrica, pois o acidente geográfico nela presente impede peremptoriamente eventuais cruzamentos homogeneizantes que retardam o isolamento reprodutivo e, por conseguinte, a especiação.

Assim, entre uma área grande e contínua hoje que no passado sofreu fragmentação territorial e outra, também hoje grande e contínua, mas que não teve fragmentação no passado, Darwin vai apontar para a primeira como aquela com maior probabilidade de conter mais espécies. Tal como enxergou maior vantagem nas grandes áreas do que nas pequenas, viu também que das grandes áreas hoje contínuas, aquelas que no passado tiveram seu território compartimentalizado por imposições de acidentes geográficos de qualquer tipo tem maior vantagem sobre

aquelas que não tiveram seu território fragmentado. Eis esse raciocínio expresso nas palavras de Darwin:

Concluo, olhando ao futuro, que as produções terrestres de uma grande área continental, que provavelmente sofrerá muitas oscilações de nível, e que, conseqüentemente, vai existir por longos períodos em estado fragmentado, será a mais favorável para a produção de muitas novas formas de vida, susceptíveis de perdurar por mais tempo e de se espalhar amplamente. A área que primeiramente teria existido como um continente, e os habitantes, neste período fossem numerosos, tanto em indivíduos quanto em tipos variados, teriam sido submetidos a uma concorrência muito grande. Quando convertida por subsidência em grandes ilhas separadas, ainda existirão muitos indivíduos da mesma espécie em cada ilha: intercruzamentos nos limites do conjunto de cada espécie irão assim ser averiguados: após as mudanças físicas de qualquer tipo, a imigração será impedida, os novos lugares no sistema político de cada ilha terão que ter sido ser preenchidos por modificações dos antigos habitantes; e haverá tempo suficiente para que as variedades de cada um se tornar bem modificada e aperfeiçoada. Quando, pela elevação renovada, as ilhas forem reconvertidas em uma área continental, voltará a ser forte a concorrência: as variedades mais favorecidas ou melhoradas serão capazes de se espalharem: haverá muito extinção das formas menos aperfeiçoadas, e números proporcionais relativos aos vários habitantes do continente renovado voltarão a ser alterados; e novamente haverá um campo equitativo para a seleção natural melhorar ainda mais os habitantes, e, assim, produzir novas espécies (1859, pp.107-108, tradução nossa).

Associando historicamente geomorfologia e biogeografia, a passagem acima bem esquematiza como as grandes áreas hoje contínuas que foram outrora fragmentadas em várias porções territoriais, por diversas oscilações de nível oceânico, tendem a conter um maior número de espécies. Essas áreas contêm os elementos positivos tanto da continuidade, quanto do isolamento. Ela também ilustra os motivos de Darwin ter afirmado ser ilusória a crença que as ilhas oceânicas serem os melhores centros de produção de espécies. Áreas com características de serem pequenas ou grandes, contínuas ou isoladas, com passado de fragmentação ou não, apresentam diferentes potenciais de produção de novas espécies. Há, portanto, uma possibilidade de hierarquização de tipos de áreas geográficas, baseado em seus tamanhos e graus de isolamento, que harmonizam melhores condições para a produção de novas espécies. O *Quadro 2*. a seguir busca sumarizar quais são as melhores características geográficas para a formação de novas espécies em áreas terrestres:

**Quadro 2-** Sequência crescente de melhores condições para a formação de novas espécies

Características de áreas terrestres			
Pequena e isolada	→	Grande e isolada	→
		Grande e contínua	→
			Grande, contínua e que já passou por oscilações de nível topográfico

Org. pelo autor a partir de Darwin (1859, pp. 107-108).

No *Quadro 2*, podemos ver a sequência crescente de condições geográficas propícias para formação de novas espécies. Observando do polo menor para o maior, vemos que as áreas pequenas e isoladas são as menos dotadas de capacidade de produzir espécies novas, isso, devido ao baixo contingente populacional e a proteção conferida pelo isolamento permanente que faz com que suas espécies não vivam acirradas lutas pela sobrevivência tanto quanto as outras áreas. A segunda forma geográfica apresentada, a com área grande e isolada, sobressai sobre a primeira pelo tamanho de sua extensão territorial; ainda que o isolamento lhe confira um contexto de proteção às suas espécies, impedindo a competição exógena com espécies invasoras eventualmente mais destrutivas, o seu tamanho grande lhe dota de uma potencial competição endógena relativa à maior capacidade de carga populacional. Só por isso, as áreas grandes, mesmo que também isoladas, já teriam um contexto de luta pela sobrevivência maior do que as áreas pequenas e, conseqüentemente, dariam mais margem para a seleção natural e para o princípio de divergência atuarem conjuntamente eliminando as espécies mais fracas e ramificando grupos intraespecíficos em variedades locais pela exploração de nichos diferenciados.

A terceira forma geográfica, a com área grande e contínua, além da vantagem conferida pela dimensão, presente na segunda forma geográfica, possui também a vantagem de ser contínua e, portanto, aberta a eventuais invasões de espécies distantes. Isso resulta em uma maior competição e, por conseqüência, em uma maior qualificação de suas espécies. Já a quarta e última forma geográfica é aquela apontada por Darwin pela mais efetiva fábrica de novas espécies, pois além de conter todos os elementos vantajosos em relação à sua grande dimensão, também agrega as vantagens provindas tanto de sua atual continuidade quanto de seu pretérito isolamento. Seu tamanho permite que ela seja ao mesmo tempo populosa e povoada. Sua continuidade territorial permite a abertura a grupos imigrantes e o aumento da competição derivado disso.

E sua fragmentação geográfica pretérita permitiu que os efeitos benéficos do isolamento reprodutivo, causado pelo isolamento geográfico, fixassem diferenças o bastante para o surgimento de novas espécies a partir de grupos intraespecíficos que antigamente ficaram ilhados. Ou seja, essa última e mais efetiva forma geográfica

agrega, além das categorias dimensão e continuidade, a categoria da história. A ocorrência de transformações geomorfológicas passadas vem repercutir diretamente nos padrões biogeográficos presentes e futuros, ocasionando, dentre uma série de possíveis casos, refúgios ecológicos.

### Refúgios

A fragmentação de áreas contínuas por oscilações de nível oceânico tratado por Darwin é refletiva, em muitos de seus aspectos, em uma das principais teorias hoje vigentes na disciplina de Biogeografia. Ao vermos a relação entre dimensão e fragmentação de área com índices de especiação em Darwin, dificilmente não nos lembraríamos de uma importante teoria presente no quadro dos conteúdos da Geografia Física contemporânea, essa seria a Teoria dos Refúgios. Baseada nas propostas de Jürgen Haffer (1969) e de Paulo Vanzolini (1992) sobre a especiação da fauna amazônica – respectivamente, sobre aves e répteis – a Teoria dos Refúgios chegou à Geografia brasileira via a figura de Aziz Ab'Sáber. Ab'Sáber contribuiu com a formação dessa teoria ao analisar comparativamente os padrões biogeomorfológicos do passado com o atual recolhendo evidências que levavam a conclusão que a hoje grande continuidade florestal ombrófila amazônica foi outrora compartimentalizada, principalmente nas margens da sua área core, em fragmentos ilhados dentro de uma região dominada por uma flora semiárida de característica xeromórfica. Esse fenômeno também teria ocorrido de modo similar nas áreas da Mata Atlântica. Ou seja, enquanto Darwin falava da fragmentação decorrente da oscilação de nível oceânico, a Teoria dos Refúgios tratará, no caso amazônico e atlântico, da fragmentação por adaptação diferencial de tipos florestais, um seco e um úmido, que, por decorrência, isolou a flora e a fauna em ilhas de populações que se cruzavam entre si ao passo que eram impedidas de cruzarem com seus pares específicos ilhados alhures.

A Teoria dos Refúgios, como todas as outras teorias, também tem sua história. Ab'Sáber (2012) conta que a Teoria dos Refúgios remonta a Expedição Thayer ao Brasil liderada pelo zoólogo fraco-suíço Louis Agassiz, nos anos de 1865 e 1866. Segundo Ab'Sáber, Agassiz foi um dos primeiros a registrar o fenômeno de *stone line* (“linhas de pedra”) nas paisagens dos arredores do Rio de Janeiro. A interpretação de Agassiz foi que os fragmentos de rochas de quartzo alinhados na superfície eram resultado de antigos períodos de glaciação cujas geleiras haviam feito o trabalho para que esse traço geomorfológico assim se desse. Ocorre que essa interpretação sofreu

muitas críticas da comunidade científica da época passando às sombras até ser novamente revista por outros pesquisadores europeus, isso, apenas em meados do século seguinte. Ab'Sáber atribui aos geomorfólogos franceses Jean Tricart e André Cailleux o resgate investigativo das *stone lines*. Ambos haviam vindo para o Brasil por ocasião de um congresso, em 1956, e se depararam com tais formas líticas em trabalhos de campo pelo país. Retornando à França publicaram um trabalho de biogeografia com a interpretação que as “linhas de pedra” que observaram, em plena Mata Atlântica, eram resultado de movimentos detríticos típicos de ambientes semiáridos que ali haviam ocorrido. Além disso, os dois pesquisadores franceses ofereceram à comunidade acadêmica uma primeira aproximação cartográfica dessa região mostrando alguns lugares que sediavam uma vegetação típica de clima seco exatamente onde hoje ocorrem densas vegetações ombrófilas. Para Ab'Sáber, esses estudos foram as raízes da Teoria dos Refúgios que afloraria na década seguinte, a de 1960. Tal como descreve, essa teoria diz que durante o último período de glaciação, junto ao abaixamento médio da temperatura da Terra, ocorreu o deslocamento de correntes marítimas quentes que banhavam as costas lestes dos continentes. Essas correntes quentes traziam a umidade que sustentava florestas pluviais como a Mata Atlântica. Correntes frias, no entanto, assumiram essa rota. Em consequência disso, as vegetações do Cerrado e da Caatinga adaptadas às condições semiáridas ocuparam as áreas onde ocorria a floresta ombrófila atlântica.

Essa expansão do Cerrado pela Mata Atlântica não se deu, porém, de forma territorialmente homogênea. Alguns fragmentos florestais resistiram em regiões que conseguiram prover um pouco do grande gradiente pluvial que existia. Esses fragmentos de Mata Atlântica ilhados entre a vegetação semiárida promoveram o isolamento reprodutivo de espécies da fauna e da flora que, com o passar do tempo, acabou por resultar em eventos de especiação. Mesmo depois do período de glaciação, com a retomada das correntes quentes, com o aumento dos índices pluviométricos e com a consequente reconquista territorial da floresta ombrófila na linha da costa brasileira, algumas das suas espécies tiveram suas populações isoladas tempo o bastante para que o novo rejunte ambiental não significasse rejunte intraespecífico. O isolamento geográfico promovera para algumas espécies, que tiveram suas populações ilhadas em refúgios florestais, o isolamento reprodutivo acompanhado de especiação. É assim que, agora nas próprias palavras de Ab'Sáber, encontramos uma explicação para rica biodiversidade da Mata Atlântica:

Vanzolini, “falando com as mãos”, explica que cada refúgio, isolado dos outros por caatingas, provocou subespeciação em separado. Resultou daí, como todos hoje pensam, um distúrbio na distribuição geográfica das espécies, já que durante o que chamamos de (re)tropicalização não aconteceu uma coalescência integral e homogênea a partir dos redutos e refúgios em processo de (re)expansão ou (re)emendação. Foi assim, por esses caminhos transversos, que se produziram as matas atlânticas tal como foram encontradas pelos primeiros colonizadores, a partir da Costa do Descobrimento, há quinhentos anos. Uma história vegetal e faunística que, ao fim do século XX, reencontra ideias de processos evolutivos que se iniciaram de modo magistral com as observações de Charles Darwin no Arquipélago de Galápagos (2012, p. 52).

Faz-se bem notar na própria passagem o reconhecimento de Ab’Sáber a Darwin. No entanto, vale uma ressalva, a referência final às ilhas Galápagos pode confundir o leitor mais apressado. Afinal, as Galápagos são ilhas, enquanto as matas ombrófilas amazônica e atlântica estão em áreas contínuas. Isso pode parecer indicar a inclinação de Darwin por ver nas ilhas os melhores centros de criação de espécies o que, como vimos, não é bem o caso. Ab’Sáber apenas diz que os raciocínios evolutivos de Darwin se iniciaram quando estava viajando o mundo, com o *HMS Beagle*, visitando, entre outros lugares, as ilhas Galápagos. Porém, o padrão geográfico encontrado nesse arquipélago não é o mesmo demandado pela Teoria dos Refúgios, pois o caso das ilhas trata-se de acidentes geográficos perenes e o da Teoria dos Refúgios demanda processos de fragmentação e reunião de continuidade, ou seja, vicariância. A Teoria dos Refúgios é bem mais diretamente relacionada ao padrão de áreas grandes, contínuas e que já passaram por oscilações de nível topográfico, que o caso encontrado nas ilhas Galápagos.

De todo caso, é interessante notar que parte das considerações de Darwin sobre as melhores condições geográficas para a ocorrência de especiação que, por sua vez, desembocou na Teoria dos Refúgios endossada por, entre tantos outros importantes pesquisadores, Aziz Ab’Sáber.

### **Considerações finais**

Dentro do exposto e no intuito de apresentar uma síntese de como Darwin, na *Origem*, hierarquizou tipos geográficos no processo de produção de especiação, segue um sumário dos pontos aqui apresentados: 1<sup>o</sup> a exemplificação do processo de especiação cladogenético alopátrico por dispersão em aves passeriformes nas ilhas Galápagos associado ao episódio da visita de Darwin a estas ilhas pode vir a fazer pensar que o mesmo postulou barreiras geográficas como exigência necessária para o isolamento reprodutivo gerador da especiação, o que, vimos, absolutamente não foi

o caso; 2º ao longo das edições da *Origem*, Darwin deslocou a variação individual ao nível do espécime para a variação regional ao nível da população, juntamente ao aumento do papel da influência direta do meio geográfico; 3º as ilhas, apesar das taxas altas de endemismo, não seriam os principais lugares onde as espécies surgiriam, na visão de Darwin; 4º mas, sim, as grandes áreas, pois teriam condições de abarcar mais indivíduos, aumentando a densidade populacional e a complexidade da rede ecológica, o que resultaria na maior oferta de nichos a serem diferencialmente explorados pelos grupos intraespecíficos que, via seleção natural e princípio de divergência, resultaria no aparecimento em variedades pronunciadas e depois em novas espécies; 5º Darwin entendeu o isolamento reprodutivo como elemento essencial para a ocorrência de especiação, observando que esse isolamento entre grupos intraespecíficos seria mais influenciado por fatores ecológicos que geográficos, não havendo a necessidade da existência de acidentes geográficos para que ocorresse a especiação; 6º Darwin, na *Origem*, fez uma hierarquização de tipos de áreas geográficas, baseado em seus tamanhos e graus de isolamento, que harmonizariam melhores condições para a produção de novas espécies, indo das áreas pequenas e isoladas, menos dotadas de capacidade de produzir espécies novas, passando, num crescente, para as áreas grandes e isoladas, depois às áreas grandes e contínuas, até chegar nas que apresentam as melhores condições geográficas para a ocorrência de especiação: as áreas grandes contínuas e que já passaram por eventos de fragmentação. 7º e é justamente esse último tipo geográfico onde encontraremos embasadas as estruturas argumentativas, anos mais tarde, da Teoria dos Refúgios.

## REFERÊNCIAS

AB'SÁBER, Aziz Nacib. **Os domínios de natureza do Brasil: potencialidades paisagísticas**. 7a ed. São Paulo: Ateliê Editorial, 2012.

BOWLER, Peter J. Geographical Distribution in the Origin of Species. In: RUSE, Michel & RICHARDS, Robert J. (ed.). **The Cambridge Companion to the Origin of Species**. New York: Cambridge University Press, 2009.

CASTREE, Noel. Charles Darwin and the geographers. **Environment and Planning A**, v. 41, pp. 2293-2298, p. 2009.

DARWIN, Charles Robert. **On the origin of species by means of natural selection**, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: Murray, 1859.

DARWIN, Charles Robert. **On the origin of species by means of natural selection**, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 5a ed. London: Murray, 1869.

DARWIN, Charles Robert. **The origin of species by means of natural selection**, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 6a ed. London: Murray, 1872.

GERALDINO, Carlos. **A questão da geografia na “Origem das Espécies” de Charles Darwin**. Tese (Doutorado em Geografia) – Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, 2016.

HAFFER, Jürgen. Specialization in Amazon Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, pp. 131-137, 1969.

KENNEDY, Barbara. Stoddart, D.R. 1966: Darwin's impact on geography. **Progress in Physical Geography**, London, v. 28, n. 3, pp. 399-403, sep, 2004.

SULLOWAY, Frank J. Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea. **Studies in the History of Biology**, v. 3, p. 23-65, 1979.

VANZOLINI, Paulo. E. Paleoclimas e especiação em animais da América do Sul tropical. **Estud. av.**, São Paulo, v. 6, n. 15, 1992.

## NOTAS DE AUTOR

### CONTRIBUIÇÃO DE AUTORIA

**Carlos Francisco Gerencsez Geraldino** - Concepção. Coleta de dados, Análise de dados, Elaboração do manuscrito, revisão e aprovação da versão final do trabalho

### FINANCIAMENTO

Esta pesquisa contou com o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo por meio da concessão de bolsa (FAPESP 2012/19824-0).

### CONSENTIMENTO DE USO DE IMAGEM

Não se aplica

### APROVAÇÃO DE COMITÊ DE ÉTICA EM PESQUISA

Não se aplica.

### CONFLITO DE INTERESSES

Não se aplica.

### LICENÇA DE USO

Este artigo está licenciado sob a [Licença Creative Commons CC-BY](#). Com essa licença você pode compartilhar, adaptar, criar para qualquer fim, desde que atribua a autoria da obra.

### HISTÓRICO

Recebido em: 24-10-2021

Aprovado em: 09-10-2023