

As contribuições de Alfred Russel Wallace para a biogeografia

Viviane Arruda do Carmo *
Lilian Al-Chueyr Pereira Martins #
Nelio Vincenzo Bizzo ♦

Resumo: Além do princípio da seleção natural, Alfred Russel Wallace (1823-1913) deixou outras contribuições para a história natural como, por exemplo, o estudo das cores e ornamentos dos animais e a distribuição geográfica de animais e plantas. O objetivo deste artigo é discutir acerca das investigações de Wallace sobre a biogeografia e os resultados a que chegou. Esta pesquisa levou à conclusão de que, de um modo geral, inicialmente Wallace procurou descrever os modelos biogeográfico como, por exemplo, os encontrados na Amazônia. Somente mais tarde procurou explicar os padrões de distribuição e também dar conta das anomalias encontradas. Além disso, estudou a distribuição geográfica de um número maior de grupos zoológicos do que Darwin e Bates e escreveu uma maior quantidade de obras sobre o assunto.

Palavras-chave: história da história natural; Wallace, Alfred; biogeografia

Wallace's contributions to biogeography

Abstract: Besides the principle of natural selection, Alfred Russel Wallace (1823-1913), brought other contributions to natural history such as his studies about colors and ornaments in animals as well as the geographical distri-

* Pesquisadora do Grupo de História e Teoria da Biologia (GHTB). Rua Itapura, 129, apartamento 141, São Paulo, SP, CEP: 03310-000. E-mail: arrudacarmo@ig.com.br

Departamento de Biologia da FFCLP-USP. Av. dos Bandeirantes, 3900, Ribeirão Preto, SP, CEP 14040-901. Grupo de História e Teoria da Biologia (GHTB). E-mail: lilian.pereira.martins@gmail.com

♦ Faculdade de Educação da Universidade de São Paulo. Av. da Universidade, Cidade Universitária, São Paulo, SP, CEP: 05508040. E-mail: bizzo@usp.br

bution of animals and plants. This paper aims to discuss Wallace's survey concerning biogeography and its results. This research led to the conclusion that, in general, firstly Wallace tried to describe the geographical distribution of species he had found, what happened in the case of Amazon, for instance. Only later he tried to explain the patterns of such distribution taking into account the anomalies he had found. Moreover, he studied a larger amount of zoological groups and published a larger amount of publications on the subject comparing to Darwin and Bates.

Key-words: history of natural history; Wallace, Alfred Russel; biogeography

1 INTRODUÇÃO

Quando o nome de Alfred Russel Wallace (1823-1913) é mencionado ele é geralmente associado às suas contribuições para a teoria evolutiva, especialmente, o princípio da seleção natural (Wallace, 1858; Carmo & Martins, 2006; Carmo, Bizzo, Martins, 2009). Entretanto, ele deixou outras contribuições como, por exemplo, seus trabalhos sobre a cor e ornamentos em animais (Carmo, 2008) e a distribuição geográfica de animais e plantas (Figura 1).



Fig. 1. Alfred Russel Wallace.

Como competente naturalista de campo, Wallace se dedicou à coleta e identificação de várias espécies de insetos, pássaros e peixes (Raby, 2001, p. 2). Entretanto, ele não estava satisfeito em coletar apenas espécies na própria região em que vivia. Ele acreditava que o conhecimento sobre a origem das espécies proporcionado por este tipo de trabalho era pouco e desejava aprofundá-lo (Carta de Wallace para Bates, 11/10/1847, *apud*, Raby, 2001, p. 1). Com essa motivação, fez várias viagens como, por exemplo, para a Amazônia e para o Arquipélago Malaio. De acordo com Walter Henry Bates (1825-1892), a escolha da Amazônia foi decorrente de uma sugestão de Wallace (*Ibid.*, p. 30).

Wallace não foi o único autor de sua época a se interessar por tais assuntos. Charles Robert Darwin (1809-1882), durante a elaboração de sua teoria evolutiva, debruçou-se sobre os modelos biogeográficos de distribuição dos mamíferos, principalmente aqueles que se encontram no Arquipélago Malaio. Charles Lyell (1797-1875), que defendia a fixidez das espécies na primeira edição do *Principles of Geology* (1830), também atribuiu importância a esse assunto (Camerine, 1993, pp. 705-709).

O objetivo deste artigo é discutir sobre as investigações relacionadas à distribuição geográfica dos animais e plantas desenvolvidas por Wallace na Amazônia e Arquipélago Malaio.

2 OS ESTUDOS BIOGEOGRÁFICOS DE WALLACE NA REGIÃO AMAZÔNICA

Wallace e seu amigo, o entomologista Bates, chegaram à costa brasileira, Salinas, em maio de 1848. Durante os quatro anos em que permaneceu na América do Sul, Wallace pode observar a distribuição geográfica dos animais. A partir dessas observações, publicou diversos trabalhos. Em um deles, onde tratou especificamente da distribuição geográfica dos macacos na Amazônia, ele comentou que na literatura sobre história natural disponível na época havia somente informações vagas sobre a distribuição das espécies em algumas regiões (Wallace, 1852, p. 107), o que se aplicava à região amazônica.

Em um outro trabalho, publicado no mesmo ano, ele comentou: “Não existe nenhuma outra parte da História Natural que seja mais

interessante e instrutiva do que o estudo da distribuição geográfica dos animais” (Wallace, 1889, p. 261)¹.

Antes de observar a distribuição geográfica das espécies vegetais e animais da região amazônica, Wallace já tinha conhecimento de que os oceanos, cadeias de montanhas ou até mesmo o clima poderiam determinar essa distribuição. Sabia também que regiões de clima idêntico muitas vezes podiam abrigar faunas totalmente distintas, enquanto que regiões com climas diferentes podiam apresentar faunas semelhantes (Wallace, 1889, p. 267). Porém, com base nas observações feitas na região amazônica ele pode chegar a algumas conclusões sobre outros aspectos relacionados à distribuição geográfica das espécies, a saber:

- De um modo geral, rios de dimensões normais não interferem na distribuição das espécies, pois a maioria dos animais pode transpô-los. Entretanto, rios de grandes dimensões como o Amazonas, Negro e Madeira, por exemplo, constituem barreiras efetivas. Nas margens desses rios se encontram espécies diferentes de um mesmo gênero de macacos.

- A área de ocorrência de espécies afins de aves e insetos é limitada por esses grandes rios, mesmo não existindo nada que os impeça de voar de uma margem para outra².

- Em cada pequeno afluente dos rios ocorrem formas particulares de peixes. A maior parte das espécies encontradas na região alta do Rio Negro, não está presente em sua desembocadura.

- As espécies vegetais da floresta amazônica estão distribuídas de maneira peculiar. Árvores de uma mesma espécie estão separadas por um grande raio de distância, diferentemente do que ocorre nas florestas das zonas temperadas (Wallace, 1889, p. 268; pp. 327-330).

Entretanto, Wallace encontrou dificuldades em relação aos estudos geológicos na região amazônica. Isso se deveu à densidade da floresta. Ele lamentou não ter encontrado nenhum fóssil. Por essas

¹ Utilizamos nesta pesquisa a segunda edição da obra de Wallace, *A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro*.

² Nesse caso, ele aventou a possibilidade de haver algum fator responsável pela distribuição geográfica dessas espécies, ou seja, outro tipo de limite faunístico, que ele desconhecia.

razões, não obteve indícios de como a fauna e flora amazônica estavam distribuídas no passado (Wallace, 1889, pp. 291-292).

De acordo com Alfredo Bueno Hernandez e Jorge Llorente Bousquets, Wallace não chegou a propor uma teoria para explicar distribuição biogeográfica na região amazônica, mas, apesar disso, ao finalizar sua viagem, chegou a algumas conclusões que podem ser sintetizadas em duas idéias centrais: 1) a distribuição dos organismos não obedece a determinantes climáticas, pelo menos, não de maneira simples e direta; 2) a regra geral de que as espécies são limitadas a uma área particular tem uma implicação importante: a delimitação das áreas de distribuição é independente da capacidade de dispersão das espécies (Hernandez & Bousquets, 2003, p. 37).

Discordamos da primeira conclusão que os autores atribuíram a Wallace, pois conforme comentamos anteriormente, antes de viajar para a América do Sul, ele já tinha conhecimento de que muitas vezes o clima não determinava a distribuição geográfica das espécies. Nesse sentido, o que ele observou na Amazônia serviu apenas para corroborar essa idéia.

Pode-se dizer que já na Antiguidade, os estudiosos tinham consciência de que diferentes regiões do globo alojavam faunas e floras características e distintas. Atribuía-se, de um modo geral, as diferenças entre os seres vivos aos climas variados e às condições físicas. Georges Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1778), foi um dos autores que na metade do século XVIII discordou dessa explicação. Ele salientou que as regiões tropicais do Velho e do Novo Mundo, regiões com características físicas idênticas, diferiam notavelmente em seus mamíferos nativos. Em 1820, as observações de Buffon foram aplicadas à maioria dos animais e plantas por Alexander Von Humboldt (1769-1859) e pelo botânico suíço Augustin Pyrame de Candolle (1806-1893). Wallace tinha conhecimento do trabalho de Humboldt e também das idéias de De Candolle, sintetizadas por Charles Lyell (1797-1895) e William John Swainson (1789-1855). Wallace tinha agregado à sua biblioteca um exemplar da obra *A treatise on the geography and classification of animals* de Swainson (1835) em 1842. Ele leu essa obra cuidadosamente e fez várias anotações em suas margens. Embora tenha feito objeções à tentativa feita por Swainson para

harmonizar a geologia e zoologia com o literalismo bíblico, considerou úteis suas observações zoogeográficas (Fichman, 2004, p. 48).

Através da análise de alguns trabalhos publicados por Wallace tratando da distribuição geográfica das espécies publicados após seu retorno da América do Sul, incluindo *A Narrative*, foi possível perceber que ele se limitou apenas a descrever os modelos biogeográficos observados sem apresentar nenhuma hipótese ou teoria para explicá-los. Foi durante sua viagem para o Arquipélago Malaio que ele fez considerações teóricas sobre os modelos de distribuição biogeográfica, como veremos na seção que se segue.

3 OS ESTUDOS DE WALLACE NO ARQUIPÉLAGO MALAIO

Wallace permaneceu no Arquipélago Malaio durante oito anos (de 1854 a 1862). Esse foi um período de intensa atividade, não somente de trabalho de campo, mas também intelectual. Ele escreveu um artigo sobre a lei que regula o aparecimento de uma nova espécie (Wallace, 1855), mas a distribuição geográfica dos animais continuou a ser um assunto de seu interesse.

Concordando com o uniformitarismo de Lyell³, Wallace admitiu que, desde o início de sua formação, a superfície do planeta veio sofrendo modificações sucessivas e graduais. Porém, diferentemente de Lyell acreditava que também os seres vivos foram se modificando e que algumas espécies se adaptaram e sobreviveram a essas modificações, enquanto outras foram extintas. A partir das espécies adaptadas ocorreu a formação de variedades. E as variedades que resistiram às modificações ambientais serviram de protótipo para a produção de outras espécies (Wallace, 1855, p. 189). Isso explicava porque as espécies afins encontravam-se geologicamente próximas umas das outras.

³ Oponentes da transmutação, como Lyell, acreditavam que poderiam ocorrer mudanças nas espécies, mas somente dentro de certos limites, além dos quais os descendentes nunca poderiam divergir completamente de seus progenitores. Assim, cada espécie já tinha sido dotada no momento da criação, com os atributos e organização pelos quais são distinguidas agora. Como Darwin, Wallace admirava os trabalhos de Lyell, e aceitava sua teoria uniformitarista acerca das mudanças geológicas, mas rejeitava sua visão sobre a imutabilidade das espécies (Bulmer, 2005, p. 126).

Nas palavras de Wallace:

Enquanto cada espécie produz uma nova a partir de seu próprio modelo, a linha de afinidades será simples, e pode ser representada colocando as várias espécies em sucessão direta em uma única linha⁴. Mas se duas ou mais espécies foram formadas independentemente a partir de um protótipo comum, então as séries de afinidade serão compostas e podem ser representadas somente por uma bifurcação ou muitas linhas ramificadas⁵. (Wallace, 1855, p. 186; Bulmer, 2005, p. 130)

Wallace considerava de um modo geral que os grandes grupos taxonômicos como as classes e ordens, estão espalhados sobre a Terra. Em contraste, os menores, tais como as famílias e gêneros estão frequentemente confinados a regiões mais limitadas. Por outro lado, enfatizou que quando um grupo constituído por muitas espécies está confinado a um distrito, a maioria das espécies afins encontra-se no mesmo local ou em localidades adjacentes. Assim, a sequência natural das espécies por afinidade é também geográfica (Wallace, 1855, pp. 184-185). Ele deu alguns exemplos:

A proposição de que as espécies afins dos ricos grupos geograficamente são encontradas próximas umas das outras, é notavelmente importante. Isto pode ser visto com os beija-flores e tucanos. Pequenos grupos de duas ou três espécies afins são frequentemente encontrados no mesmo distrito ou em distritos adjacentes como tivemos a sorte de verificar pessoalmente [...]. Isso ocorre em toda Natureza. Cada classe ou ordem de animais contribui com fatos similares (Wallace, 1855, p. 189).

Em relação às evidências oferecidas pelo registro fóssil, Wallace comentou: “Espécies afins são encontradas no mesmo leito e a mudança de espécie para espécie parece ter sido gradual tanto no tempo como no espaço” (Wallace, 1855, p. 190).

Acreditamos que as evidências da distribuição das espécies em termos geológicos (no tempo) e geográficos (no espaço) bem como as semelhanças entre muitos grupos (afinidade “filogenética”) tenham contribuído para que Wallace aceitasse a descendência com modifica-

⁴ Isso seria, na interpretação de Bulmer, *evolução filética*.

⁵ Isso seria para Bulmer, *evolução cladística*.

ção, ou seja, que as espécies se originam de outras pré-existentes e vão se modificando ao longo do tempo.

Em 1854, Edward Forbes (1815-1854)⁶ considerava que os reinos animal e vegetal estariam distribuídos em polos opostos, e a região onde eles se encontram seria caracterizada pela presença das formas mais inferiores de ambos os grupos (Forbes, 1854, p. 428).

Para Forbes, as evidências da existência de uma abundância de fósseis nos períodos geológicos mais antigos e mais recentes, bem como a escassez de fósseis nos períodos intermediários corroboravam o esquema de criação divinamente ordenado, o qual mostra o desenvolvimento máximo das formas genéricas nos polos opostos (Fichman, 2004, p. 74).

Wallace discordava de Forbes. A seu ver, um longo período de estabilidade nas condições físicas de uma região seria mais favorável ao aparecimento das formas de vida em maior abundância, tanto no que diz respeito aos indivíduos como em relação às variedades e aos gêneros. Por outro lado, períodos de atividade geológica e mudanças de clima em uma dada região seriam altamente desfavoráveis para a existência, causando a extinção de muitas espécies. Seriam também desfavoráveis para a criação de novas espécies (Wallace, 1855, pp. 192-193).

Wallace acrescentou ainda que o conhecimento do mundo orgânico durante qualquer época geológica é bastante imperfeito e fragmentado, pois, a maior parte das formações contendo o registro fóssil encontra-se abaixo dos oceanos (Wallace, 1855, pp. 194-195). Sendo assim, não era possível afirmar que determinadas eras geológicas possuíam quantidades maiores de seres vivos, como propusera Forbes.

Wallace considerava que sua lei de formação das espécies, conhecida como “Lei de Sarawak” explicava o sistema natural de afinidade, a distribuição geográfica das plantas e animais, sua sequência geológica e os órgãos rudimentares. Além disso, mostrava que a teoria de

⁶ Forbes foi um médico e naturalista britânico. Curador da *London Geological Society*, professor de Botânica do *Kings College* de Londres (1842), paleontólogo da *British Geological Survey* (1844), foi o mais jovem presidente da *Royal Geographical Society*, eleito em 1853. Escreveu vários trabalhos sobre Geologia e distribuição geográfica das espécies.

Edward Forbes não explicava a distribuição geológica e geográfica dos seres orgânicos (Wallace, 1855, p. 186). Anos mais tarde, em sua autobiografia Wallace admitiu que foi a teoria de Forbes que motivou a publicação do seu artigo de 1855 (Wallace, 1908, p. 184).

De um modo geral, a “Lei de Sarawak” foi bem recebida pela comunidade científica da época. Em uma carta para Wallace, Darwin assim se expressou:

Caro Senhor, eu estou muito agradecido por sua carta de 10 de outubro de Celebes [...] ainda mais por seu artigo publicado na *Annals*, há um ano ou mais. Posso ver claramente que temos pensado de forma bastante semelhante e até certo ponto temos chegado a conclusões muito similares [...] concordo com a verdade de quase todas as palavras de seu artigo (Carta de Darwin para Wallace, 1/05/1857; reproduzida em Burkhardt, 2000, p. 255).

Bates teceu elogios à proposta de Wallace. Em suas palavras:

A ideia é como a própria verdade, simples e óbvia, que quem ler e entender será tocado por sua simplicidade. No entanto, é perfeitamente original. O raciocínio é exato e claro e embora exposto em um breve ensaio, é bastante completo e engloba todas as dificuldades, antecipa e aniquila todas as objeções [...]. (Carta de Bates para Wallace, 19/11/1856; reproduzida em Marchant, 1916, p. 65)

Mas juntamente com os elogios, Bates fez questão de esclarecer que também havia contribuído para a mesma: “A teoria à qual sou totalmente favorável, como você sabe, é também minha, mas confesso não poderia tê-la defendido com tanta força e perfeição” (Carta de Bates para Wallace, 19/11/1856. Reproduzida em Marchant, 1916, p. 65).

No final da carta, Bates comentou:

Dois desses grupos em Entomologia ocorrem para mim ao mesmo tempo: Heliconiidae e Herotyliidae da América do Sul. O último eu acho mais interessante que o primeiro por uma razão: as espécies são locais e possuem meios de locomoção mais fracos do que a Heliconiidae. (Carta de Bates para Wallace, 19/11/1856. Reproduzida em Marchant, 1916, p. 65)

Wallace respondeu ao colega:

Essas coleções fornecerão um material muito valioso para ilustrar e demonstrar a aplicabilidade universal da hipótese. A ligação entre a sucessão de afinidades e a distribuição geográfica de um grupo trabalhado com as espécies, nunca foi mostrada da maneira como seremos capazes de fazê-lo. (Carta de Wallace para Bates, 04/01/1858. Reproduzida em Marchant, 1916, p. 66)

As passagens acima reproduzidas indicam que as observações acerca da distribuição das borboletas nos trópicos forneceram evidências para a elaboração da “Lei de Sarawak”.

Em 1857 Wallace visitou as Ilhas Aru. Nessa ocasião, escreveu um artigo sobre a história natural dessas ilhas (Wallace, 1857). Para explicar os padrões biogeográficos observados aplicou a Lei de Sarawak.

Wallace ficou surpreso com a ausência nas ilhas Aru de muitas espécies que estavam amplamente distribuídas na metade ocidental do Arquipélago Malaio, incluindo Bornéu, Sumatra e Java. Além disso, chamou sua atenção o fato de famílias, gêneros e algumas espécies de aves e mamíferos das ilhas de Aru serem semelhantes ou até mesmo idênticas àquelas que viviam na Nova Guiné e ao mesmo tempo, semelhantes, mas não idênticas às produções da Austrália, apesar dessas regiões estarem separadas por um mar extenso (Wallace, 1857, pp. 478-479).

Era difícil conciliar o que estava sendo observado e a Lei de Sarawak que admitia que as novas espécies surgiriam na mesma área que suas predecessoras. No caso, espécies afins ou até mesmo idênticas estavam separadas por um amplo mar. Wallace aventou então a hipótese de que em um período não muito distante, as ilhas de Aru fizessem parte da Nova Guiné, e em um período mais antigo ambas estivessem unidas à Austrália. O mar raso que separava essas regiões, a seu ver, era um indício de que a separação dessas ilhas havia ocorrido em um período recente. Isso explicaria, a semelhança entre as espécies dessas regiões (Wallace, 1857, p. 479).

Wallace e Lyell interpretaram os fatos de modo diferente. Lyell acreditava que devido às mudanças ambientais muitas espécies tivessem sido levadas à extinção, enquanto novas espécies completamente diferentes em suas formas, hábitos e organização eram criadas já adaptadas às novas condições físicas da região. Wallace questionou esta interpretação indagando: “Se assim fosse, por que regiões de

clima semelhantes possuem espécies tão diferentes?” (Wallace, 1857, p. 480).

Para Wallace, não havia razões para acreditar que uma grande quantidade de macacos, insetos e felinos houvesse sido criada em Bornéu porque a região fosse adaptada a eles, enquanto que em regiões com características semelhantes e localizadas próximo a Bornéu esses animais não fossem encontrados (Wallace, 1857, p. 481).

Embora Wallace não negasse que mudanças geológicas em alguns casos pudessem levar à extinção de espécies, ele não podia aceitar que novas espécies tivessem sido criadas já adaptadas às condições físicas de uma determinada região. Para explicar as peculiaridades da fauna das Ilhas de Aru, Wallace recorreu à sua lei de Sarawak. Ele comentou:

Em um número anterior deste periódico procuramos mostrar que uma simples lei, que mostra que cada nova criação está intimamente ligada a algumas espécies já existentes na mesma região, explicaria todas essas anormalidades, se consideradas juntamente com as modificações da superfície [terrestre], extinção gradual e introdução das espécies, que são fatos provados pela geologia. (Wallace, 1857, p. 482)

3.1 A linha de Wallace

Em 1860, Wallace publicou um artigo onde tratou especificamente da distribuição geográfica dos animais no Arquipélago Malaio. Seu principal objetivo era delimitar com precisão as fronteiras entre as regiões do Arquipélago Malaio e fazer algumas observações sobre as leis de distribuição orgânica (Wallace, 1860, p. 172).

Outros naturalistas já tinham estudado a distribuição de animais no Arquipélago Malaio. Um deles, Philip Lutley Sclater (1829-1913)⁷, por exemplo, havia analisado a distribuição de aves e chegado à conclusão de que as ilhas da parte ocidental do arquipélago pertenciam à Índia, enquanto as ilhas da parte oriental pertenciam à Austrália. Entretanto, Wallace considerava que era preciso investigar a distribuição

⁷ Sclater, advogado e zoólogo, especializou-se em Ornitologia. Foi secretário da *Zoological Society* de Londres de 1860 a 1902 e fundador e editor do *The Ibis*, um periódico editado pela Associação dos Ornitólogos Britânicos.

de outras classes, além das aves para se chegar a uma conclusão a respeito do assunto (Wallace, 1860, p.172).

Durante o período em que permaneceu no Arquipélago Malaio, Wallace observara que na parte oriental do Arquipélago se encontravam além das aves que podiam ser vistas na Austrália, vários outros grupos de animais. Por outro lado, na parte ocidental do arquipélago encontravam-se grupos de animais semelhantes aos que viviam da Índia. Para explicar as semelhanças faunísticas entre as ilhas da parte oriental do Arquipélago Malaio com a Nova Guiné e Austrália e a parte ocidental com a Índia, Wallace aventou a hipótese de que no primeiro caso, haveria em período muito anterior um grande continente Pacífico⁸, do qual as ilhas e a Austrália eram os fragmentos sobreviventes. No segundo caso, as semelhanças faunísticas das ilhas ocidentais, incluindo Borneo, Java e Sumatra com a Ásia podia ser explicada considerando que no passado a Ásia se estendia tanto para o sul como para o leste do Estreito de Macassar e Lombok (Wallace, 1860, p. 178).

As observações feitas por Wallace no Arquipélago Malaio estavam de acordo com suas observações nas Ilhas Aru e podiam ser encaixadas na mesma hipótese, isto é, nos casos em que as ilhas apresentavam fauna variada muito semelhante àquela encontrada nas ilhas ou continentes adjacentes, teria ocorrido um rompimento recente em termos geológicos. Por outro lado, quando as produções dessas ilhas eram distintas ou possuíam poucas semelhanças, a separação entre elas deveria ter ocorrido em épocas bastante remotas. Além disso, mares rasos indicavam separações do continente recentes e mares profundos separações ocorridas em períodos distantes (Wallace, 1860, p. 179).

Wallace observara que muitos gêneros de aves característicos da região indiana que ele havia encontrado anteriormente nas Ilhas de Malacca, Java e Borneo, estavam totalmente ausentes no Estreito de Lombok e em todas as ilhas da parte oriental que ele havia visitado (Wallace, 1860, p. 174). Como isso também se aplicava a outros gru-

⁸ De acordo com Wallace, o próprio Darwin, a partir de suas investigações sobre a origem e estrutura dos recifes de coral já havia considerado a possibilidade da existência de um continente Pacífico (Wallace, 1863, p. 231).

pos de animais, concluiu que o Estreito de Lombok era o limite que separava abruptamente “as duas maiores regiões zoológicas do globo” e que “nem a América do Sul e a África separadas pelo vasto Atlântico diferem tanto como as regiões australianas e asiáticas” (Wallace, 1860, p. 174).

Posteriormente, esta divisão faunística do Arquipélago Malaio ficou conhecida como “Linha de Wallace” (Fichman, 2004, p. 50). Entretanto, Wallace percebeu que a separação entre as duas partes do arquipélago não era tão absoluta, uma vez que também eram encontradas no estreito de Lombok espécies e gêneros que eram comuns às porções australianas e asiáticas das ilhas, mas considerou isso uma exceção (Wallace, 1860, p. 175).

A proposta da “Linha de Wallace” foi bem recebida pelos estudiosos de biogeografia na época. No entanto, após 1890, foram surgindo dúvidas quanto à sua validade. O próprio Wallace, consciente das dificuldades conceituais e observacionais envolvidas, não estava totalmente seguro sobre a precisão da demarcação faunística que havia sugerido (Fichman, 2004, p. 51).

Darwin na década seguinte da viagem do *Beagle* (1831-1836) já havia se deparado com a complexidade da distribuição geográfica dos mamíferos do Oriente indiano. Em seus trabalhos publicados e inéditos a fronteira entre as regiões faunísticas da Ásia e da Austrália foi um ponto central para explicar a regionalização dos organismos dentro da teoria da descendência comum. Ele procurou determinar este limite faunístico usando tabelas, cartas náuticas e mapas, além de relatos sobre a localização das espécies. Suas ideias e informações sobre a ocorrência e variedade de animais no Leste do Arquipélago Malaio estão presentes nos *notebooks* e notas dispersas de suas publicações (Camerine, 1993, pp. 709-710).

Do ponto de vista evolutivo, não seria de se esperar que um arquipélago com ilhas fisicamente semelhantes pudesse em seus extremos ocidental e oriental ser habitado por animais tão diferentes. Darwin procurou solucionar o problema ao levar em conta que a profundidade de água entre certas ilhas poderia dar conta das diferenças observadas na fauna do Leste do Arquipélago Indiano (Camerine, 1993, p. 709). De modo análogo a Wallace, Darwin acreditava que a profundidade da água que separava as regiões podia ser um indício de

que a separação entre elas havia ocorrido em uma época recente ou remota.

3.2 Alguns casos anômalos da distribuição geográfica no Arquipélago Malaio

Em 1858, Philip Lutley Sclater, baseado na distribuição geográfica das aves, propôs que a Terra podia ser dividida em seis grandes regiões: (1) Neotropical, compreendendo a América do Sul, México e o Ocidente Indiano; (2) Neártica, constituída pelo restante da América; (3) Paleártica, composta pela Europa, Norte da Ásia, Japão e norte da África; (4) Etiópia, constituída pelo resto da África e Madagascar; (5) Indiana, compreendendo o sul da Ásia e a metade ocidental do Arquipélago Malaio; (6) Australiana formada pela metade oriental das ilhas do Arquipélago Malaio, Austrália, e a maioria das ilhas do Pacífico. Cada uma dessas seis regiões se caracterizava por uma série de gêneros e até mesmo famílias de aves que lhe eram peculiares (Wallace, 1864, p. 3).

O ensaio de Sclater sobre a distribuição geográfica⁹ das aves impressionou favoravelmente Wallace, que escreveu: “As seis regiões ornitológicas de Sclater representam a verdadeira divisão zoológica e botânica da Terra” (Wallace, 1864, p. 1). Wallace comentou:

A partir da análise das anomalias que ocorrem na distribuição dos diferentes grupos, e de suas prováveis causas, parece que, para fins de história natural, as seis regiões do Dr. Sclater, representam melhor as principais divisões da Terra. Elas estão de acordo com a verdadeira distribuição dos mamíferos, aves, répteis, conchas terrestres, e geralmente dos insetos. Os casos em que [essa classificação não se aplica] são aqueles de grupos isolados em locais restritos. As maiores discrepâncias ocorrem em grupos que têm ao mesmo tempo grande capacidade de difusão e pouca adaptabilidade à mudança de condições e,

⁹ Wallace comentou sobre outras propostas de divisões biogeográficas. Entretanto, considerou que a maior parte delas era artificialmente delimitada por linhas de latitude e longitude. Dentre essas, considerou que a de Swainson, de 1835, era mais natural e foi a primeira que levou em consideração todas as classes de animais. Contudo, considerou que a visão metafísica de Swainson o levava a cometer muitos equívocos tais como a junção da América do Norte e América do Sul em uma única região e a junção do Norte da Ásia com a Índia, em vez da Europa (Wallace, 1864, p. 2).

no caso das plantas, provavelmente são mais frequentes [...] (Wallace, 1864, p. 13).

É interessante notar que nesse momento Wallace passou a considerar, de modo análogo a Darwin, outras variantes, tais como o poder de dispersão das espécies, as alterações climáticas e físicas do ambiente e o surgimento de barreiras para explicar a biogeografia de alguns grupos que pareciam não se enquadrar na divisão das regiões da Terra proposta por Scater.

Com o decorrer dos anos, Wallace reuniu diversos elementos que possibilitaram um tratamento mais abrangente da zoogeografia: a permanência dos oceanos e continentes, os métodos de dispersão e migração de organismos, a glaciação, e, claro, a evolução pela seleção natural. O resultado foi o tratado *The Geographical Distribution of Animals*, publicado em dois volumes, em 1876. Este foi reconhecido como importante referência para a zoogeografia e por sua contribuição para a teoria evolutiva (Fichman, 2004, p. 56).

Darwin considerou essa obra como “estratégica”, “brilhante”, por reforçar a teoria da descendência com modificação e constituir a base para todos os trabalhos futuros sobre a biogeografia. O botânico Joseph Dalton Hooker (1817-1911) reconheceu sua relevância equiparando-a a *Geographie Botanique* de Alphonse de Candolle (Hernandez & Bousquets, 2003, p. 114).

Wallace reviu os problemas de distribuição orgânica em nível mundial. Para essa empreitada, usou sua experiência de campo, que incluía seu conhecimento da Europa, América do Sul, Malásia e parte das ilhas da Austrália, bem como a obtenção de dados geológicos. Entretanto, não ocultou as dificuldades encontradas, tais como: a escassez de informação sobre muitos grupos taxonômicos, a ausência de trabalhos de sistemática e a grande confusão de classificações. Ao finalizar o prefácio do *The Geographical Distribution of Animals*, Wallace manifestou sua adesão ao modelo biogeográfico de Darwin, explicando que sua obra seria uma continuação dos capítulos 12 e 13 do *The origin of species*¹⁰ (Wallace, 1876, p. xv; Hernandez & Bousquets, 2003, p. 114).

¹⁰ Nesses capítulos, Darwin havia comentado que os padrões biogeográficos atuais e

Em uma obra posterior, de 1880, *Island life*, Wallace apresentou mais informações sobre os princípios da distribuição geográfica dos animais e plantas, tratando dessa distribuição nas ilhas e de sua complexa relação entre si e com o continente. Elaborou uma síntese dos dados geológicos e climáticos, dos modos de migração e dispersão dos organismos, da adaptação evolucionária e divergência, fornecendo um material que continua servindo de guia para os estudos biogeográficos (Fichman, 2004, p. 59). Tudo isso levou Darwin a considerar essa obra como sendo o melhor livro que Wallace havia publicado (Wallace, 1908, p. 232).

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir da análise dos diversos trabalhos em que Wallace tratou da distribuição geográfica das espécies foi possível perceber que suas ideias foram se refinando com o passar do tempo. No início, preocupou-se principalmente com a descrição dos modelos biogeográficos que havia observado (como ocorreu em seus trabalhos sobre a biogeografia da região amazônica). Posteriormente, passou a teorizar sobre eles.

Consideramos que a constatação de Wallace de que os grandes rios amazônicos constituíam barreiras geográficas, limitando, assim, a área de ocorrência não somente das espécies distintas, mas também das espécies afins, foi uma contribuição original e relevante dada por ele na fase inicial de seus estudos biogeográficos.

Durante os oito anos em que permaneceu no Arquipélago Malaio, à medida que seus estudos e observações foram se ampliando, Wallace obteve mais informações e procurou explicar os padrões biogeográficos que pareciam não se enquadrar dentro da Lei de Sarawak. Por exemplo, como explicar que ilhas que estavam localizadas proximalmente e com as mesmas características físicas apresentavam faunas drasticamente diferentes, enquanto outras regiões longínquas apresentavam faunas semelhantes?

do passado poderiam ser atribuídos a fatores tais como a capacidade de dispersão e migração dos organismos, eventuais conexões terrestres através de ilhas que agora estavam submersas, formação de novas barreiras e destruição das antigas barreiras e alterações climáticas (Darwin [1875], 1952).

Inicialmente, Wallace procurou explicar essas discrepâncias através de dados geográficos e geológicos. Como Darwin, admitia que a profundidade das águas que separavam as regiões oferecia indícios de que elas haviam sofrido uma ruptura em épocas recentes ou remotas. Entretanto, isso não significava que todos os continentes e ilhas estivessem unidos no passado. Ele sabia que tinha ocorrido em um passado geológico uma determinada alteração na conformação e extensão dos continentes e dos oceanos (soerguimento e subsistência da terra), mas que, em geral, eles permaneciam na mesma posição.

Como a geologia não explicava todas as discrepâncias em relação à distribuição geográfica de animais e plantas observadas, Wallace buscou outras explicações tais como: o poder de dispersão e migração das espécies; as alterações climáticas; a formação de novas barreiras e destruição de várias barreiras; a competição entre as espécies e a antiguidade de algumas espécies e gêneros.

Embora Darwin, no *The origin of species*, já tivesse reconhecido a importância desses fatores, Wallace destacou-se por lidar com uma quantidade muito maior de espécies, fornecendo numerosos exemplos, principalmente dentro de diferentes classes dos animais. Embora Darwin tenha se referido à biogeografia dos mamíferos do Arquipélago Malaio no esboço de sua teoria em 1842 e 1844, e feito algumas observações em seus *notebooks*, nos capítulos do *The origin of species* em que tratou da distribuição biogeográfica, concentrou-se principalmente na distribuição geográfica das plantas e das formas marinhas. Bates, por sua vez, dedicou-se principalmente à distribuição geográfica de uma classe: os insetos.

Os estudos de Wallace sobre a biogeografia, diferentemente daqueles desenvolvidos por Darwin, resultaram na publicação de vários livros e artigos sobre o assunto, alguns dos quais foram mencionados no presente artigo.

É importante mencionar que os estudos de Wallace sobre a biogeografia tiveram implicações para o seu pensamento evolutivo. A constatação de que as espécies afins encontravam-se próximas umas das outras tanto no presente como no passado, corroborava a hipótese de que as espécies e variedades haviam se originado a partir de outras pré-existentes que foram se modificando ao longo do tempo.

Outro aspecto que deve ser levado em conta é que as conclusões de Wallace sobre a distribuição geográfica dos animais e plantas se basearam não apenas em suas investigações, mas também no trabalho de outros autores aos quais ele se refere em suas publicações.

Charles Smith (1989) descreve Wallace como um geógrafo interessado em evolução. Nós, entretanto, temos uma visão diferente. Acreditamos que Wallace, no decorrer de sua carreira, foi se convencendo de que a distribuição geográfica das espécies estava diretamente relacionada com a compreensão da história geológica da terra e dos processos evolutivos e que, portanto, os estudos biogeográficos poderiam trazer esclarecimentos sobre a origem das espécies.

AGRADECIMENTOS

Uma das autoras, Lilian, agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio recebido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BULMER, Michael. The theory of natural selection of Alfred Russel Wallace. *Notes & Records of the Royal Society*, **59**: 136-152, 2005.
- BURKHARDT, F. As cartas de Charles Darwin: uma seleta: 1825-1859. Trad. Vera Ribeiro. São Paulo: Editora da Unesp, 2000.
- CAMERINE, Jane R. Evolution, biogeography and maps: an early history of Wallace's line. *Isis*, **84**: (4): 700-727, 1993.
- CARMO, Viviane Arruda do. As concepções de Alfred Russel Wallace acerca da cor e ornamentos de animais e sua crítica à seleção natural. *Filosofia e História da Biologia*, **3**: 377-392, 2008.
- CARMO, Viviane Arruda do; MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Charles Darwin, Alfred Russel Wallace e a seleção natural: um estudo comparativo. *Filosofia e História da Biologia*, **1**: 335-350, 2006.
- CARMO, Viviane Arruda do; BIZZO, Nélio; MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Alfred Russel Wallace e o princípio da seleção natural. *Filosofia e História da Biologia*, **4**: 209-233, 2009.
- DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life*. [1875]. 6. ed. Chicago: Encyclopaedia Britannica, 1952 (Great Books of the Western World, 49)

- FICHMAN, Martin. *An elusive Victorian: the evolution of Alfred Russel*. Chicago: The University of Chicago Press, 2004.
- FORBES, Edward. On the manifestation of polarity in the distribution of organized beings in time. *Notices of the proceedings at the meetings of the members of the Royal Institution*, **1**: 428-433, 1854.
- HERNANDEZ, Alfredo Bueno; BOUSQUETS, Jorge Llorente. *El pensamiento biogeográfico de Alfred Russel Wallace*. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales/Editora Guadalupe, 2003.
- MARCHANT, James. *Alfred Russel Wallace: letters and reminiscences*. London: Casell, 1916. 2 vols.
- RABY, Peter. Peter. *Alfred Russel Wallace: a life*. New Jersey: Priceton University Press, 2001.
- SMITH, Charles. Historical biogeography: geography as evolution, evolution as geography. *Journal of Zoology*, **16**: 773-785, 1989.¹¹
- WALLACE, Alfred Russel. A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro, with an account of the native tribes, and observations on the climate, geology, and natural history of the Amazon valley. 2. ed. London and New York and Melbourne: Ward, Lock and CO., 1889.
- . *My life: a record of events and opinions*. London: Chapman & Hall, 1908.
- . On the law which has regulated the introduction of new species. *Annals and Magazine of Natural History*, **16**: 184-196, 1855.
- . On the monkeys of the Amazon. *Proceedings Zoologist Society London*, **20**: 107-110, 1852.
- . On the natural history of the Aru islands. *Annals and Magazine of Natural History*, **20**: 473-477, 1857.
- . On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan Region. *Transactions of the Linnean Society of London*, **25**: 1-71, 1864.
- . On the physical geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Royal Geographical Society*, **33**: 217-234, 1863.

¹¹ Disponível em <http://people.wku.edu/charles.smith/essays/SMITH89.htm>. Acesso em 12 de novembro de 2010.

- . On the zoological geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Linnean Society of London*, **4**: 172-184, 1860.
- . *The geographical distribution of animals: with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. London: Macmillan & Co, 1876. 2 vols.
- . *The Malay Archipelago* [1890]. 10. ed. Singapore: Periplus, 2000.

Data de submissão: 07/03/2012.

Aprovado para publicação: 05/06/2012.